

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra aplikované ekologie



**VLIV ZASTOUPENÍ PROTEINŮ A LIPIDŮ V POTRAVĚ
PAVOUKŮ NA TENDENCI SE ŠÍŘIT**

**Impact of protein and lipid ratio in prey of spiders on the
tendency to disperse**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Milan Řezáč, Ph.D.

Autor: Bc. Tranová Sandra

Praha, 2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Sandra Tranová

Regionální environmentální správa

Název práce

Vliv zastoupení proteinů a lipidů v potravě pavouků na tendenci se šířit

Název anglicky

Impact of protein and lipid ratio in prey of spiders on the tendency to disperse

Cíle práce

Chování vedoucí k šíření je mezi jiným ovlivňováno různými aspekty, například úživností stanoviště či fyziologickým stavem organismu. V navrhovaném experimentu chceme otestovat, zda může u pavouka mít na toto chování vliv i poměr proteinů a lipidů v kořisti.

Studentka provede literární rešerši na téma způsobů šíření u pavouků a důvodů, které k ní vedou.

Metodika

Studentka na začátku jara nasbírá mláďata slíďáka *Pardosa lugubris* a rozdělí je do tří skupin. Dále na konci jara nasbírá oplozené samice téhož druhu a bude je udržovat v chovu do doby, než její vylíhlá mláďata dosáhnou prvního nymfálního instaru. Mláďata z obou sběrů budou v laboratorních podmínkách krmena mouchami druhu *Drosophila melanogaster*, první skupina bohatými na proteiny, druhá bohatými na lipidy, třetí s vyváženým poměrem těchto makroživin. Poté bude za vhodných mikroklimatických podmínek, simulovaných v laboratoři, sledována tendence testovaných pavouků se šířit pomocí větru.

Doporučený rozsah práce

dle potřeby

Klíčová slova

migrace, disperse, potravní ekologie, pavoučí vlákno, ballooning

Doporučené zdroje informací

Benton, Tim G., and Diana E. Bowler. "Dispersal in invertebrates: influences on individual decisions." *Dispersal ecology and evolution* (2012): 41-49.

Bonte, Dries, Martin Lukáč, and Luc Lens. "Starvation affects pre-dispersal behaviour of Erigone spiders." *Basic and Applied Ecology* 9.3 (2008): 308-315.

Kim, Kil Won. "Dispersal behaviour in a subsocial spider: group conflict and the effect of food availability." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48.3 (2000): 182-187.

Wen, Lelei, et al. "High-lipid prey reduce juvenile survivorship and delay egg-laying in a small linyphiid spider *Hylyphantes graminicola*." *Journal of Experimental Biology* (2020).

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

RNDr. Milan Řezáč, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 17. 03. 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Vliv zastoupení proteinů a lipidů v potravě pavouků na tendenci se šířit vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědoma, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 31.03.2022

.....

Tranová Sandra

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucím mé diplomové práce doc. RNDr. Pavlu Saskovi, Ph.D., dále RNDr. Milanu Řezáčovi, Ph.D. a Nele Gloríkové za to, že mi byli nápomocni a za jejich vstřícný přístup během zpracování diplomové práce. Dále bych ráda poděkovala zejména rodině a příteli za jejich toleranci a trpělivost s mým studiem a také všem, kteří mi byli při vzniku mé diplomové práce jakkoli nápomocni.

V Praze dne 31.03.2022

.....

Tranová Sandra

Vliv zastoupení proteinů a lipidů v potravě pavouků na tendenci se šířit

Abstrakt

Disperzní chování pavouků je mezi jiným ovlivňováno různými aspekty, například environmentálními podmínkami či fyziologickým stavem organismu.

V navrhovaném experimentu bylo testováno, zda mohla u pavouka druhu *Pardosa agrestis* mít na toto chování vliv předchozí potravní zkušenost (lipid, protein, základ – s vyváženým poměrem makroživin) nebo potravní deprivace.

Čtyři skupiny pavouků vybraného druhu slíd'áka byly v laboratorních podmínkách krmení octomilkami obecnými *Drosophila melanogaster*, první skupina bohatými na proteiny, druhá bohatými na lipidy, třetí s vyrovnaným poměrem těchto makroživin a poslední skupina pavouků byla skupinou hladovějící. Poté za vhodných klimatických podmínek, simulovaných v laboratoři, byla sledována tendence testovaných pavouků šířit se pomocí větru.

Cílem bylo zjistit, zda předchozí potravní zkušenost nebo potravní deprivace ovlivňují disperzní chování pavouků. Byl zjištěn rozdíl mezi skupinami ve schopnosti produkce vlečného vlákna, kdy u hladovějících pavouků byla narušena jejich schopnost vlákno produkovat. Dodatečně byl testován vliv orientace vůči světlu a větru mezi jednotlivými úrovněmi diety. Zde bylo zřejmé, že většina pavouků preferovala šířit se po větru směrem ke světlu, z důvodu hledání co možná nepříjemnějších podmínek pro započítí dostatečně dlouhého vzletu. Taková místa se vyznačují plným osvětlením, a proto k tomuto účelu byla vyhledávána co možná nejosvětlenější místa.

Klíčová slova:

Ballooning, tendence k disperzi, tendence, výživa, živiny, podmínky, environmentální indukce, dostupnost potravy, kvalita biotopu, úživnost, pavouk

Impact of protein and lipid ratio in prey of spiders on the tendency to disperse

Abstract

The dispersive behavior of spiders may be influenced, among other aspects, by environmental conditions or physiological conditions of the organism. In this experiment it was tested if spiders *Pardosa agrestis* can be affected by previous food experience (lipid, protein, basis) or food deprivation.

Four groups of spiders of the selected species of Lycosidae were fed by *Drosophila melanogaster* in laboratory conditions. The first group of spiders were fed by rich *D. melanogaster* in proteins, the second rich in lipids, the third with a balanced ratio of these macronutrients and the last group of spiders were starving. Then the tendency of the tested spiders to disperse by wind were monitored in the laboratory microclimatic conditions.

It was found out that nutrients from prey affect the dispersal behaviour of spiders. Ability to produce the fiber was found across the treatments, when ability to produce fiber was impaired in starving spiders. Additionally we tested the effect of orientation to light and wind between different levels of diet. Clearly most spiders preferred to disperse in the wind towards to light, in order to find the best conditions to start a long takeoff. These places are characterized by full lighting and for this reason the lightest possible places were probably searched.

Keywords:

Ballooning, dispersal tendencies, diet, nutrients, conditions, environmental induction, food availability, habitat quality, usability, spider

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíl.....	3
3 Literární řešerše.....	4
3.1 Disperze živočichů	5
3.1.1 Trofické podmínky.....	8
3.1.2 Klimatické podmínky.....	9
3.1.3 Fyziologický stav	10
3.2 Modelový druh	15
4 Metodika	17
4.1 Lokality a sběr.....	17
4.2 Potrava	20
4.3 Vliv diety matky na disperzi mlád'at.....	22
4.4 Vliv diety mlád'at na jejich disperzi.....	22
4.5 Ballooning.....	22
5 Statistická analýza.....	25
6 Výsledky	30
7 Diskuse.....	39
8 Závěr	42
9 Seznam zdrojů a použité literatury.....	43

1 Úvod

Literatura popisující experimenty a teorie o faktorech ovlivňujících disperzní chování u pavouků je nedostatečná, a v té, co již existuje, jsou autoři často protichůdných názorů. Nejvíce se autoři zabývali vlivy meteorologických podmínek na vzlet pavouka. Na čem se však autoři všeobecně shodují, je horní limit rychlosti větru $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Mezi další faktory, které autoři považují za důležité, patří teplo, měnící se rychlost větru, oblačnost a vlhkost. Literatury týkající se studia motivace a podněcování k jakémukoliv chování podobající se ballooningu není mnoho a je ze značné části vytvořena na základě domněnek. Nárůst teploty, pokles teploty, změna vlhkosti vzduchu, kolísání vzduchu, intenzita světla a stres, všechny tyto faktory mohou podněcovat k disperzi.

Pavouci jsou jedním z nejrozmanitějších a nejhojnějších nespécializovaných predátorů (Wilder, 2011). Zásadní vliv na přežití jedince, jeho růst a reprodukci má často kořist chudá na živiny (jak kvantitou, tak kvalitou), kterou jedinec uloví v přírodě (Wise, 2006; Wilder, 2011; Toft, 2013).

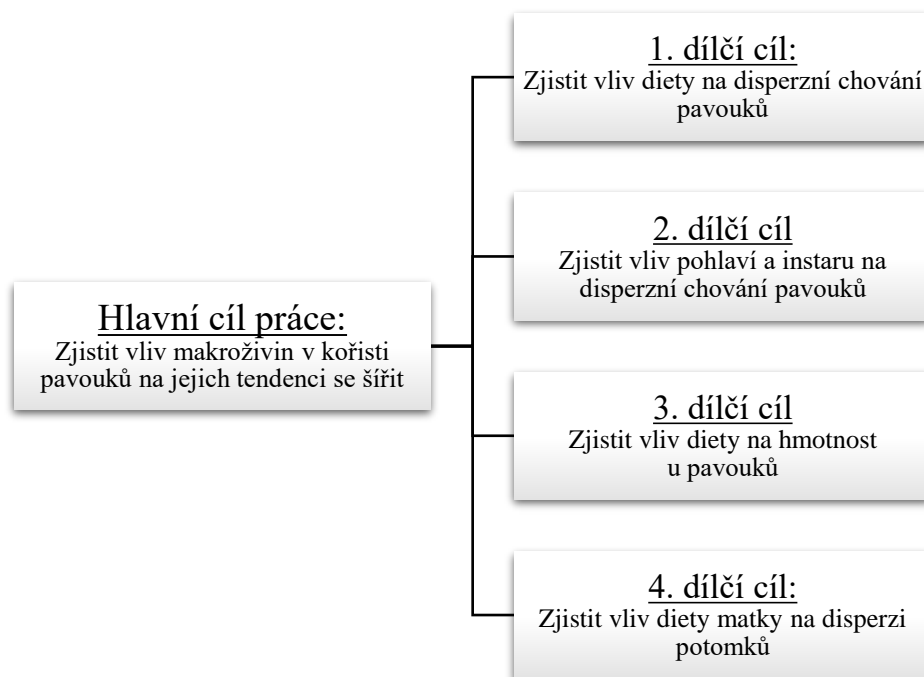
Zároveň se však může kvalita jakéhokoli daného druhu kořisti pro jeden určitý druh pavouka lišit v závislosti na vývojovém stádiu pavouka, protože různá stadia mohou vyžadovat různé kritické živiny k přežití (Toft, 1995, 2006, 2013). Například octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*) jsou nejčastěji používanou kořistí pro laboratorní chov pavouků a vyhodnocení vlivu kvality kořisti (např. makroživiny) na reprodukci pavouků a parametrů fitness a předchozí studie prokázaly, že kvalita letu se dramaticky liší v závislosti na životní fázi u mnoha druhů pavouků (Toft et al., 1999; Oelbermann et al., 2002; Peng et al., 2013). Například octomilky bývají vhodnou potravou pro pavouky časných instarů, ale již ne v pozdějších fázích, jelikož pavouci postupem času rostou pomaleji, nebo se dokonce jejich růst může zastavit a mohou uhynout v průběhu svlékání (Oelbermann et al., 2002). To naznačuje, že pavouci mohou vyžadovat různé druhy, či směsi druhů kořisti, aby získali živiny potřebné k přežití, nebo dosáhnout rovnováhy živin během různých vývojových stádií (Greenstone, 1979).

Pavouci druhu *Pardosa agrestis* jsou pavouci vyskytující se především na povrchu půdy. Během disperzního chování ale vylézají na vyvýšená místa, aby si usnadnili vzlet.

V této diplomové práci se konkrétně zabýváme schopností šíření pavouka druhu *P. agrestis* pod vlivem potravy, tj. zdali má předchozí potravní zkušenost (lipid, protein, základ – s vyrovnaným poměrem makroživin) nebo potravní deprivace (hlad) matky, vliv na disperzní chování potomka, a jestli vlastní předchozí potravní zkušenost nebo potravní deprivace ovlivní tendenci pavouků šířit se pomocí větru. Termíny „disperze“, neboli rozptyl a „migrace“ neboli přemísťování do konkrétní oblasti se používají k popisu pohybu organismů. Nejčastější význam *migrace* je pohyb velkého počtu jedinců nějakého druhu určitým směrem z jednoho místa na jiné. *Disperze* nejčastěji označuje vzdalování se jedinců od ostatních, jako např. od jejich rodičů či sourozenců. Jelikož sem patří pohyby aktivní i pasivní, je proto termín disperze vhodný pro označení několika druhů pohybu. Studovanými efekty jsou schopnost šířit se pomocí chování zvaného ballooning (Begon et al., 1997).

2 Cíl

Chování vedoucí k šíření je ovlivňováno různými aspekty, například úživností stanoviště či fyziologickým stavem organismu. V navrhovaném experimentu chceme otestovat, zda může u pavouka mít na toto chování vliv i poměr proteinů a lipidů v kořisti. Bude provedena literární rešerše na téma způsobů šíření u pavouků a důvodů, které k němu vedou.



3 Literární rešerše

Pavouci jsou vysoce adaptabilní členovci, kteří jsou schopni přizpůsobit se podmínkám po celém světě. Jejich schopnost adaptace jim značně usnadnila kolonizaci nových stanovišť. Členovci obecně jsou organismy, které díky své stavbě těla, pohlavnímu a potravnímu chování nejsnadněji kolonizují. K procesu kolonizace dochází, buďto samovolně (což je zdoluhavé, ale přirozené) nebo pomocí člověka (turismus, průmyslová doprava). Tyto druhy, které byly přeneseny člověkem, nazýváme druhy nepůvodní.

Celosvětově je známo 2 320 druhů rodu slíďákovitých - Lycosidae, z toho 260 v Evropě a 65 druhů v ČR. Jsou to volně žijící pavouci. První řada očí je složena ze čtyř nejmenších, nad kterými je umístěna druhá řada složená ze dvou největších očí. Poslední dvě oči tvoří třetí řadu. Samičky nosí kokon připředený ke snovacím bradavkám a později nosí mláďata na hřbetě. Zajímavý je jejich název v angličtině (Wolf spiders) či v němčině (Wolfspinnen), což se dá přeložit jako vlčí pavouci (Macek, 2006). Do rodu *Pardosa*, do kterého řadíme i slíďáka rolního, u nás řadíme 25 druhů.

Lycosidae, slíďákovití pavouci, je homogenní čeleď s malými až velkými druhy (4-35 mm). Slíďáci se pohybují ve volné přírodě od nížin až po horské oblasti, kde obývají jak otevřené, tak i zastíněné biotopy s různými stupni vlhkosti – od suchých až po extrémně vlhká stanoviště, některé druhy se nevyhýbají ani vodní hladině. Pohybují se převážně na povrchu půdy, výjimečně vylézají na listy bylin. Jsou aktivními lovci, ale i přesto na kořist většinou číhají. Některé druhy slíďákovitých tráví většinu svých dnů v úkrytech pod kameny nebo v zemních dutinách, případně norách, z nichž vylézají až za soumraku, a to za účelem lovu. Většina druhů žijících v ČR je však aktivních přes den. Pavučinová vlákna využívají k tvorbě kokonů, či k budování hnízd. Unikátním znakem slíďáků je péče o jejich potomstvo. Kokon, který je obvykle čočkovitého nebo kulovitěho tvaru nosí samice připevněný na konci zadečku k bradavkám a takto ho nosí až do vylíhnutí mláďat. Ta se po vylíhnutí (až na výjimky) přemístí ihned na povrch těla samice, která potomky ještě nějaký čas nosí na hřbetě zadečku. Čeleď slíďákovitých se dělí na několik podčeledí, z nichž následující jsou zastoupeny i u nás: Evippinae (*Xerolycosa*),

Lycosinae (*Alopecosa*, *Arctosa*, *Aulonia*, *Lycosa*, *Trochosa*), Pardosinae (*Acantholycosa* a *Pardosa*) a Piratinae (*Hygrolycosa*, *Pirata* a *Piratula*) (Kůrka et al., 2015).

3.1 Disperze živočichů

Způsoby přemístování organismů mohou být jak pasivní (semena rostlin potřebují k rozptýlení vodu, nebo se rozptylují pomocí vzduchu), tak i aktivní. V některých případech důsledky pohybů členy populace shlukují, jindy je přerozdělují nebo mísí. Existují tři hlavní typy rozmístění organismů v prostoru, které od sebe nejsou striktně odlišeny a jeden typ tak může pozvolna přecházet v typ jiný.

K náhodnému rozmístění dochází v případě, je-li pravděpodobnost výskytu určitého organismu v prostoru stejná a přítomnost jednoho jedince nemá vliv na přítomnost druhého.

K rovnoměrnému rozmístění dochází v případech, když má jedinec potřebu vyhybat se ostatním, anebo v případě, když jedinci vyskytující se blízko jiným, hynou, nebo populaci opouštějí.

K nahloučenému rozmístění dochází tehdy, když jsou jedinci přitahováni určitými složkami prostředí (v určitém typu prostředí mohou mít vyšší pravděpodobnost k přežití), anebo jestliže přítomnost jedince přitahuje ostatní (Begon et al., 1997).

Strategie rozptýlení je zásadní pro přežití druhů. Zvířata se musí pohybovat, aby hledala potravu, potenciální sexuální partnery, nacházela útočiště, nebo úkryt před predátory a aby se vyhnula příbuzenskému křížení a místnímu soupeření o zdroje. Stupeň plasticity těchto znaků určuje schopnost, druhu nebo populace, úspěšně reagovat na změny v prostředí, což je zvláště důležité u druhů žijících na stanovištích s nepříliš přijatelnými podmínkami.

Dle Begona (1997) popisují termíny „disperze“ a „migrace“ některé charakteristické rysy pohybu organismů. Migrace většinou znamená hromadný pohyb většího počtu jedinců nějakého druhu směřovaný z jednoho místa na jiné. Označení disperze většinou popisuje vzdalování se jedinců od ostatních (např. od jejich sourozenců, či rodičů). Sem tedy patří jak disperze aktivní (chůze, létání, plavání), tak disperze pasivní (přenos pomocí vody, či větru). Disperze je proto termín, pod kterým si můžeme vybavit několik druhů pohybu. U některých druhů bezobratlých by mělo být možné rozlišit

dálkové šíření od pohybů na krátké vzdálenosti, avšak mezi migrací a disperzí neexistuje pevně daná hranice. Organismy, které se rozmisťují, stejně jako organismy migrující, se mohou pohybovat buďto směrem ke stanovišti umožňující jejich dlouhodobou existenci, anebo se mohou pohybovat do té doby, než takové stanoviště najdou. Z hlediska jedince tedy nelze rozdíl mezi migrací a disperzí přesně vymežit, přestože jejich působení jsou do jisté míry odlišná (Begon et al., 1997).

U bezobratlých se vyvinuly specifické mechanismy (jako např. křídla), nebo specifická pohybová stádia během jejich života (disperzní morfy, hypopi u roztočů, disperzní planktonní larvy) nebo kombinace jejich životních etap a chování (rozptyl juvenilních jedinců či schopnost parazita manipulovat s tělem hostitele za účelem podpory přenosu na jiného hostitele) (Benton et al., 2012).

Termín disperze označuje proces vzdalování se jedinců od ostatních. Jedinci se vzdalují od okolí svých rodičů, či sousedů a důsledkem tohoto procesu se zmírňuje shlukování na jednom místě. Může to napomáhat k tomu, aby se předešlo zahlcení biotopu. Nemusí se ale jednat vždy o únik, může se jednat o snahu jedince objevovat nová místa (Baker, 1978). Existuje rozptyl, při kterém jedinci prozkoumají několik míst a vrátí se na jedno z nich, které jim nejvíce vyhovuje a tam zůstanou. Nebo rozptyl, při kterém dochází k postupnému střídání několika stanovišť, až se nakonec na jednom usadí bez návratu na místo, které již bylo prozkoumáno.

Ať už je přesná povaha disperze druhů jakákoliv, všechny se rozmisťují, avšak disperze některých druhů je větší než jiných. U hmyzu žijícího v biotopech nestálého charakteru, je výraznější rozmisťování než u hmyzu žijícího na biotopech charakteru stálého (Begon et al., 1997).

Rozmísťování samo o sobě může být riskantní. Jak napsal Gadgil 1971: „Velmi obecně řečeno, faktorem podporujícím evoluci rozptylu by měla být naděje na osídlení vhodnějšího místa, než je to, které druh obývá v současnosti. Organismy by se měly rozmisťovat, jestliže naděje na dosažení lepšího místa je větší než ztráta plynoucí z nebezpečí, že organismy při tomto šíření uhynou anebo, že se dostanou do chudšího biotopu“.

Velikost populace nebo hustota spolu s dostupností zdrojů potravy hraje klíčovou roli určující celkovou intenzitu konkurence v rámci populace. Existuje již řada studií,

kteřé ukazují pozitivní vztah mezi disperzí a hustotou populace u taxonů (vlivem disperze se může předejít zahlcení biotopu) bezobratlých jako jsou motýli (Baguette et al., 1996), pavouci (De Meester et al., 2010), larvy much žijící ve vodě (Fonseca et al., 1996) a třásněnky (Rhainds et al., 2005).

Při rozhodování se o disperzi nemusí mít vliv pouze vnější prostředí, nebo environmentální podmínky. Dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje schopnost šířit se, je hmotnost jedince. Dle Greenstone et al. (1986) mohou jedinci s vysokou hmotností tento handicap řešit jednoduše produkcí většího množství vláknů. U některých organismů může být důležitým faktorem jejich velikost. Přesto, že i velcí pavouci jsou schopni ballooningu, existuje znatelná selekce upřednostňující menší hmotnost. Důvodů může být několik: (1) vyšší hmotnost může vést k přistávacím rychlostem, které mohou být nebezpečně vysoké, což je nebezpečné i vzhledem k tomu, že pavouk postrádá jakýkoliv mechanismus, jak kontrolovat let i samotné přistání (Compton 2002), (2) větší jedinec má menší poměr povrchu těla vůči jeho objemu, což vede k horším vzletovým schopnostem a (3) větší pavouk je viditelnější pro predátory (např. pro ptáky) (Coyle et al., 1985).

Ballooning je omezen na pavouky malých rozměrů, nejčastěji juvenilní jedince, například kteří právě opustili kokon své matky (Decae 1987; Foelix 1996). Dále může být důležitým faktorem ovlivňujícím disperzi fyziologický stav jedince, disperzní fenotypy, nebo hraje velkou roli vliv rodičů na rozptýlení mláďat. U mnoha taxonů mohou rodiče ovlivnit vývoj jejich potomků, a to způsobem využití zdrojů, například prostřednictvím epigenetické modifikace genomu nebo změnou hormonálního titru ve vajíčku nebo konkurenčním prostředím, které potomci zažijí (Benton et al., 2008). Tímto způsobem mohou rodiče ovlivnit životní historii jejich potomků, včetně jejich potenciálu na šíření se.

Aktivně se šířící jedinci mají obecně dobře vyvinuté pohybové a smyslové orgány, umožňující ovládat trajektorii pohybu a usadit se tak na vhodném stanovišti. U jedinců šířících se pomocí větru (nebo vodních proudů) bude trajektorie pohybu zcela záviset na fyzikálních vlastnostech odporu větru (tj. horizontální a vertikální směrovost, síla) individuální morfologii (držení těla, hmotnost) a délce pavučinového vlákna (Bonte et al., 2004).

3.1.1 Trofické podmínky

Pavouci patří mezi nejrozmanitější a nejhojnější predátory. Naše znalosti o schopnostech pavouků přizpůsobit se prostředí na základě živin z jejich kořisti však zůstávají nedostatečné. Mnoho studií nutriční ekologie u pavouků se primárně soustředilo na to, jak makroživiny, jako jsou proteiny a lipidy, ovlivňují životní rysy pavouků (Toft, 2013; Wilder, 2011). Obecně se mělo za to, že pavouci mají v přírodě omezené množství lipidů (Wiggins et al., 2018), ale nedávné studie ukázaly, že se pavouci v tomto případě spoléhají na protein, který získávají z kořisti (Salomon et al., 2011; Wilder et al., 2017).

Kořisti slíďáka *P. agrestis* jsou především malí členovci jako například mšice. Jde o potravu, která je velikostně menší než samotný pavouk. Jsou odolní vůči hladu. Jejich smyslové orgány, mezi které patří trichobotrie a lyriformní orgány, využívají ke sledování vibrací kořisti přenášených po substrátu. Pro hledání kořisti využívají také chemoreceptory (Kůrka et al., 2015).

U pavouků a jiných predátorů je přístup ke kořisti často faktorem ovlivňujícím rychlost růstu, reprodukci, nebo velikost populace (Kessler 1971; Begon et al. 1990; Riechert 1992; Wise 1993).

Každá kořist se výrazně liší ve své kvalitě a obecně se předpokládá, že strava matky podstatně ovlivňuje jak přežití potomků, tak i jejich růst a reprodukci. Nicméně strava matky však může mít podstatný vliv na kondiční výkon nejen u potomků, ale i dospělých jedinců (Wen Lelei et al., 2020).

Členovci, jako jsou pavouci, rostou postupně (skokově) svlékáním (Schneider, 1997). Mnoho druhů pavouků má flexibilní počet svleků, tudíž mohou dospívat v dřívějších instarech a menších velikostech, či pozdějších instarech a velikostech větších. Průměrný počet instarů se u pavouků pohybuje mezi 5–10 (Turnbull, 1962).

Vysoká míra růstu je jedním z důležitých faktorů k odhadu fitness. Jedinci mohou růst rychleji než ostatní z několika důvodů. Buďto jsou schopni reprodukce dříve, nebo mají vyšší reprodukční potenciál, či mají výhody v dobách námluv.

V jednom z několika experimentů na pavučence plachetkové *Hylyphantes graminicola* Sundevall (Araneae: Linyphidae) se zkoumal vliv diety na parametry fitness u potomků, včetně míry přežívání, růstu, nebo reprodukce v dospělosti. Samice byly těsně

před kladením vajec nakrmeny buďto pakomáry *Chironomus* sp. (Diptera: Chironomidae), nebo laboratorně chovanými octomilkami *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). Juvenilní jedinci, jejichž matky byly živeny na pakomárech, měli vyšší míru přežívání, rychlejší růst a větší velikost samců v dospělosti než jedinci živení na octomilkách. Přestože strava matky celkově významně neovlivnila páření ani plodnost samic, samice živené na *Chironomus* sp. snesla vajíčka dříve a jejich vajíčka se také dříve vylíhla. Mláďata těchto samic byla životaschopnější než u samic živených na octomilkách. Je tedy pravděpodobné, že samice *H. graminicola* z pakomárů mohla získat mnohem více bílkovin s esenciálními aminokyselinami. Podobně Blamires (2011) zjistil, že samice *H. graminicola* krmené octomilkami s vysokým obsahem bílkovin, ale nízkým obsahem lipidů produkovaly vajíčka, která měla vyšší energetický obsah než samice krmené octomilkami s nízkým obsahem bílkovin, ale s vysokým obsahem lipidů. Esenciální aminokyseliny tak mohou představovat klíčové živiny, které se podílejí na přidělování živin vajíčkům (Wilder et al., 2017).

Podobného výsledku se dopátrali Wilder et al. (2008), kdy samice *Pardosa milvina*, živené octomilkami s vyšším obsahem bílkovin, byly agresivnější a snášely vajíčka rychleji než ty živené octomilkami s nižším obsahem těchto makroživin. Lomborg et al. (2009) pracovali na experimentu, kdy samcům druhu *Pardosa prativaga* podávali také octomilky s vysokým obsahem bílkovin, tito pavouci pak byli aktivnější při námluvách a měli vyšší úspěšnost v páření.

V rozporu s touto studií je ovšem studie na pavoukovi *Stegodyphus dumicola*, kterou se zabýval Salomon (2008). Tato studie odhalila, že kolonie, která se živila kořistí s vysokým obsahem lipidů, produkovala častěji a více kokonů než kolonie, která se živila kořistí s vysokým obsahem bílkovin.

3.1.2 Klimatické podmínky

Druh *P. agrestis* se vyznačuje dvěma generacemi do roka. Subadultní jedinci jsou v největší míře zastoupeni v dubnu. Dospělci se objevují od konce dubna do začátku června, kdy probíhá páření. Ke konci léta stoupá počet subadultních jedinců, kteří dospívají v srpnu, kdy je období druhého páření. Druhý největší počet pavouků je poté v

září. Páření probíhá až několik hodin. U *P. agrestis* je páření vyzorováno kolem dvou hodin. Nejvhodnější období je květen až začátek srpna. Samice koncem jara nosí šedý kokon až s 50 vajíčky. Využívají síly slunce k urychlení procesu dozrávání vajíček. (Macháč, 2021). V Evropě se dožívají jednoho roku, v severských oblastech až dvou let.

Ballooning neboli migrace pomocí vzduchu, je ovlivněn mnoha faktory jako jsou teplota, vlhkost, proudění vzduchu, nebo také množství světla. Rychlost větru by neměla být vyšší než 3 m.s^{-1} (Weyman 1993). Ideální mikroklimatické podmínky by měly simulovat horký den po chladné noci, neměl by foukat silný vítr, pouze lehké vzdušné proudění (Bell et al., 2005). Období, ve kterém toto chování jedinci obvykle provádí, se nazývá babí léto.

3.1.3 Fyziologický stav

Životní cyklus vylíhnutého pavouka lze rozdělit do čtyř fází: instar, který opouští kokon, mlád'ata, instar před dospělostí a dospělí jedinci (Samu et al., 1998).

Délka života *P. agrestis* se pohybuje v rozmezí jednoho až dvou let a jeho potrava se skládá zejména z malých členovců, jako jsou dvoukřídle nebo mšice. Kořist je téměř vždy menší než velikost samotného jedince. Mají dlouhou kopulaci, která se pohybuje v průměru okolo dvou hodin. Obdobími páření jsou měsíce červen – srpen, během kterých vyprodukují 40 – 60 mlád'at na kokon. Tato mlád'ata zůstávají ještě nějakou dobu po vylíhnutí na hřbetu matčina zadečku.

Druh *P. agrestis* se pravidelně potýká s nedostatkem potravy a hladověním. Jeho životní strategie byla uzpůsobena tak, aby byl vůči hladu odolný. Nedostatek potravy také kompenzuje schopností ulovit více kořisti na jeden pokus. Z důvodu toho, že se často potýkají s hladověním, potřebují z potravy získat co nejvíce energie, kterou dosáhnou přežvýkáním kořisti pomocí svých chelicer (Nyffeler et al., 1988).

Některým jedincům trvá vývoj až 3 měsíce. Vznikají tak dvě skupiny pomalu a rychle se reprodukujících pavouků. Rychle se vyvíjející pavouci však mívají kratší život. Pavouci, kteří mají pomalejší vývoj, jsou považováni za méně aktivní poté, co jsou umístěni do nového prostředí. U pomaleji se vyvíjejících pavouků je také menší pravděpodobnost, že zaútočí a uloví tak potenciální kořist. Za to pavouci s rychlejším vývojem jsou aktivnější, mají větší motivaci k lovu a jsou odvážnější (Rádai et al., 2017).

Výhodou rychlého vývoje je zamezení vysoké úmrtnosti při přezimování. Pomalu se vyvíjející pavouk musí čelit vysoké úmrtnosti, jelikož zimu přežívá jako nedospělý. Výhodou je větší velikost, jedinci s rychlým vývojem jsou znevýhodněni nižší plodností a tím i menším počtem mláďat (Rádai et al., 2017).

Samec *P. agrestis* nachází samice pomocí sexuálních chemických signálů. Bylo zjištěno, že některé druhy pesticidů, které se nacházejí v dnešních agrosystémech, mohou narušit jejich způsoby komunikace. Při zkoumání jejich metod sexuální komunikace byl vědci použit herbicid Roundup. Bylo zjištěno, že schopnost samců najít samice je založena na sledování jejich vláknů a že použití herbicidu Roundup významně narušilo schopnost samců vláknem najít (Leccia, et al., 2016).

U druhu *P. agrestis* se vyskytuje kanibalismus, který slouží k posílení zdatnosti větších pavouků v případě, když jiná kořist není v dosahu. Faktory ovlivňující kanibalistické aktivity jsou rozdíl ve velikosti mezi predátorem a kořistí a míra hladu predátora. V případě, když kanibalismus nastane, je větší pavouk téměř vždy predátorem. Dalším důležitým faktorem, který přispívá k výskytu kanibalistického chování je frekvence/četnost setkání. Tato proměnná závisí na hustotě osídlení dané oblasti, heterogenitě prostředí a na aktivním chování jednotlivců (Samu 1999).

Kanibalismus u dospělých pavouků, kteří jsou si velikostně podobní, se zdá být v terénu méně častý a není hlášen z laboratorních studií (Aspey 1977; Nossek et al., 1984). Polní experimenty Wagnera et al. (1996) však ukazují, že kanibalismus mezi juvenilními pavouky druhu *Schizocosa ocreata* byl běžný a byl často pozorován v laboratoři u stejně velkých mláďat. Jelikož byli pozorováni pavouci v těchto případech (co do velikosti) relativně homogenní, je tedy možné, že frekvence kanibalismu nezávisí pouze na velikosti, ale i na věku.

Význam kanibalismu by měl být zvláště důležitý v obdobích, kdy jsou velké rozdíly ve velikosti spojeny s nedostatkem potravy. Andersonovi (1974) laboratorní studie a přímé terénní důkazy (Edgar 1970a; Nyffeler et al., 1988; Wise et al., 1992) naznačují, že pavouci v přírodě často hladoví. Mladí jedinci nemají z důvodu nedostatku potravy dostatečné množství zásob živin potřebných k přežití, a proto jsou to právě mladí pavouci, kdo je ochotný riskovat a častěji se zapojovat do kanibalistického chování. Velké rozdíly u juvenilních pavouků *P. agrestis*, co se týče velikosti, byly nalezeny u populací žijících

v Maďarsku (Samu et al., 1998) a v Rakousku (Zulka et al., 1997). Kanibalismus by se dal nazvat fenoménem, který může hrát významnou roli v přirozených populacích (Samu 1999).

Druh *P. agrestis* je jedovatý, ale není skoro žádná pravděpodobnost, že by kousnul, či zaútočil na člověka, pokud však není v ohrožení nebo kolem sebe nemá kokon s vajíčky. Jeho kousnutí však může způsobit jen alergickou reakci, či mírnou bolest (Zafer, 2007; Kůrka et al., 2015).

3.1.4.1 Lokomoce

Pohyb jako takový vychází z řady motivací a jeden pohyb může plnit více než jednu funkci, např. pohyb za potravou. Tudíž, ačkoliv jsou některá chování specifická pro disperzi, jiná mohou být pro disperzi a hledání potravy, úkrytu atd. Definice disperze jako pohybu nekonstatuje nedisperzní pohyby, které však mohou v průběhu života vytvořit stejně, dokonce i více genových toků (výměna genetického materiálu mezi populacemi) v prostoru (Benton et al., 2012).

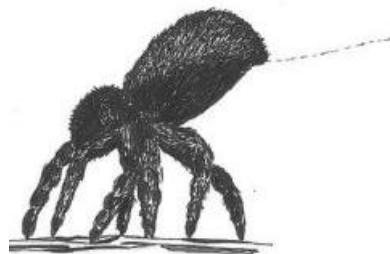
Současné rozšíření většiny pavouků souvisí s jejich vagilitou a schopností pasivního šíření. Několik autorů se domnívá, že vysoká míra rozptylu bývá u *P. agrestis* nepředvídatelná, nebo dočasná (Johnson 1960; Southwood 1962, 1966; Richter 1970; Dingle 1972; Comins et al., 1980; Greenstone 1982). Tuto hypotézu označil Greenstone (1982) za hypotézu „předvídatelnosti stanoviště“.

Podle Thomase et al. (2003) je vzdálenost letu u slíd'ákovitých při hledání vhodného stanoviště průměrně 987 m, avšak může dosáhnout vzdálenosti i 3000 m a více o rychlosti větru $1,75 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Šíření na velké vzdálenosti je u drobných druhů pavouků nebo juvenilních jedinců spjato se schopností vzdušné disperze- ballooningem, kdy pavouk aktivně vyhledá vyvýšené místo a následně vzlétne (po zachycení svého pavučinového vlákna) za pomoci větru. Na rozdíl od menších druhů je ballooning u větších pavouků omezen na období, ve kterém mají jedinci optimální hmotnost a velikost, tedy během druhého nebo třetího instaru (Richter 1970, 1971). Toto období trvá pouze 2 nebo 3 týdny a čas zahájení do značné míry závisí na době produkce kokonu a líhnutí.

3.1.4.2 Rapelling

Rapelling, neboli sestup z vyvýšeného místa pomocí vlákna, probíhá tak, že pavouk vyleze na vyvýšené startovní místo, postaví se proti větru, zaujme polohu známou jako „tip-toe“ (pre-ballooningové chování „po špičkách“) s nataženými končetinami a zvedá své břicho. Poté pavouk vytlačí ze snovacích bradavek vlákno, které je následovně vytahováno ven



Obr.1. Pre-ballooningové "tip-toe" chování u mládřat pavouků (převzato z Krejčí 2012).

z bradavek, bez asistence zadních končetin, pouze silou větru. Toto chování připravuje jedince na vzlet. Když je vlákno dostatečně dlouhé, zachytí se na nedaleké vegetaci a pavouk po něm jako po mostu přeleze.

Nedostatek kontrolních mechanismů během ballooningu brání jedincům v aktivním výběru vhodného prostředí pro přistání. Dle Bowlera et al. (2005) tip-toe chování vykazuje rozdíly jak mezi druhy, tak i mezi pohlavími. Častěji se toto chování vyskytuje u samic nežli u samců, nehledě na jejich nutriční stav.

Lawrence (1987) je názoru, že k disperzi závisející na okolních podmínkách dochází u méně konkurenceschopných jedinců – a to u těch, kteří jsou ve fyzicky horším stavu.

Dalším alternativním způsobem vzletu je chování zvané „drop and swing“ pre-ballooningové chování. Pavouk přilepí konec vlákna k podkladu, sám se podkladu pustí a vlaje ve větru, zatímco vlákno se prouděním vzduchu natahuje. V okamžiku, kdy vlákno dosáhne dostatečné délky, se utrhne a slouží jako vlákno letové (Barth et al., 1991; Barth 2002).



Obr.2. Pre-ballooningové "drop and swing" chování u mládřat pavouků (převzato z Krejčí 2012).

V některých situacích se stejné chování, nebo motivace nazývají různými termíny v závislosti na vzdálenosti. Benton et al. (2012) charakterizoval přesuny na krátké vzdálenosti jako pohyby při hledání potravy, avšak pohyby na dlouhé vzdálenosti jsou dle něj vzácnější a jedná se o rozptyl.

Létání u pavouků je silně ovlivňováno individuálními rozhodnutími před vzletem bez ohledu na to, zda jednotlivci jsou či nejsou schopni měnit během letu rychlost nebo délku vláken.

Zvýšený růst při nízkém poměru L:P (lipid : protein) dle Whitea (1978) naznačuje, že slídáci jsou (stejně jako mnoho jiných predátorů) přizpůsobeni stravě bohaté na bílkoviny.

U tohoto experimentu bylo použito laboratorního prostředí ke studiu disperze pomocí větru u *P. agrestis*. Pozorování mezi chováním „tip-toe“ a ballooningem je v souladu s obecnou předpovědí z teorie disperze, že emigrace bude nevýhodná, tedy potlačena, když bude pravděpodobnost dosažení vhodného stanoviště nízká (Dieckmann et al., 1999).

U některých zástupců čeledi Atypidae a Ctenizidae byla již dříve pozorována schopnost přemostování např. vodních ploch, čímž zvyšovali svoji vagilitu (Kraus et al., 1974). Přemostování (bridging) neboli vypouštění vlákna (které je unášeno větrem) ze snovacích bradavek do doby, než se zachytí a přilepí k jakémukoli povrchu, je taktéž jedním ze způsobů disperze. Pavouk se následně může po tomto vlákně přesouvat na jiná místa (Dean et al., 1990).

3.1.4.3 Ballooning

Migrace pomocí větru se nejčastěji objevuje zejména u hmyzu, ale není to jediná skupina, která ovládá tento způsob pohybu. Další častou skupinou je Arachnida: Araneae. Někteří pavouci se pohybují po povrchu půdy, ale velké množství je schopno šířit se pasivně větrem. (Greenstone et al., 1987; Bishop 1990; Weyman et al., 2002), to je praktikováno zejména u mláďat (Greenstone et al., 1985; Dean et al., 1990), zřídka i dospělci (Horner 1975; Plagens 1986). Je to způsob přemístování pavouka a putování z jednoho místa na jiné, jehož účelem je rozšířit svá teritoria a kolonizovat nová území.

Chování vedoucí k ballooningu může být vyvoláno určitými environmentálními stresy (Duffey, 1963, 1979,). Legel a van Wingerden (1980) zjistili, že pavouci, kteří vyrostli individuálně v podmínkách s nedostatkem potravy, vykazovali v laboratoři vyšší tendenci k ballooningu než ti, kteří byli plně krmeni.

Předpokládá se, že hladovění působí jako důležitý podnět pro ballooningové chování a je s největší pravděpodobností vyvoláno změnami stavu jedince. Tato schopnost přizpůsobit se prostředí, při níž hladovění, vyrušování nebo zhoršování stanovišť stimuluje šíření, se podle všeho vyvinula především jako strategie ke zvýšení pravděpodobnosti přežití za nepředvídatelných podmínek (Weyman 1993; Weyman et al., 2002). Může však nastat situace, kdy právě hladovění může mít negativní dopad na délku a celkovou produkci vlákna, a tím ballooning omezit.

3.2 Modelový druh

Vybrali jsme druh pavouka *P. agrestis* z čeledi Lycosidae. Jsou to menší, štíhlí pavouci s nápadně zúženou přední částí hlavohrudí. Hlavohrud' v oční části mají tmavou a stejně tak širokou jako je jejich oční pole, tudíž se jim oči nachází téměř na jejím okraji. Makadla a nohy jsou kroužkované, zadeček skvrnitý, červené až hnědé barvy, vpředu s naznačeným světlým podélným proužkem viz Obr 3. Zbarvení je často variabilní. Samice bývají nápadně větší a světlejší než samci, zbarvení samců je tmavší, až téměř černé. Samice tvoří čočkovité až kulovité kokony. Čerstvě vylíhnutá mláďata se nějaký čas zdržují na hřbetu matčina zadečku. Je těžké je odlišit od příbuzných taxonomických druhů.

P. agrestis se nejčastěji vyskytuje ve středoevropských zemědělských biotopech, zejména na otevřených stanovištích. Dominantní výskyt druhu *P. agrestis* je soustředěn zejména na orných půdách a půdách ovlivněných lidskou činností ve střední Evropě, zdržují se také od nížin do středních poloh na ruderálech, haldách v počátečním stádiu sukcese a dalších antropicky pozměněných biotopech, na vlhčích loukách, březích a jiných polokulturních stanovištích, ve kterých mohou nalézt pro ně ideální klimatické podmínky. Za slunných dnů pobíhají po půdním povrchu. Ve světě můžeme nalézt až 533 druhů slíďáků, u nás jich žije 24 (Kůrka et al., 2015).

Vzhledem k tomu, že ve vysoké hustotě osidlují pole, na kterých rostou plodiny, mohou být využiti i jako biologický prostředek pro hubení hmyzu a škůdců (Nyffeler et al., 1988).

Jelikož pavouci obývají zemědělské oblasti, často čelí narušování při pravidelných zemědělských disturbancích jako je sklizeň, orba či použití pesticidů a následné

rekolonizaci. Po decimaci, nebo narušení se pavouci tohoto druhu rekolonizují z neorných míst obklopujících jejich původní stanoviště. Při rekolonizaci po narušení jejich přirozeného prostředí hrají hlavní roli juvenilní jedinci z důvodu většího rozsahu pohybu ve srovnání s dospělými jedinci a to především díky své schopnosti balooningu (Drapela et al., 2011).

Dostupnost a kvalita neorné půdy v okolí hraje důležitou roli v hojnosti druhu na orné půdě. Jejich výskyt je nejvyšší na zemědělských polích poblíž dlouhých, širokých a travnatých pásů podél silnic. Především jsou v blízkosti zemského povrchu. Svá vlákna využívají na budování hnízd a kokonů.

Přes zimu jsou někteří pomalu dospívající jedinci zranitelní, jelikož si ještě nestačili vyvinout techniky a strategie nezbytné pro přežití. Přítomnost zalesněných oblastí kolem jejich biotopů poskytuje úkryt přezimujícím pavoukům a samicím nesoucím kokony s vajíčky a zvyšuje tak pravděpodobnost přežití a poskytování útočiště i dostatek kořisti (Drapela et al., 2011).



Obr. 3. Samice druhu *Pardosa agrestis* (převzato z: Kjetil Å. 2013).

4 Metodika

4.1 Lokality a sběr

V rámci diplomové práce byl studován vliv různých diet na tendenci se šířit u vybraného druhu pavouka *P. agrestis* Westring, 1861, neboli slíďáka rolního.

Jedinci byli sbíráni celkem na dvou lokalitách v období od května do června roku 2021 vždy za příznivého počasí. Byli sbíráni jednotlivě pomocí exhaustoru (Obr. 4), do epruvet o průměru 9 mm a délce 30 mm, nebo pomocí pastí určených k chytání živých bezobratlých. Jako past byly použity plastové kelímky, které byly umístěny do země (Obr. 5).



Obr. 4. Nástroj k manipulaci s pavouky zvaný exhaustor (foto: Tranová, 2021).



Obr. 5. Zemní past zakopaná po hrdlo do půdy (foto: Tranová, 2021).

Sběr se prováděl na lokalitách poměrně vlhkých, nikoliv však podmáčených či mokrých. Jako první lokalita nám posloužilo pole, na kterém rostla pšenice (*Triticum* sp.) a vojtěška (*Medicago sativa* L., 1753), nacházející se v blízkosti Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Praze 6 – Ruzyni (Obr. 6), ve kterém experiment probíhal (50.0819186N, 14.2974536E).



Obr. 6. Lokalita č.1 Praha 6 – Ruzyně (foto: Tranová, 2021).

Jako lokalita č.2 posloužilo pole v Dolním Pojizeří u Skorkova.



Obr. 7. Lokalita č.2 Dolní Pojizeří – Skorkov (foto: Tranová, 2021).

Po sběru byli jedinci zváženi na laboratorní analytické váze značky Sartorius řady ME, rozlišení 0,001 mg při maximálním zatížení 36 g a interní kalibrací isoCAL (Obr. 8), a následně přesunuty do plastových boxů o velikosti přibližně 20x15 cm, do kterých byl na dno vložen navlhčený filtrační papír a epruveta s navlhčenou vatou, aby se udržovala vzdušná vlhkost. Filtrační papír a vata byly vlhčeny každý druhý den, aby se předešlo uhynutí samic z důvodu dehydratace.



Obr. 8. Vážení pavouků na analytické váze (foto: Tranová, 2021).

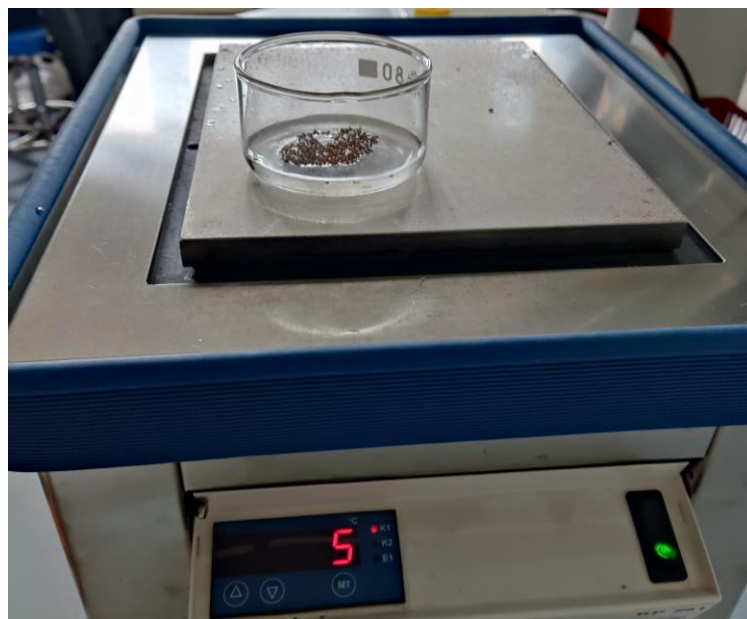
4.2 Potrava

Jako potrava pro dospělé samice byly zvoleny octomilky obecné (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830) (nelétavá mutace), které jim byly podávány obden vždy po deseti kusech. Chovy octomilek byly živeny na různých médiích: základním (směs Nekton od firmy Nekton GmbH), obohaceném proteiny (Nekton : protein Casein 2 : 3) a obohaceném sacharidy (Nekton : sacharóza 2 : 1), viz Obr. 9. Samice modelových pavouků byly rozděleny do čtyř skupin, kdy každá skupina zahrnovala 20 jedinců. Skupiny byly živeny na proteinové dietě, lipidové dietě, základní dietě a poslední skupina samic byla potravně deprivovaná.

Pro lepší manipulaci s octomilkami při krmení pavouků byly octomilky umístěny na mrazicí plochu (Obr. 10), co mělo za následek jejich znehybnění. Teplota mrazicí plochy se pohybovala vždy mezi 4-7 °C, aby byly octomilky zpomaleny, ale zároveň nedošlo k jejich usmrcení z důvodu umrznutí.



Obr. 9. Chovy much druhu *Drosophila melanogaster* (foto: Tranová, 2021).



Obr. 10. Mrazící plocha s *Drosophilami* namočenými v roztoku (foto: Tranová, 2021).

4.3 Vliv diety matky na disperzi mlád'at

K experimentu byly použity pouze samice, které byly krmeny až po dobu vytvoření kokonu. Samice byly živeny na proteinové dietě, lipidové dietě, základní dietě (sloužila spíše pro kontrolu a měla vyvážený poměr lipid:protein) a poslední skupina samic byla potravně deprivovaná. Po vylíhnutí mlád'at z kokonu byla mlád'ata oddělena od matky a přesunuta do Petriho misek, ve kterých se hlídala dostatečná vlhkost a teplota. Před experimentem byla mlád'ata nějakou dobu živena na mšicích či malých octomilkách a chována v laboratorních podmínkách do té doby, než dosáhla prvního nymfálního instaru. Poté byla za vhodných mikroklimatických podmínek (přesný popis v sekci 4.5 Ballooning), simulovaných v laboratoři, sledována tendence testovaných pavouků šířit se pomocí větru, tzv. ballooning (viz kapitola 4.5).

Cílem experimentu bylo zjistit, jaký vliv měla dieta matek na tendenci k šíření se u mlád'at.

4.4 Vliv diety mlád'at na jejich disperzi

Pro druhý pokus byli opět sbíráni pavouci druhu *P. agrestis*, tentokrát ale samostatně žijící juvenilní jedinci, kteří byli opět přesunuti do Petriho misek, ve kterých se hlídala dostatečná vlhkost a teplota. Po dobu jednoho měsíce byla mlád'ata rozdělena na 4 skupiny po 50 jedincích a krmena stejnou metodikou jako dospělé samice v předcházejícím experimentu. Poté byla za vhodných mikroklimatických podmínek, simulovaných v laboratoři, sledována tendence testovaných pavouků šířit se pomocí větru, tzv. ballooning (viz kapitola 4.5).

Cílem experimentu bylo zjistit, jaký vliv měla dieta mlád'at na tendenci k jejich šíření.

4.5 Ballooning

Nejprve bylo potřeba vytvořit vhodné podmínky pro zahájení pokusu. Pro imitaci vhodných mikroklimatických podmínek v laboratoři byl jako náhrada větru použit stolní větrák, který byl nastaven tak, aby rychlost proudění vzduchu byla podobná lehkému

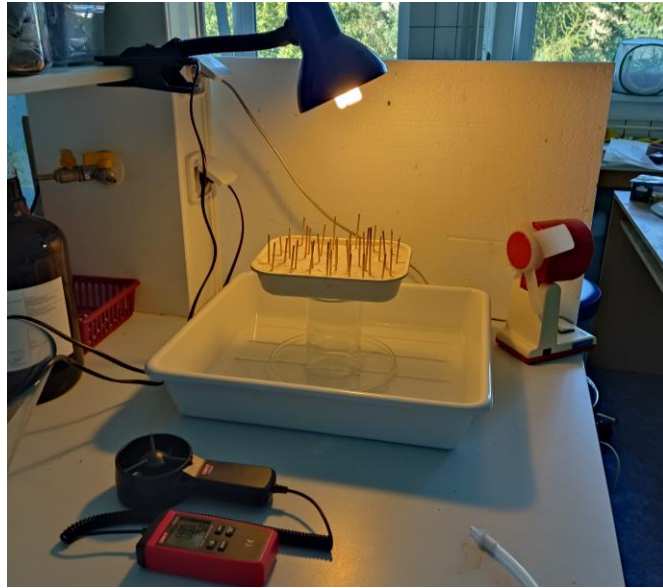
vánku (na anemometru změřeno 2 m/s). Pro imitaci slunečního svitu byla použita výbojová žárovka s výkonem 8 W (teplota 25,3 °C viz Obr. 11).

Dále bylo potřeba vytvořit arénu viz Obr 12. Jako podložka byla použita modelína, do které byly zapíchnuty špejle o délce přibližně 10 cm. K zamezení ztráty pavouků při testování z důvodu ulétnutí byla za arénu ve směru proudění vzduchu umístěna plastová deska. Jedinci byli přemísťováni z Petriho misek na špejle a bylo pozorováno jejich chování, které bylo následně zaznamenáno. Na dně arény byla dána voda, aby se unikající pavouci snažili vyšplhat zpět do arény.

Při pokusu s mláďaty (viz kapitola 4.3) se nám nepodařilo najít vhodné klimatické podmínky a většina mláďat uhynula. Ti jedinci, kteří přežili, byli testováni a výsledek byl zapisován. Během pokusu byla mláďata jednotlivě přemísťována z Petriho misek na špejle a aby bylo docíleno aklimatizace pavouka, čekalo se vždy 10 minut, během kterých bylo pozorováno chování jedinců a schopnost provádět ballooning a následně zaznamenáno. Časy byly měřeny pomocí stopek na mobilním zařízení u každého pavouka zvlášť ve chvíli, kdy byl přemístěn na špejli.



Obr. 11. Teplota naměřena pod žárovkou (foto: Tranová, 2021).



Obr. 12. Aréna sloužící k testování ballooningu (foto: Tranová, 2021).

Časy byly měřeny pomocí stopek na mobilním zařízení u každého pavouka zvlášť ve chvíli, kdy byli jedinci vloženi do arény, ve které experiment probíhal.

Dále byly časy rozděleny do tří časových úseků, kde

- čas 1 neboli „comfort time“ značil čas ihned po vložení jednotlivce do arény, který trávil ve své Petriho misce, na kterou byl navyklý,
- čas 2 neboli „exploration time“ byl čas průzkumu, kdy se jednatlivec dal do pohybu a opustil Petriho misku za účelem zkoumat povrch arény,
- čas 3 neboli „decision time“ byl čas rozhodování, kdy byl jednatlivec na hraně arény a měl možnost rozhodnout se, zdali skočit po vlákně dolů na dno arény, kde byla dána voda, aby se unikající pavouci snažili vyšplhat zpět do arény.

Poté byly časy sečteny - „total time“.

5 Statistická analýza

Data byla analyzována ve volně přístupném statistickém programu R verze 4.1.1 (2021-08-10) (R Core Team 2021). Použity byly primárně vbudované operace, ale pro tvorbu specifických grafů se použily aditivní knihovny: „ggpubr“ a „ggplot2“ verze 3.3.5.

PROMĚNNÁ V ANALYZOVANÉ TABULCE	TYP PROMĚNNÉ	VYSVĚTLUJÍCÍ VS. VYSVĚTLOVANÁ PROMĚNNÁ	POPIS PROMĚNNÉ
DIET	kategoriální	vysvětlující	Rozděluje pavouky na 4 skupiny podle potravy, kterou byli krmeni (octomilky chované na: dietě obohacené sacharidy, dietě obohacené proteiny, základní dietě) a hladoví jedinci
SEX	binární	vysvětlující	Zpětné určení pohlaví (nebylo možné u všech jedinců)
WGHI	spojitá	vysvětlující	Hmotnost pavouka před zahájením pokusu
INSTAR	diskrétní	vysvětlující	Počet svleků, které pavouci v průběhu experimentu učinili
COMFORT_ZONE (ČAS1)	spojitá	vysvětlovaná	Parametr předcházející disperzi – doba v sekundách, kterou pavouk strávil ve své otevřené Petriho misce uprostřed experimentální arény (komfortní zóna, na kterou byl navyklý)
EXPLOR_ZONE (ČAS2)	spojitá	vysvětlovaná	Parametr předcházející disperzi – doba v sekundách, mezi opuštěním Petriho misky a disperzí
DECIS_ZONE (ČAS 3)	spojitá	vysvětlovaná	Parametr předcházející disperzi – doba

			v sekundách, kterou pavouk strávil na okraji experimentální arény před skokem
ZONE	kategoriální	vysvětlovaná	Část experimentální arény, ze které se pavouk rozhodl k disperzi (orientace ke světlu, po větru,...)
TIME_TOTAL (CELKOVÝ ČAS)	spojitá	vysvětlovaná	Celkový čas v sekundách předcházející disperzi (součet proměnných comfort+explor+decis)
BALLOONING	binární	vysvětlovaná	Disperzní chování se zřetelem na prvky chování indikující ballooning, proměnná zaznamenána binárně – ballooning nastal nebo nenastal
WGH2	spojitá	vysvětlovaná	Hmotnost pavouka po skončení pokusu

Tab. 1. Tabulka shrnující proměnné, které byly v experimentu zaznamenány a následně vstupují do analýzy.

Data byla analyzována z několika pohledů, aby analýzy odpověděly na stanovené otázky:

(1) Byl testován vliv kategoriální vysvětlující proměnné DIETA na disperzní chování pavouků. Zajímalo nás, zda předchozí potravní zkušenost (lipid, protein, základ) nebo potravní deprivace (hlad) ovlivní tendenci pavouků k ballooningu (disperze prostřednictvím větru a pavučinového vlákna), nebo zda změni chování, které samotné disperzi předchází.

(2) Dodatečně byl testován vliv proměnných, které mohly mít nepřímý vliv na závislé proměnné. Primárně šlo o vliv pohlaví a instaru jedinců. Tento potenciální „šum“ nebylo možné metodicky odfiltrovat před zahájením experimentu (mláďata se sbírala ještě v době, kdy příslušnost k pohlaví nemohla být predikována a v průběhu krmení se svlékala individuálně, pravděpodobně také v závislosti na příslušné dietě). Proto jsme chtěli

analyzovat, zda jsou pohlaví a instary rovnoměrně distribuovány mezi skupinami DIET a zda potenciálně nemohly ovlivnit ballooning a závislé parametry s ním spojené.

(3) Na závěr pokusu byli všichni jedinci zváženi. Zajímalo nás, jestli najdeme rozdíly v hmotnosti u jedinců, kteří byli krmeni na různých dietách. Dále jsme uvažovali o možnosti, že by váha jedinců mohla ovlivnit průběh nebo ochotu k samotné disperzi.

	INTERAKCE	POUŽITÁ METODA
VLIV DIETY/INSTARU NA	Čas 1, čas 2, čas 3, celkový čas	Neparametrická metoda Kruskal-Wallis test
	Hmotnost po skončení pokusu	ANOVA ***
	Stranová orientace vůči světlu a větru při disperzi	Chí-kvadrát test
	Přítomnost kotvícího vlákna při disperzi	GLM (binomické rozdělení závislé proměnné), binomický test
	ballooning	Chí-kvadrát test
VLIV POHLAVÍ NA	Čas 1, čas 2, čas 3, celkový čas	Wilcoxon–Mann–Whitney test
	Hmotnost po skončení pokusu	t-test
	Stranová orientace vůči světlu a větru při disperzi	Chí-kvadrát test
	Přítomnost kotvícího vlákna při disperzi	Chí-kvadrát test
	ballooning	Chí-kvadrát test

Tab. 2. Tabulka shrnující interakce proměnných a metody, kterými byly analyzovány. *** V případě použití parametrického anova testu jsme rovněž použili porovnávací metodu Tukey HSD (honestly significant difference), pomocí které jsme odhalili konkrétní rozdíly mezi skupinami.

Na začátku analýzy jsme zkontrolovali, zda data mají normální rozdělení (vizualizace pomocí histogramů). Odchylku od normálního rozdělení jsme testovali

pomocí Shapiro-Wilkova testu normality (tabulky 3,4). Některé časové a váhové proměnné obsahovaly chybějící hodnoty (NA), které jsme z následné analýzy odstranili (pavouci z žádné skupiny neměli významné množství chybějících hodnot oproti ostatním skupinám).

PROMĚNNÉ SPOJENÉ S DISPERZÍ	P-HODNOTA SHAPIRO-WILKOVA TESTU (LOG)	N (POČET JEDINCŮ)
ČAS 1 (COMFORT1)	0.02432	121
ČAS 2 (EXPLOR1)	<0.0001	121
ČAS 3 (DECIS1)	<0.0001	121
ČAS CELKEM (TOTAL_TIME1)	0.104	121

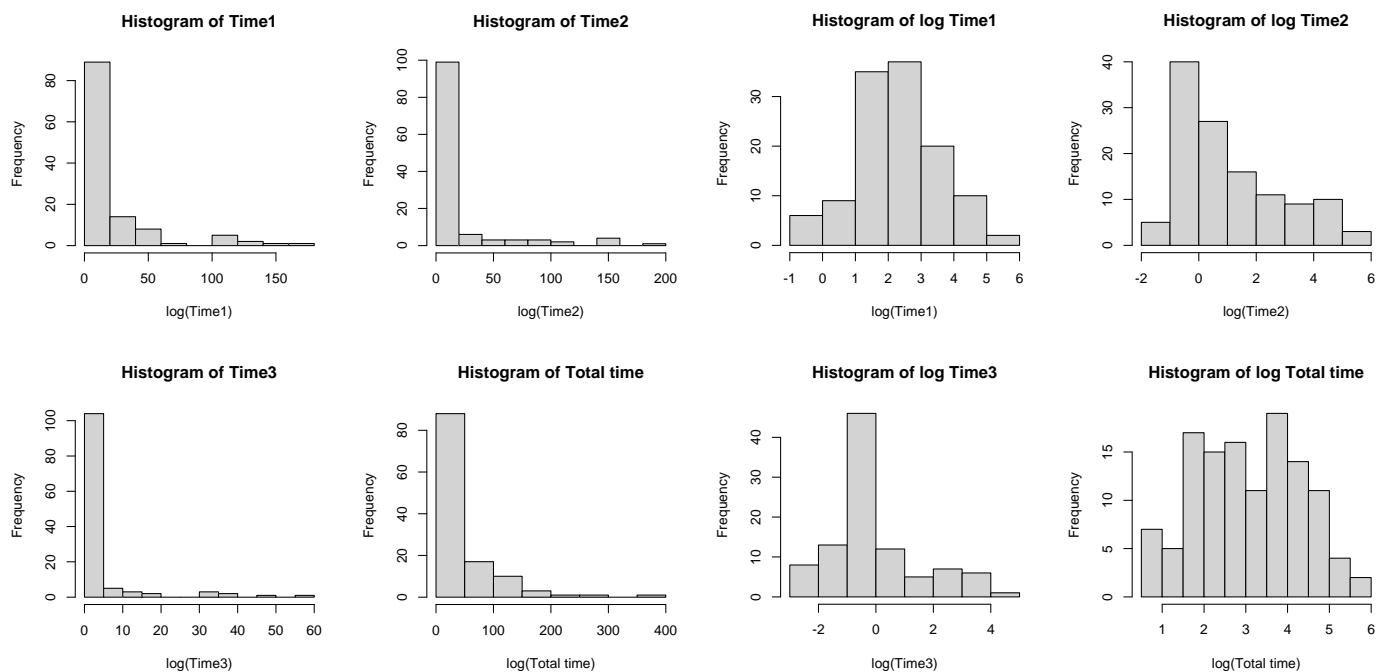
Tab. 3. Tabulka sumarizující výsledky Shapiro-Wilkova testu normality a počtu jedinců *** někteří jedinci byli z datasetu odstraněni z důvodu úmrtí, chyby nebo chybějících hodnot, proto se tyto hodnoty odlišují od počtu jedinců, kteří do pokusu vstoupili.

KATEGORIE PROMĚNNÉ DIETY V RÁMCI HMOTNOSTI PO SKONČENÍ POKUSU	P-HODNOTA SHAPIRO-WILKOVA TESTU	N (POČET JEDINCŮ PO SKONČENÍ POKUSU) ***
HLAD	0.1391	25
PROTEIN	0.9058	34
LIPID	0.67	34
ZÁKLAD	0.7964	30

Tab. 4. Tabulka sumarizující výsledky Shapiro-Wilkova testu normality a počtu jedinců *** někteří jedinci byli z datasetu odstraněni z důvodu úmrtí, chyby nebo chybějících hodnot, proto se tyto hodnoty odlišují od počtu jedinců, kteří do pokusu vstoupili.

Všechny skupiny proměnných spojených s disperzí měly významně šikmé rozdělení a proto jsme je v následujícím kroku logaritmičsky transformovali (Obr. 13). Data s touto úpravou jsme opět statisticky testovali vůči potenciální odchylce od normálního rozdělení pomocí Shapiro-Wilkova testu normality. I přes transformaci tento test zaznamenal signifikantní odchylku od normality, protože u větších datasetů je na odchylky značně citlivější. V dalších krocích jsme proto raději použili neparametrické alternativy ke standardním testům (tabulka 3). Z důvodu určitého procenta nulových

hodnot a potřeby logaritmické transformace jsme všechny hodnoty zvětšili o konstantu 0.01.



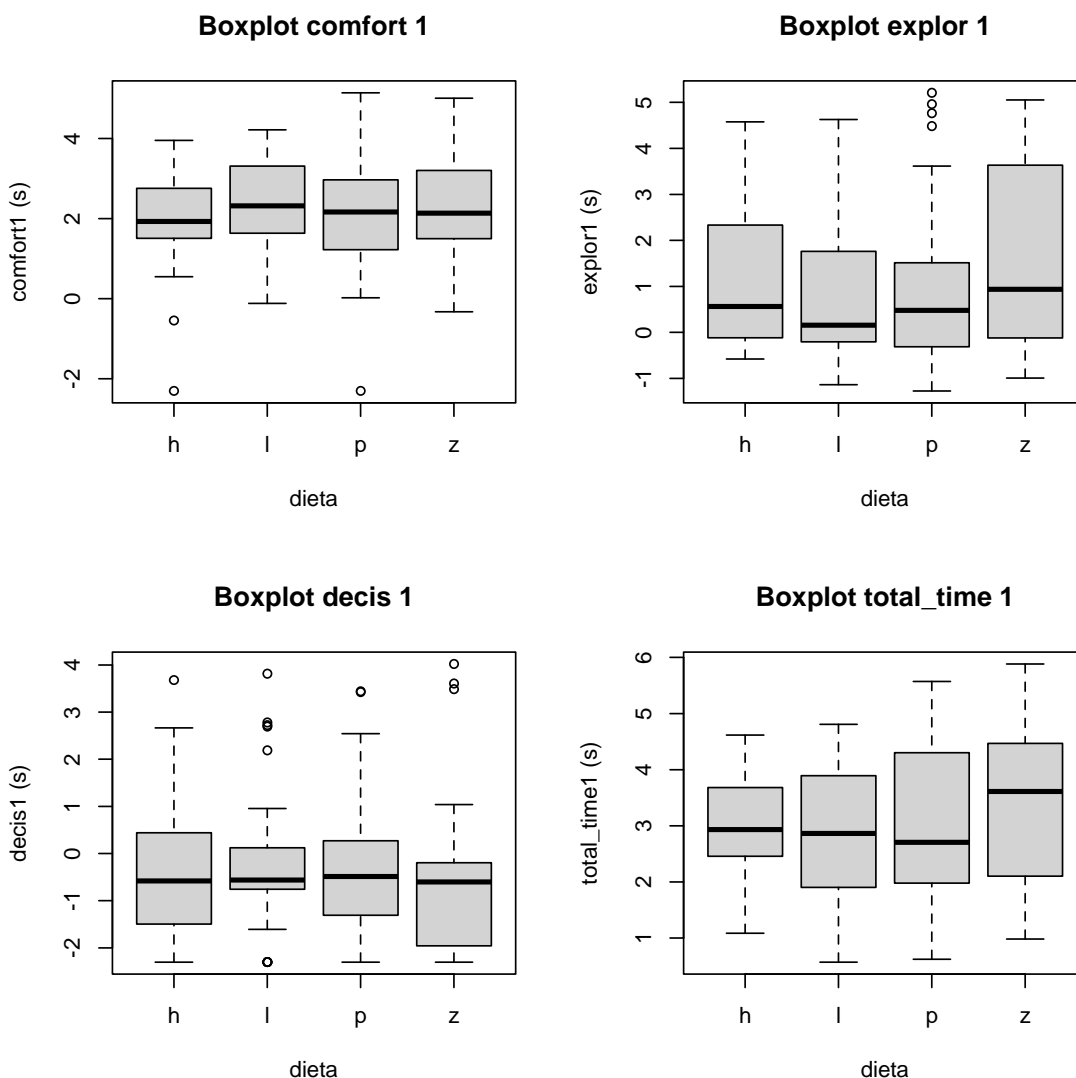
Obr. 13. Histogramy vizualizující distribuci hodnot před (vlevo) a po (vpravo) logaritmické transformaci.

6 Výsledky

OTÁZKA (1) Má dieta vliv na disperzní chování pavouků?

Dieta neměla signifikantně významný vliv ani na jednu ze spojitých před-disperzních závislých proměnných (p-hodnota dieta:čas1 0.8799, dieta:čas2 0.4961, dieta:čas3 0.7493, dieta:total_time 0.5326).

Byla možnost vidět, že skupina hladovějících jedinců neztrácela čas a s porovnáním s ostatními skupinami opustila Petriho misku nejrychleji. Pavouci na dietě s vyváženým poměrem makroživin (Z) se oproti ostatním nejdéle pohybovali v aréně a prozkoumávali terén. Co se týče času rozhodování, který pavouci trávili na okraji experimentální arény těsně před skokem, jsou časy u všech skupin téměř totožné, až na některé odchylky, jimiž jsme se dále nezabývali.



Obr. 14. Boxploty závislých spojitých proměnných (čas1, čas2, čas3 a celkový čas) mezi úrovněmi diety (hlad, lipid, protein, základ).

Při pokusu jsme zaznamenávali také tendenci k ballooningu, přítomnost kotvícího pavučinového vlákna při disperzi a polohu vůči světlu a větru v aréně, ze které se pavouci rozptylovali. Žádná z těchto proměnných ale nebyla významně ovlivněna dietou (p-hodnota ballooning: 0.4733, tabulka 5; p-hodnota kotvicí vlákno: 0.5277, tabulka 6; p-hodnota poloha vůči světlu: 0.5522, poloha vůči větru: 0.2524, tabulka 7). Přesto lze mezi skupinami zaznamenat tendence, které nasvědčují tomu, že se **v případě lipidové, proteinové a základní diety pavouci významně více šířili za použití vlákna** (p-hodnoty: lipid – 0.002887, protein – 0.02882, základ – 0.01133, hlad – 0.6776).

Z tabulky 7 je zřejmé, že všechny skupiny pavouků preferovaly šířit se po větru směrem ke světlu (p-hodnoty z binomického testu: vítr - <0.0001, světlo - <0.0001)

DIETA				
BALLOONING	hlad	lipid	protein	základ
ANO	3	4	5	8
NE	20	38	32	28

Tab. 5. Tabulka sumarizující frekvenci ballooningu mezi jednotlivými úrovněmi diety.

DIETA				
	hlad	lipid	protein	základ
SKOK	10	11	11	10
VLÁKNO	13	31	25	26

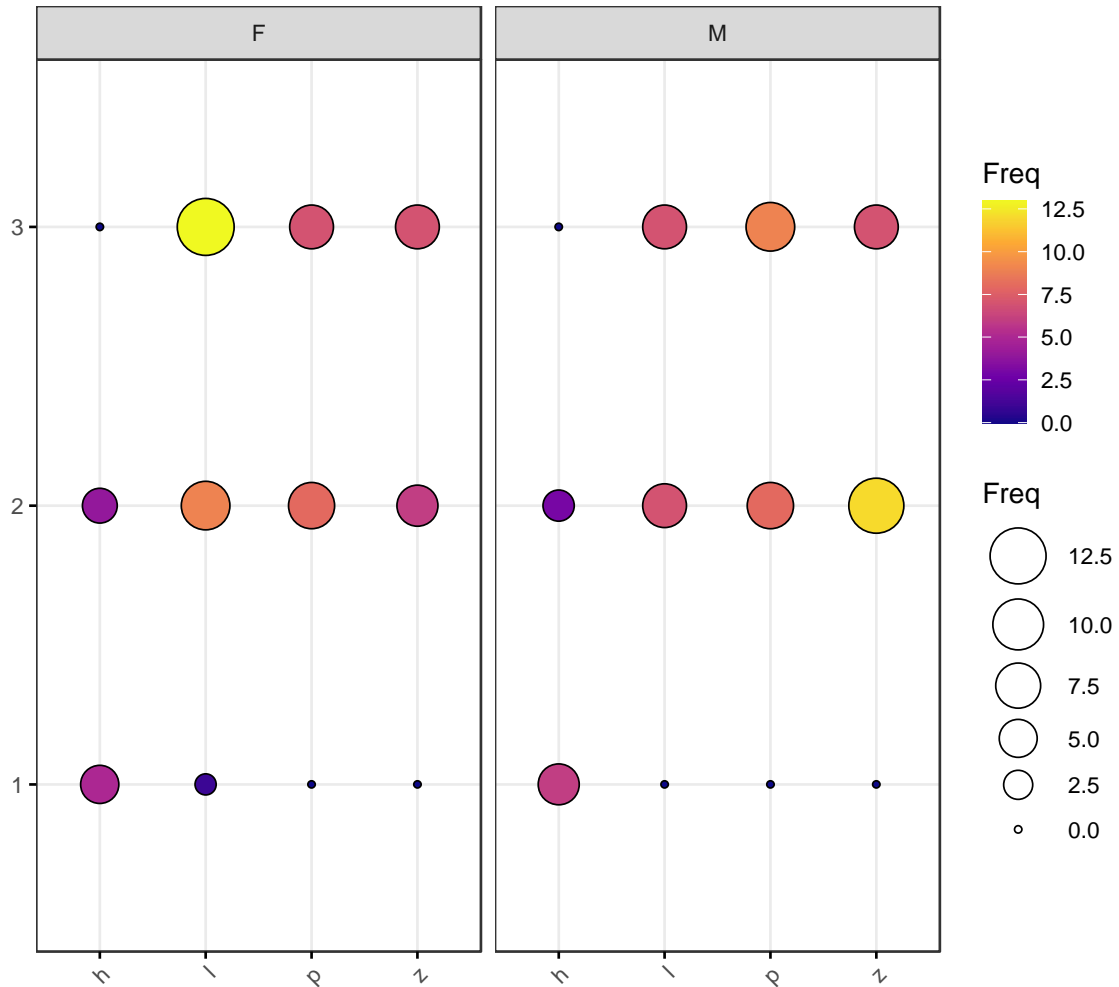
Tab. 6. Tabulka sumarizující frekvenci přítomnosti kotvícího pavučinového disperzního vlákna mezi jednotlivými úrovněmi diety.

	D	L	N	W
H	3	19	3	20
L	6	35	9	33
P	5	29	2	34
Z	9	26	5	31

Tab. 7. Tabulka sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi jednotlivými úrovněmi diety. *D – tmavá strana, L – osvětlená strana, N – proti větru, W – po větru

OTÁZKA (2) Má pohlaví a instar vliv na disperzní chování u pavouků?

Na základě analýzy distribuce kategoriální proměnné pohlaví a instar považujeme distribuci pohlaví v rámci skupin krmených na rozličných dietách za rovnoměrné (p-hodnota: 0.3298), tedy náhodný výběr byl proveden relevantně. Nebyl zjištěn vliv pohlaví a instaru na žádný parametr pre-ballooning chování. Na druhé straně distribuce jedinců jednotlivých instarů mezi skupinami nebyla náhodná a u skupiny hladových pavouků bylo vyšší zastoupení menších instarů (p-hodnota: 0.0004998).



Obr. 15. Balloon plot vizualizuje frekvenci jedinců (velikost a barva kruhů) mezi kategoriemi pohlaví (samec, samice), instar (1,2,3) a dieta (hlad, lipid, protein, základ).

Analyzovali jsme vliv pohlaví (samec, samice) a instaru (1,2,3) na čas 1-3, a na celkový čas, ballooning, přítomnost kotvícího pavučinového vlákna při disperzi a orientaci disperze vůči světlu a větru. P-hodnoty a použité testy jsou uvedené v tabulce 10.

Jak u tabulky sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi jednotlivými úrovněmi diety (tabulka 7), tak i z tabulky sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi samci a samicemi (tabulka 8) a tabulky sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi instary (tabulka 9) je zřejmé, že téměř většina pavouků preferovala se šířit po větru směrem ke světlu.

	D	L	N	W
F	9	45	8	46
M	13	40	10	43

Tab. 8. Tabulka sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi samci (M) a samicemi (F). *D – tmavá strana, L – osvětlená strana, N – proti větru, W – po větru

	D	L	N	W
1	3	8	0	11
2	13	44	14	46
3	6	49	4	52

Tab. 9. Tabulka sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi instary. *D – tmavá strana, L – osvětlená strana, N – proti větru, W – po větru

	POHLAVÍ (P.HODNOTA; POUŽITÁ ANALÝZA)	INSTAR (P.HODNOTA; POUŽITÁ ANALÝZA)
ČAS1	0.9621 (Kruskal-Wallisův test) 0.9648 (Wilcoxonův test)	0.9854 (Kruskal-Wallisův test)
ČAS2	0.3211 (Kruskal-Wallisův test) 0.3228 (Wilcoxonův test)	0.1967 (Kruskal-Wallisův test)
ČAS3	0.5206 (Kruskal-Wallisův test) 0.5228 (Wilcoxonův test)	0.05962 (Kruskal-Wallisův test)
CELKOVÝ ČAS	0.559 (Kruskal-Wallisův test) 0.5613 (Wilcoxonův test)	0.685 (Kruskal-Wallisův test)

HMOTNOST	0.6686 (Studentův t.test)	<0.0001 (Analýza variance - ANOVA)
DISPERZE S VLÁKNEM	0.0831 (generalizovaný lineární model, family binomial, chí-kvadrát test v anova)	0.3408 (generalizovaný lineární model, family binomial, chí-kvadrát test v anova) 1- 0.5488 (binomický test)
ORIENTACE DISPERZE	0.4432 (světlo, chí-kvadrát test) 0.7627 (vítr, chí-kvadrát test)	0.1869 (světlo, chí-kvadrát test, simulated p.value) 0.01499 (vítr, chí-kvadrát test, simulated p.value)
BALLOONING	0.152 (chí-kvadrát test)	0.3413 (chí-kvadrát test, simulated p.value)

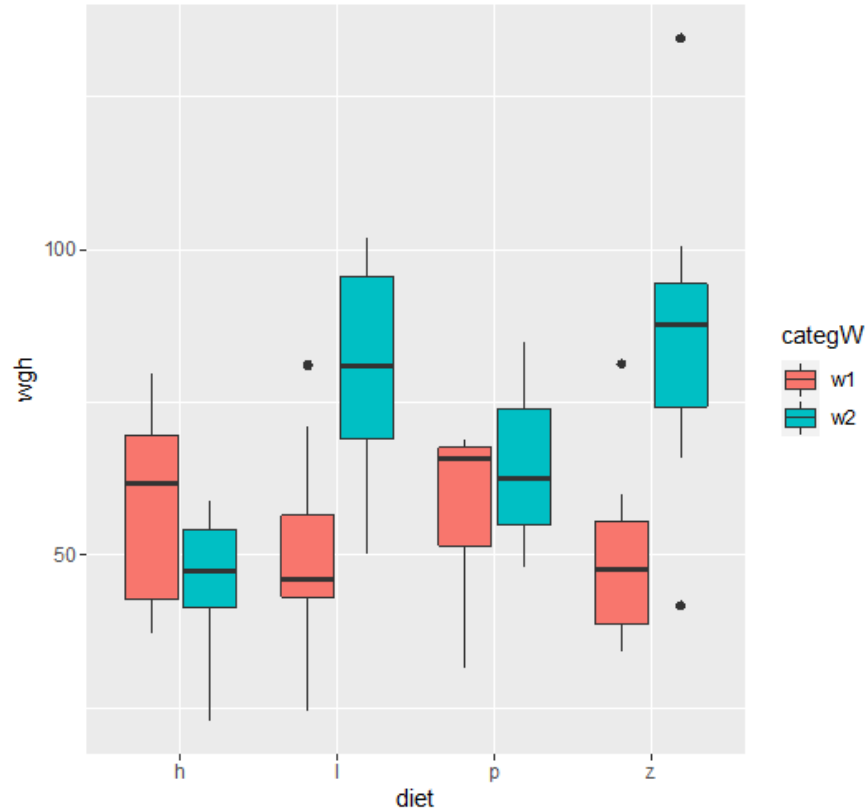
Tab. 10. Přehledová tabulka analýz, použitých testů a p-hodnot vysvětlujících proměnných pohlaví a instaru vůči závislým – parametry disperze.

* červeně jsou zvýrazněny průkazné závislosti.

OTÁZKA (3) Má speciální dieta vliv na hmotnost u pavouků?

Na základě výsledků Shapiro-Wilkova testu normality a vizualizace distribuce pomocí histogramů jsme data v kategorii hmotnost pavouků po skončení pokusu dále netransformovali a analyzovali je parametrickými metodami.

Vzhledem k důležitosti hmotnosti ve vztahu k ballooningu, byla všechna mláďata zvážena (viz Obr. 16). Vážení proběhlo před začátkem pokusu u vybrané skupiny pavouků ($w_1 = \text{hmotnost1}$) a po jeho skončení u všech jedinců ($w_2 = \text{hmotnost 2}$). Nejistili jsme rozdíl ve váze pavouků různých skupin diety na začátku pokusu a proto předpokládáme, že tento parametr neměl vliv na výslednou hmotnost (p-hodnota: 0.639).

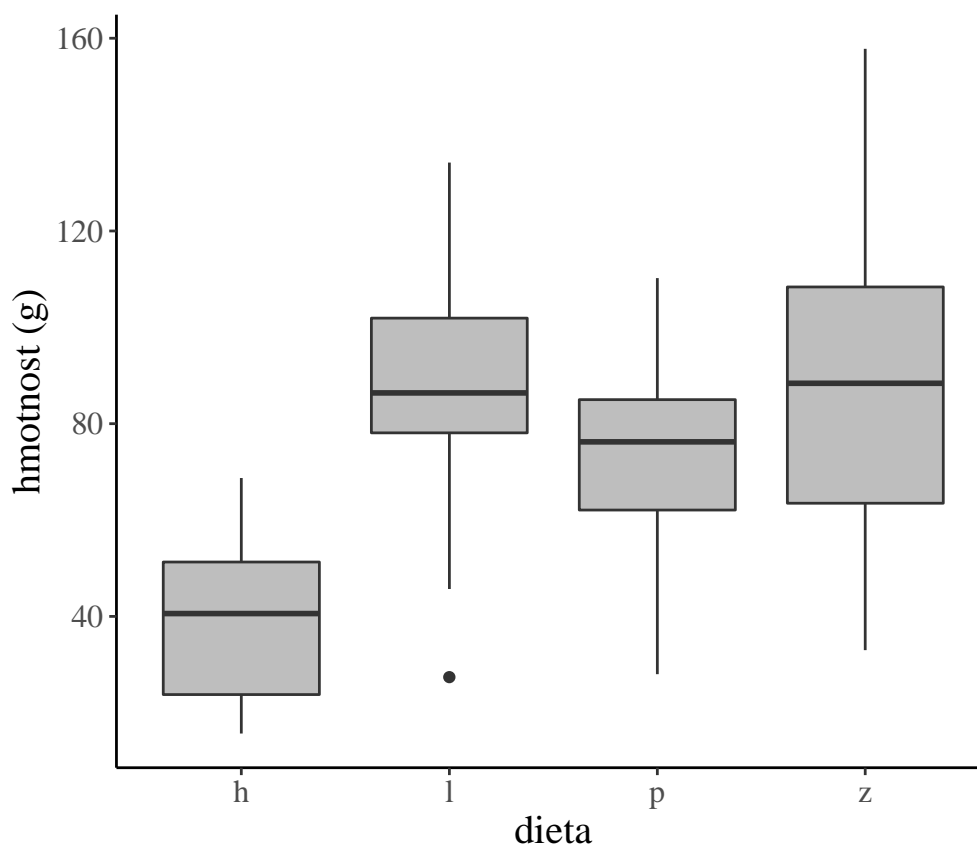


Obr. 16. Graf závislosti hmotnosti pavouků před a po skončení pokusu na dietě (h-hlad, l-lipid, p-protein, z-základ)

Rozdíly v hmotnosti mezi jednotlivými skupinami diety (hlad, lipid, protein, základ) jsou statisticky významné (p-hodnota: <0.0001).

Nejvyšší rozdíl oproti ostatním skupinám byl naměřen u hladovějících jedinců, zde se hodnoty naměřily okolo 40 g a rozpětí dat nebylo příliš velké. U jedinců na lipidové dietě byla naměřená nejvyšší průměrná hmotnost. Navážené hodnoty u pavouků na základní dietě byly velice odlišné, rozpětí tak bylo velké. Někteří jedinci vážili pod 80 g a někteří dosahovali i přes 100 g. U pavouků na proteinové dietě se hmotnost pohybovala v rozmezí okolo 80 g. Statisticky významný rozdíl nebyl zaznamenán mezi skupinami protein-lipid (p-hodnota: 0.0561362) a základ-lipid (p-hodnota: 0.9856355). Velmi malý rozdíl se opticky jeví i mezi **skupinami protein-základ**, což je patrné z Obr. 17, tento rozdíl je podle testu, který jsme použili, **významný na hladině $p < 0.05$** (p-hodnota: 0.0317495).

Graf závislosti hmotnosti na diete

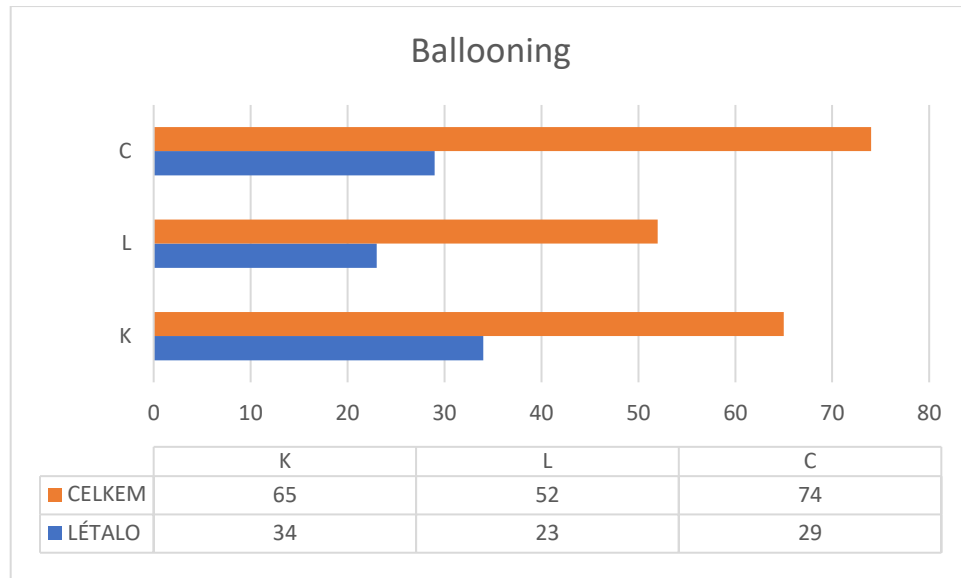


Obr. 17. Graf závislosti hmotnosti pavouků po skončení pokusu na diete (h-hlad, l-lipid, p-protein, z-základ)

Vliv diety matky na disperzi mlád'at

U tohoto pokusu byl pozorován vliv předchozí potravní zkušenosti matky na disperzní chování mlád'at. Bohužel se nepovedlo najít vhodné klimatické podmínky pro mlád'ata a z důvodu nedostatečné či naopak nadbytečné vlhkosti nám $\frac{3}{4}$ mlád'at uhynuly. U mlád'at, jejichž matky byly krmeny na proteinové dietě, se nesprávné vlhkostní podmínky podepsaly nejvíce a samicím se nepovedlo v určitém časovém rozmezí naklást další kokony. Z tohoto důvodu nejsou na Obr. 18. zaznamenány výsledky ballooningu u diety bohaté na proteiny.

Nebyl zjištěn signifikantní rozdíl ve schopnosti šířit se pomocí větru mezi jedinci krmenými různými dietami (viz Obr.18).



Obr. 18. Graf s výsledky ballooningu u diet

*K – dieta s vyváženým poměrem makroživin, C – dieta obohacená sacharidy, L – dieta obohacená lipidy, P – dieta obohacená proteiny (všechna mláďata uhynula)

7 Diskuse

U pokusu zjistit, zda má předchozí potravní zkušenosti (lipid, protein, základ) nebo potravní deprivace (hlad) vliv na tendenci pavouků se šířit jsme nedetekovali signifikantně významný vliv ani na jednu ze spojitých disperzních závislých proměnných. Nebyl zjištěn ani vliv pohlaví a instaru na žádný z parametrů chování, které samotné disperzi předchází. U analýzy vlivu orientace vůči světlu a větru mezi pavouky jsme došli k závěru, že všechny skupiny preferovaly šířit se po větru směrem ke světlu. U poslední analýzy, zdali má speciální dieta vliv na hmotnost pavouka nebyl rozdíl zaznamenán mezi všemi skupinami, největší rozdíl v hmotnosti oproti ostatním skupinám jsme vypořizovali u skupiny hladových jedinců.

U našeho experimentu jsme nezjistili vliv matčiny diety na disperzi jejích potomků pomocí větru, ačkoliv byly matky krmeny po dobu v průměru jednoho měsíce. Dokonce i jednorázové krmení matek bylo v některých případech dostatečné k ovlivnění zdatnosti potomků (Wen et al., 2020). Důvodem absence disperze mohlo být nenalezení ideálních mikroklimatických podmínek pro mláďata, kdy signifikantní část jedinců uhynula a rozdíly tak mohly být smazány nízkým počtem pozorování. I když předcházející studie naznačuje, že vyšší obsah proteinů v dietě samic prospívá budoucím potomkům a zvyšuje pravděpodobnost jejich přežívání, v naší studii jsme ve skupině samic krmených na proteiny bohaté dietě zaznamenali nejvyšší mortalitu mláďat (viz Obr. 18). Mezi ostatními skupinami matek krmenými octomilkami s rozdílným poměrem proteinů/lipidů nebyl zaznamenán významný rozdíl v disperzním chování mláďat. Tato odchylka od našeho předpokladu, že rozdíl zaznamenáme, mohla být způsobena samotnými octomilkami, které se ve srovnávané studii (Wen et al., 2020)jevily jako méně vhodnou potravou v porovnání s pakomáry.

Na druhou stranu, u dalšího experimentu předchozí studie (Wen et al., 2020) autoři krmili jedince *Hylyphantes graminicola* pouze laboratorně chovanými octomilkami *D. melanogaster* bohatými buďto na proteiny, nebo lipidy. Byly vytvořeny 3 typy kultivačního média, kdy:

- skupina M „medium“ při vyváženém poměru protein-lipid obsahovala 240ml H₂O, 22 g kukuřičného prášku, 16 g sacharózy C₁₂H₂₂O₁₁, 4 g prášku z kvasnicového extraktu,

dále 1,6 g agaru, 0,1 g kyseliny benzoové $C_7H_6O_2$ (rozpuštěné ve 2 ml ethylenalkoholu) a 1 ml kyseliny propanové $C_3H_6O_2$

- skupina HL „high lipid“ při vysokém poměru lipidů obsahovala 32 g sacharózy
- skupina HP „high protein“ při vysokém poměru proteinu obsahovala 10 g prášku z kvasnicového extraktu

Všechny ostatní složky skupin HP a HL byly identické se složkami kultivačního média skupiny M a prokázalo se, že pavouci, kteří konzumovali octomilky bohaté na proteiny, dosáhli plné dospělosti. Juvenilní jedinci, kteří konzumovali octomilky s vysokým obsahem lipidů, měli vyšší míru úmrtnosti. Rozdíl poměru protein-lipid v kořisti neměl žádný vliv na trvání vývoje a velikosti v dospělosti, avšak samice živěné na octomilkách s vysokým obsahem lipidů vykazovaly významné zpoždění v kladení vajíček. Autoři v tomto experimentu došli k závěru, že kořist s vysokým obsahem lipidů má negativní účinky na přežití a reprodukci u pavučenky *H. graminicola* (Wen et al., 2020). Tyto rozdílné výsledky mezi naší studií a publikovanou literaturou mohou být způsobeny (1) výběrem modelového druhu pavouka a kořisti, (2) délkou krmení dospělých samic, nebo (3) rozdílnou intenzitou mateřské péče. Zejména poslední bod je významný z hlediska designu našeho pokusu. Dospělé samice slídáků mají mimořádně intenzivní péči o mláďata. Snesená vajíčka v kokonu přenášejí připevněná na snovacích bradavkách, nebo v chelicerách až do doby líhnutí. Mladí jedinci ihned po opuštění kokonu šplhají na záda samice, která je zde krmí, a ještě jistou dobu přenáší. Až po spontánním opuštění zad jsou mláďata připravena k disperzi (Kůrka et al. 2015).

Pro srovnání, u pavučenky *H. graminicola* k mateřské péči (pokud je známo) nedochází. Mláďata tak mohla být v experimentu Wen et al. (2020) použita významně dříve. Předchozí studie také ukázaly jasný efekt na složení a růst těl nedospělých pavouků během jednoho instaru po tom, co jim do stravy byla přidána bílkovina (čistý kasein) nebo cukr a že obohacení růstového média kořisti *D. melanogaster* o krmivo pro psy bohaté na proteiny také zvyšuje výkonnost, urychluje růst a zvyšuje míru přežití pavouků (Jensen et al., 2011).

V této diplomové práci jsme nebyli schopni potvrdit, že hladovění vede k obecnému zvýšení chování souvisejícího se šířením způsobené odlišnou dietou, avšak v porovnání s hladovými jedinci měli pavouci, kteří byli živěni potravou bohatou na

lipidy, proteiny a na základní dietě, významně větší tendenci k disperzi za použití vlákn. To může být způsobeno tím, že skupina hladovějících jedinců byla ovlivněna nedostatkem potravy natolik, že byla narušena jejich schopnost produkovat vlečné vlákno. Podle studie Weymana (1993) je hladovění důležitým podnětem pro disperzní chování. Avšak v průběhu našeho experimentu byli jedinci potravně deprivováni měsíc a došlo tak k významnému překročení limitní hranice, hlad se tak stal spíše negativním disperzním faktorem.

Na základě analýzy jsme zjistili, že jedinci byli na základě pohlaví rovnoměrně rozdělení v rámci skupin krmených na odlišných dietách, náhodný výběr byl tedy prokazatelně relevantně proveden. Rovněž nebyl zjištěn nežádoucí vliv pohlaví nebo instaru na žádný parametr chování, které předcházelo disperzi. Na druhé straně distribuce jedinců jednotlivých instarů mezi skupinami nebyla náhodná a u skupiny hladových pavouků bylo vyšší zastoupení menších instarů. To si vysvětlujeme primárně tím, že ve skupině hladových pavouků pravděpodobně docházelo k nižší frekvenci ve svlékání, a bylo zde tedy vyšší zastoupení menších instarů. Pavouci neměli možnost příjmu jakékoliv potravy, a právě kvůli nedostatečnému příjmu energie a živin neměli možnost růstu. Pochopitelně také ve skupině hladových pavouků byla vyšší míra úmrtnosti než u skupin na odlišných dietách. Jedinci nemají z důvodu nedostatku potravy dostatečné množství zásob živin potřebných k přežití, a proto jsou podle Samu (1999) nuceni riskovat a častěji vykazovat kanibalistické chování. U našeho experimentu jsme nemohli tendence ke kanibalismu hodnotit, protože od sebe byli pavouci odděleni a každý jednotlivec obýval svůj prostor.

Z tabulky sumarizující frekvenci orientace vůči světlu a větru mezi jednotlivými úrovněmi diety je zřejmé, že všechny skupiny pavouků preferovaly šířit se po větru směrem ke světlu. Pavouci se nejvíce šíří v období zvaném babí léto, je to období slunečného dne a mírného větru, pavouci v tuto dobu létají ve velkých počtech povětřím. Dle Bella (2005) by měly ideální mikroklimatické podmínky simulovat horký den po chladné noci, neměl by foukat silný vítr, pouze lehké vzdušné proudění. Právě takové podmínky jsme se snažili v laboratoři, ve které experiment probíhal, napodobit.

8 Závěr

(1) V této diplomové práci nebyly našimi experimenty detekovány rozdíly v disperzní tendenci způsobené odlišnou dietou.

(2) Pavouci, kteří byli živeni potravou bohatou na lipidy, proteiny a na základní dietě měli, v porovnání s hladovějícími jedinci, významně větší tendenci k disperzi za použití vláknů. U hladovějících byla patrně narušena jejich schopnost produkovat vlečné vlákno.

(3) Hladovějící jedinci byli na konci experimentu výrazně menší. To si vysvětlujeme primárně vlivem diety, kdy ve skupině hladových pavouků pravděpodobně docházelo k nižší frekvenci ve svlékání, a bylo zde tedy vyšší zastoupení menších instarů. Dalším důvodem je, že pavouci neměli možnost příjmu jakékoliv potravy a kvůli nedostatečnému příjmu energie a živin neměli možnost růstu. Ve skupině hladových pavouků dále byla vyšší míra úmrtnosti. Jedinci neměli z důvodu nedostatku potravy dostatečné množství zásob živin potřebných k přežití.

(4) Všechny skupiny pavouků se přednostně šířily po větru směrem ke světlu. To přisuzujeme tomu, že se pavouci nejvíce šíří v období zvaném babí léto, kdy právě toto období je obdobím slunečného dne a mírného větru a pavouci v tomto období létají ve velkých počtech povětřím. Vhodná pro započítání dostatečně dlouhého letu jsou vyvýšená místa vyčnívající z okolní vegetace, bez bariér v okolí, na kterých by hrozilo předčasné zachycení. Taková místa se vyznačují plným osvětlením. Světlo je pavouk schopen snadno vnímat zrakem, proto k tomuto účelu patrně vyhledává co možná nejosvětlenější místa. Zároveň potřebuje pro vzlet, aby vítr foukal směrem od jeho „vzletové rampy“. Směr větru je schopen vnímat pomocí sensorických chlupů označovaných jako trichobotrie. Proto pro vzlet patrně vyhledává závětrné okraje vzletového místa.

(5) Vliv diety matky na disperzi mláďat pozorován nebyl, ale u skupiny mláďat krmených dietou bohatou na proteiny byla úmrtnost velmi vysoká. To bylo následkem chyby v metodice, a to přesněji nenalezením vhodných klimatických podmínek simulovaných v laboratoři při jejich chovu z důvodu nedostatečné či naopak nadbytečné vlhkosti, jelikož u ostatních skupin byla mortalita nesrovnatelně nižší.

9 Seznam zdrojů a použité literatury

Anderson, J. F. (1974). Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filista hibernalis* (Hentz). *Ecology* 55:576-585.

Aspey, W. P. (1977a). Wolf spider sociobiology. I. Agonistic display and dominance-subordination relations in adult male *Schizocosa crassipes*. *Behaviour* 62:103-141.

Baguette, M., Convie, I., Neve, G. (1996). Male density affects female spatial behaviour in the butterfly *Procllossiana eunomia*, *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 17:225.

Barth, F. G. (2002). *A spider world. Senses and behavior.* Springer – Verlag, Berlin.

Barth, F. G., Komarek, S., Humphrey, J. A. C., et Treidler, B. (1991). Drop and swing dispersal behavior of a tropical wandering spider: experiments and numerical model. *Journal of Comparative Physiology*, 169: 313–322.

Begon, Michael, John, L. H., Colin, R. T. (1997). *Ekologie: jedinci, populace a společenstva.* Olomouc. ISBN 80-7067-695-7.

Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, EM et Weyman, G. S. (2005). Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95: 69–114.

Benton, T. G., St Clair, J. J. H., Plaistow, S. J. (2008). Maternal effects mediated by maternal age: from life histories to population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 77: 1038-46.

Benton, Tim, G., and Diana E. B. (2012). Dispersal in invertebrates: influences on individual decisions. *Dispersal ecology and evolution.* 41-49.

Bishop, L. (1990). Meteorological aspects of spider ballooning. *Environmental Entomology*, 19 (5): 1382–1387.

Blamires, S. J. (2011). Nutritional implications for sexual cannibalism in a sexually dimorphic orb web spider. *Austral. Ecol.* 36, 389-394. (online) [cit.2022.02.10], dostupné z <<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02161.x>>.

Bowler, D. E., Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80, 205–225.

Comins, H. N., Hamilton W. D., May R. M. (1980). Evolutionary stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology* 82: 205-230.

Compton, S. G. (2002). Sailing with the wind: Dispersal by small flying insects. In: Bullock, J. M., Kenward, R. E. et Hails, R. S. (Eds.), *Dispersal ecology*. British Ecological Society, Blackwell Publishing, pp. 113–133.

Coyle, F. A., Greenstone, M. H., Hultsch, A. L. et Morgan, C. E. (1985). Ballooning mygalomorphs: estimates of the masses of *Sphodros* and *Ummidia* ballooners (Araneae: Atypidae; Ctenizidae). *Journal of Arachnology*, 13: 291–296.

Česká arachnologická společnost. (2008-2022). Čeď: Lysocidae. [cit. 2022-02-14]. Dostupné z: <<https://www.arachnology.cz/ced/lycosidae-24.html>>.

Bonte, D., Lens, L., Maelfait J. P. (2004). Lack of homeward orientation and increased mobility result in high emigration rates from low-quality fragments in a dune wolf-spider. *Journal of Animal Ecology*, 73, 643-650.

De Meester, N., Bonte, D. (2010). Information use and density-dependent emigration in an agrobiont spider. *Behavioral Ecology* 21: 992-8.

Dean, D. A., Sterling, W. L. (1990). Seasonal Patterns of spiders captured in suction traps in Eastern Texas. *Southwestern Entomologist*, 15 (4): 399–412.

Decae, A. E. (1987). Dispersal: Ballooning and other mechanisms. In: Nentwig, W. (Ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 348–358.

Dieckmann, U., O' Hara B., Weiser W.W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 88-94.

- Dingle, H. (1972). Migration strategies of insects. *Science* 175: 1327-1335.
- Drapela, T., Frank, T., Heer, X., Moser, D., Zaller, J. G. (2011). Landscape structure affects activity density, body size and fecundity of *Pardosa* wolf spiders (Araneae: Lycosidae) in winter oilseed rape. *European Journal of Entomology*. 108 (4): 609–614.
- Duffey, E. (1963). A mass dispersal of spiders. *Trans. Norfolk & Norwich Nature Society* 20: 38-43.
- Duffey, E. (1979). Aerial dispersal by linyphiid spiders from filter beds. *British Arachnological Society Secretaries Newsletter* 26: 3-4.
- Edgar, W. D. (1970a). Prey and feeding behaviour of adult females of the wolf spider *Pardosa amentata*. *Neth J Zool* 20:487-491.
- Foelix, R. F. (1996). *Biology of Spiders*, 2nd ed. Oxford Univ. Press and Georg Thieme Verlag, New York. Georg Thieme Verlag, pp. 330.
- Fonseca, D.M., Hart, D.D. (1996). Density-dependent dispersal of black fly neonates is mediated by flow. *Oikos* 75: 49.
- Gadgil, M. (1971). Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, 52, 253-61).
- Greenstone, M. H. (1979). Spider feeding behaviour optimises dietary essential amino acid composition. *Nature* 282, 501-503. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <<https://doi:10.1038/282501a0>>.
- Greenstone, M. H., Morgan, C. E., Hultsch, A. L. (1985). Spider ballooning: development and evaluation of field trapping methods (Araneae). *Journal of Arachnology*, 13: 337–346.
- Greenstone, M. H., Morgan, C. E., Hultsch, A. L., Farrow, R. A. et Dowse, J. E. (1987). Ballooning spiders in Missouri, USA, and New South Wales, Australia: family and mass distributions. *Journal of Arachnology*, 15: 163–170.

Horner, N. V. (1975). Annual aerial dispersal of jumping spiders in Oklahoma (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*, 2: 101–105.

Ims R. A., Hjermand D.O. (2001). Condition-dependent dispersal and space use in grey-sided voles. *Oikos* 57, 106-113.

Jensen K., Mayntz D., (2011). Nutrient regulation in a predator, the wolf spider *Pardosa Prativaga*. *Animal Behaviour* 81, 93-999.

Johnson, C.G. (1960). A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. *Nature* 186: 348-350.

Kjetil, Å. (2013). Les Araignées de Belgique et de France. (online) [cit.2022.03.29], dostupné z <Pardosa agrestis | Les araignées de Belgique et de France (piwigo.com)>.

Kraus, O., Baur, H. (1974). Die Atypidae der West-Palaarktis: Systematik, Verbreitung and Biologie (Arach.: Araneae). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 17: 85–116.

Krejčí, T. (2012). Biologie a stanovištní nároky ohroženého druhu stepníka *Eresus moravicus* (Araneae: Eresidae). (online) [cit.2022.02.16], dostupné z <diplomova_prace_Tomas_Krejci.pdf (theses.cz)>.

Kůrka, A., Dolanský, J., Macek, R., Řezáč, M. (2015). Pavouci České republiky. Praha: Academia. Atlas (Academia). ISBN 978-80-200-2384-1.

Lawrence, W.S. (1987). Dispersal and alternative mating tactic conditional on sex-ratio and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 21-35.

Leccia, F., Kysilková, K., Kolářová, M., Hamouzová, K., Líznarová, E., Korenko, S. (2016). Disruption of the chemical communication of the European agrobiont ground-dwelling spider *Pardosa agrestis* by pesticides. *J. Appl. Entomol.*, 140: 609-616.

Legel, G. J., W. K. R. E. van Wingerden. (1980). Experiments on the influence of food and crowding on the aeronautic dispersal of *Erigone arctica* (White, 1852) (Araneae, Linyphiidae). In: J. Gruber (Ed.), *Proc. 8th International Arachnological Congress*, Egermann, Vienna, pp. 97-102.

Lombong, J. O., Toft, S. (2009). Nutritional enrichment increases courtship intensity and improves mating success in male spiders. *Behav. Ecol.* 20, 700-708. (online) [cit.2022.02.11], dostupné z <<https://doi.org/10.1093/beheco/arp044>>.

Machač, O. (2021). *Pardosa Agrestis* - slídák rolní. *Natura Bohemica* 2008 – 2022. (online) [cit. 2022-02-14]. Dostupné z: <<http://www.naturabohemica.cz/pardosa-agrestis/>. ISSN 1805-126X>.

Nyffeler, M., Benz, G. (1988-01-12). Feeding ecology and predatory importance of wolf spiders (*Pardosa* spp.) (Araneae, Lycosidae) in winter wheat fields. *Journal of Applied Entomology*. 106 (1–5): 123–134.

Oelbermann, K., Scheu, S. (2002). Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). *Basic. Appl. Ecol.* 3, 285-291. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <<https://doi:10.1078/1439-1791-00094>>.

Peng, Y., Zhang, F., Gui, S., Qiao, H. and Hose, G. C. (2013). Comparative growth and development of spiders reared on live and dead prey. *PLoS ONE*. 8, 1-5. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <<https://doi:10.1371/journal.pone.0083663>>.

Plagens, M. J. (1986). Aerial dispersal of spiders (Araneae) in a Florida cornfield ecosystem. *Environmental Entomology*, 15: 1225–1233.

Rádai, Z., Kiss, B., Barta, Z., (2017). Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the wolf spider *Pardosa agrestis*. *Animal Behaviour*. 126: 145–151.

Rhainds, M., Shipp, L., Woodrow, L. *et al.* (2005). Density, dispersal, and feeding impact of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) on flowering chrysanthemum at different spatial scales. *Ecological Entomology* 30: 96-104.

Richter C. J. J. (1970). Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf-spider species. *Oecologia* 5: 200-214.

Richter C. J. J. (1971). Some aspects of aerial dispersal in different populations of wolf spiders, with particular reference to *Pardosa amentata*. Misc Pap Landbouwhogeschool Wageningen. 8: 77-88.

Samu, F., et al. Are two cohorts responsible for the bimodal life-history pattern in the wolf spider *Pardosa agrestis* in Hungary? 17th European Colloquium of Arachnology, 1998.

Southwood, T. R. E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Reviews* 37: 171-214.

Thomas, C. F. G., Bran, P., Jepson, P.C. (2003). Aerial activity of linyphiid spiders: modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *J Appl Ecol.* 40: 912-927.

Toft, S. (1995). Value of the aphid *Rhopalosiphum padi* as food for cereal spiders. *J. Appl. Ecol.* 32, 552-560. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <[https://doi:10.2307/2404652](https://doi.org/10.2307/2404652)>.

Toft, S. (2005). The quality of aphids as food for generalist predators: implications for natural control of aphids. *Eur. J. Entomol.* 102, 371-383. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <[https://doi:10.14411/eje.2005.054](https://doi.org/10.14411/eje.2005.054)>.

Toft, S. (2013). Nutritional aspects of spider feeding. In *Spider Ecophysiology* (ed. W. Nentwig), pp. 373-384. Berlin: Springer.

Turnbull, A. (1962). Effects of prey abundance on the development of the spider *Agelenopsis potteri*. *Canadian Entomologist*, 97: 141-147.

Wagner, J. D., Wise, D. H. (1996). Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments. *Ecology* 77:639-65.

Wen, L., Zhang, S., Jiao, X., Li, D. (2020a). High-lipid prey reduce juvenile survivorship and delay egg-laying in a small linyphiid spider *Hylyphantes graminicola*. *Journal of Experimental Biology*.

Wen, L., Zhang, Z., Zhang, S., Liu, F., Jiao, X., Li, D. (2020b). Influence of maternal diet on offspring survivorship, growth, and reproduction in a sheetweb spider. *Biology*.

Weyman, G. S. (1993). A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology et Evolution*, 5(3): 279–291.

Weyman, G. S., Sunderland, K. D., Jepson, P. C. (2002). A review of the evolution and mechanisms of ballooning by spiders inhabiting arable farmland. *Ethology Ecology & Evolution*, 14: 307–326.

White, T.C.R. (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 33, 71-86.

Wilder, S. M. (2011). Spider nutrition: an integrative perspective. *Adv. Insect Physiol.* 40, 87-136. (online), [cit.2022.02.11], dostupné z <<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387668-3.00002-7>>.

Wilder, S. M., Rypstra, A. L. (2008). Diet quality affects mating behaviour and egg production in a wolf spider. *Anim. Behav.* 76, 439-445. (online) [cit.2022.02.11], dostupné z <<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.01.023>>.

Wilder, S. M., Schneider, J. M. (2017). Micronutrient consumption by female *Argiope briennichi* offspring survival. *J. Insect Physiol.* 100, 128-132. (online) [cit.2022.02.09], dostupné z <<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.06.007>>.

Wise, D. H.; Wagner, J. D. (1992). Evidence of exploitative competition among young stages of the wolf spider *Schizocosa ocreata*. *Oecologia* 91:7-13.

Wise, D. H. (2006). Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annu. Rev. Entomol.* 51, 441-465. (online) [cit.2022.03.21], dostupné z <<https://doi:10.1146/annurev.ento.51.110104.15094>>.

Zafer, S. (2007). Doğu Karadeniz Bölgesi örümceklerinin (Araneae) sistematik ve faunistik açıdan incelenmesi, Kırıkkale Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, yüksek lisans tezi, Aralık.

Zulka, K. P., Milasowszky, N., Lethmayer, C. (1997). Spider biodiversity potential of an ungrazed and grazed inland salt meadow in the National Park 'Neusiedler See-Seewinkel' (Austria): implications for management (Arachnida: Araneae). *Biodiv Conserv* 6:75-88.