

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



Potravní specializace na suchozemské stejnonožce
u pavouků rodu *Dysdera*

DIPLOMOVÁ PRÁCE

VEDOUCÍ PRÁCE: Doc. RNDr. Saska Pavel, Ph.D.
KONZULTANT PRÁCE: RNDr. Řezáč Milan, Ph. D.
AUTOR PRÁCE: Bc. Kateřina Krejsová

2011

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením Doc. RNDr. Pavla Sasky, Ph.D. Konzultaci a další informace mi poskytl RNDr. Milan Řezáč, Ph.D. V diplomové práci jsem uvedla všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 29.4.2011

.....
Kateřina Krejsová

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu práce Doc. RNDr. Pavlovi Saskovi, Ph.D. a především RNDr. Milanu Řezáčovi, Ph.D. za odbornou pomoc a cenné rady.

ABSTRAKT

Šestiočky rodu *Dysdera* jsou považovány za potravní specialisty na lov suchozemských stejnonožců. Stejnonožci jsou kvůli své důmyslné obraně většinou bezobratlých predátorů odmítáni. U rodu *Dysdera* můžeme pozorovat širokou variabilitu v morfologii ústních orgánů, která souvisí s různými strategiemi lovu kořisti. Z předchozích studií lze usuzovat, že stupeň specializace koreluje s mírou modifikace ústních orgánů. V rámci mé diplomové práce jsem studovala čtyři střeoevropské druhy rodu *Dysdera*: *D. erythrina*, *D. lantosquensis*, *D. ninnii*, *D. dubrovninnii*, a jejich vztah ke stínce *Porcellio scaber* a svince *Armadillidium vulgare*. Pokusy zaměřené na prediční strategii a vývoj juvenilů na různé diety potvrzují, že druhy s mírně prodlouženými chelicerami (*D. erythrina* a *D. ninnii*) loví strategií kleště a nejsou úzce specializované na konkrétní ekomorfologickou skupinu suchozemských stejnonožců. Druh s konkávními chelicerami (*D. lantosquensis*) loví téměř exklusivně strategií vidlička. Metabolický pokus ukazuje, že tento druh by mohl být specializovaný na stínky z ekomorfologické skupiny „clingers“ (např. *P. scaber*), které se v případě ohrožení přisknou k substrátu. Druh se zploštělými chelicerami (*D. dubrovninnii*) loví výhradně strategií klíč a pravděpodobně je specializovaný na suchozemské stejnonožce z ekomorfologické skupiny „rollers“ (např. *A. vulgare*), kteří mají schopnost volvace. Druh nebyl schopen přežít jediný instar na směsné dietě obsahující mimo stejnonožců také vysoce výživné mouchy *D. melanogaster*, což jasně ukazuje na úzkou specializaci na stejnonožce.

Klíčová slova: oniskofágie, potravní specializace, strategie lovu, ústní orgány

ABSTRACT

The genus *Dysdera* is often considered to be a diet specialist preying on woodlice. Because of their effective defense woodlice are refused by majority of invertebrate predators. Spiders of the genus *Dysdera* exhibit a wide variation in morphology of mouth parts, which correlates with the different capturing tactics. Previous studies suggest that the degree of specialization correlates with the degree of modification of mouth parts. In this thesis I present the results of my studies of the four central European species of the genus *Dysdera*: *D. erythrina*, *D. lantosquensis*, *D. ninnii* and *D. dubrovninnii*. I conducted experiments which were focusing on capturing tactics and development of spiderlings reared on various diets. The results confirmed that species with a slightly elongated chelicerae (*D. erythrina* and *D. ninnii*) use pincers tactic and aren't specialized on a specific ecomorphological group of woodlice. Species with concave chelicerae (*D. lantosquensis*) use almost exclusively fork tactic and a metabolic test indicates that this species is likely specialised on woodlice from the ecomorphological group "clingers", which in case of danger tight to substrate. Species with flattened chelicerae (*D. dubrovninnii*) use exclusively key tactic and are likely specialised on woodlice from the ecomorphological group "rollers" that have the ability to roll into ball. The species *D. dubrovninnii* was able to survive only on diets containing woodlice. This clearly shows the narrow specialization of this species on woodlice.

Key words: capturing tactic, diet specialisation, mouth parts, oniscophagy

OBSAH

1. ÚVOD	9
2. CÍLE PRÁCE	10
3. POTRAVNÍ SPECIALIZACE	11
3.1. TEORIE VZNIKU POTRAVNÍ SPECIALIZACE	11
3.2. VÝHODY A NEVÝHODY POTRAVNÍ SPECIALIZACE	13
3.3. KOŘIST SPECIALISTŮ	14
3.4. SPECIALISTÉ Z ŘÁDU ARANEAE	14
3.4.1. ARANEOFÁGNÍ PAVOUCI	15
3.4.2. ISOPODOFÁGNÍ PAVOUCI	15
3.4.3. TERMITOFÁGNÍ PAVOUCI	16
3.4.4. DIPTEROFÁGNÍ PAVOUCI	16
3.4.5. MYRMEKOFÁGNÍ PAVOUCI	17
4. ADAPTACE PREDÁTORA	18
4.1. METABOLICKÉ ADAPTACE.....	18
4.2. MORFOLOGICKÉ ADAPTACE.....	18
4.3. BEHAVIORÁLNÍ ADAPTACE	20
4.4. SMYSLOVÉ ADAPTACE	20
5. CHARAKTERISTIKA RODU <i>DYSDERA</i>	21
5.1. STANOVIŠTNÍ NÁROKY A ZPŮSOB ŽIVOTA.....	21
5.2. ROZŠÍŘENÍ ZÁSTUPCŮ RODU <i>DYSDERA</i> U NÁS A NA SLOVENSKU.....	22
5.3. STRATEGIE LOVU U ŠESTIOČEK	25
5.4. METABOLICKÁ ADAPTACE ŠESTIOČEK	27
6. CHARAKTERISTIKA SKUPINY ONISCOIDEA	28
6.1. EKOMORFOLOGICKÉ SKUPINY	28
6.2. OBRANNÉ MECHANISMY SUCHOZEMSKÝCH STEJNONOŽCŮ	29
7. MATERIÁL A METODIKA	31
7.1. SBĚR A CHOV ŠESTIOČEK	32
7.2. SBĚR A CHOV KOŘISTI	32
7.3. METODIKA POKUSŮ	33
7.4. ANALÝZA DAT	36
8. VÝSLEDKY	39
9. DISKUZE	70

10. ZÁVĚR	73
------------------	-----------

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	74
----------------------------------	-----------

1. Úvod

Studie zaměřené na potravní specialisty mezi pravými predátory (tedy živočichy lovcí další živočichy) jsou poměrně zřídka publikovaným tématem ekologické literatury.

Pavouci jsou obecně považováni za polyfágní druhy a úzká specializace na určitý typ kořisti je poměrně vzácná. Potravní specializace není u pavouků obvykle omezena na jeden konkrétní taxon, ale týká se kořisti se specifickým chováním nebo několika příbuzných taxonů. Pavouci jsou nejčastěji specializovaní na další druhy pavouků, mravence, termity, dvoukřídlé a stejnonožce (Pekár a Jackson *in prep.*).

Stenofágní predátoři mají úzkou dietu a často si osvojili jedinečné vzorce chování k lovu jejich obvyklé kořisti. Avšak existuje rozdíl mezi potravní specializací a specializovaným chováním predátora. Ne každý specialista je specializovaný v obou směrech. Např. úzce vymezená (tedy specializovaná) dieta může být způsobená omezenými příležitostmi k lovu alternativní kořisti spíše než aktivním výběrem živit se pouze jedním druhem kořisti (Pollard *et al.* 1995). Za specialisty lze proto považovat pouze druhy, u nichž je úzká dieta daná morfologickými nebo metabolickými adaptacemi.

Už Bristowe (1958) uvádí četná pozorování lovu suchozemských stejnonožců u rodu *Dysdera* (Araneae: Dysderidae). Tento rod je často citován jako obligátní lovec stínek a svínek, ačkoliv o životě šestioček víme málo. Významný podíl na výzkumu potravní specializace u tohoto rodu mají Řezáč *et al.* (2008), kteří popsali tři unikátní strategie lovu, kterými šestiočky dokáží přemoci svou kořist. Pilotní studie potravních preferencí a metabolických adaptací šestioček zatím zcela nepotvrdily teorii, že šestiočky patří mezi úzce stenofágní lovce suchozemských stejnonožců (Pollard *et al.* 1995, Řezáč a Pekár 2007).

2. Cíle práce

Cílem mé diplomové práce je prostudovat predační chování u čtyř středoevropských druhů z rodu *Dysdera* a zajistit důkazy o jejich specializaci na suchozemské stejnonožce.

U jednotlivých pokusů jsou stanoveny následující dílčí cíle:

- Zjistit zda jsou odlišné strategie lovu adaptací na predaci různých ekomorfologických skupin suchozemských stejnonožců.
- Ověřit zda některé strategie limitují pavouka např. při lovu velké kořisti.
- Potvrdit hypotézu, že šestiočky jsou metabolicky specializované na suchozemské stejnonožce.

3. Potravní specializace

Specialista jako termín je subjektivní pojmenování členů určité skupiny. Označení organismu jako specialisty není obvykle založeno na kvantifikaci konkrétních znaků (Futuyma a Moreno 1988), například pavouk *Aelurillus m-nigrum* (Araneae: Salticidae) je specialistou na mravence, protože na rozdíl od většiny druhů čeledi skákavkovitých, je schopen lovit mravence při laboratorních pokusech i během pozorování v přírodě (Huseynov *et al.* 2008). Obvykle za specialisty považujeme druhy, které se živí pouze malým počtem taxonů ze široké škály dostupné potravy, nebo pokud využívají zdroj kořisti, jejíž vlastnosti vyžadují charakteristickou fyziologickou či morfologickou adaptaci (Ferry-Graham *et al.* 2002).

3.1. Teorie vzniku potravní specializace

Existuje více mechanismů, které mohou vést k potravní specializaci. Základní hypotézou vzniku specializací je, že specialisté se vyvinuli z generalistů. Jsou však známy i opačné případy (Futuyma a Moreno 1988). Například izolované skupiny generalistů uvnitř specializovaného druhu zjevně vznikly ze specializovaných předků (Miller 1987). Pravděpodobně nejvíce specializovaných druhů vzniklo ze svých taktéž specializovaných předků.

Potravní specializace obvykle vznikají v relativně konstantním prostředí (více než v prostředí proměnlivém) (Pianka 1966, 1981). Vysoký podíl specializovaných druhů je charakteristický pro oblasti tropických deštných lesů, které se vyznačují vysokou biodiverzitou. Vysoká biodiverzita způsobuje silnou konkurenci mezi druhy, u nichž dochází k překrytu nik. Druhy mohou snížit konkurenci, pokud se stanou specialisty na některý ze sdílených zdrojů (Steghaus-Kovac a Maschwitz 1993). Například mravenci loví v mírném pásmu téměř všechny druhy členovců, ale v tropických oblastech jde především o specialisty – např. rod *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae) je specializovaný na suchozemské stejnonožce, škvory nebo termity (Dejean a Evraerts 1997).

Potravní specializaci ovlivňuje také populační hustota obvyklé kořisti predátora – vzrůstající početnost populace kořisti vede ke vzrůstající specializaci predátora na tuto kořist, protože doba, kterou potřebuje predátor k nalezení kořisti je mnohem kratší. Jinými slovy, pokud vzrůstá početnost kořisti, vzrůstá i výhodnost se na ni specializovat (Emlen 1966, MacArthur a Pianka 1966, Schoener 1971).

V dalším případě můžeme sledovat časté specializace na kořist obsahující konkrétní látku pro predátora nepostradatelnou – například organismy s uhličitánem vápenatým

inkrustovanou tělní schránkou vyhledávají potravu bohatou na tuto sloučeninu (Abrams 1987, Naganuma a Roughgarden 1990).

Vznik potravní specializace popisuje také genetický drift, kdy např. přírodní podmínky zapříčiní, že po dlouhou dobu vývoje je pro daný druh dostupná pouze jediná kořist. Genetické znaky, které umožňovaly lovit i další dva typy kořisti, z populace genetickým driftem vymizí. Po čase se v prostředí organismu opět objeví další typy kořisti. Organismus ale již nemá specifický znak, který umožňoval lovit alternativní druhy kořisti a je zcela adaptovaný na jediný typ kořisti (Ferry-Grahaman *et al.* 2002).

3.2. Výhody a nevýhody potravní specializace

Ačkoliv jsou specialisté dobře uzpůsobeni k životu, během něhož přijímají pouze omezenou škálu kořisti, četné adaptace (morfologické, metabolické, behaviorální) jim mohou přinést i řadu nevýhod. Hlavním benefitem potravních specializací bývá vyšší fitness predátora, pokud má dostatek obvyklé kořisti (Ferry-Grahman *et al.* 2002). Následující tabulka (Tabulka 1) shrnuje nejčastější výhody a nevýhody potravní specializace.

Tabulka 1: Výhody a nevýhody potravní specializace.

VLASTNOSTI POTRAVNÍ SPECIALIZACE	STUDIE
VÝHODNÉ VLASTNOSTI	
Zisk většího množství energie na jednotku úsilí.	Ferry-Grahman <i>et al.</i> (2002)
Rychlejší a efektivnější rozhodování při lovu.	Bernays a Funk (1999)
Snížení konkurenčního tlaku.	Partridge a Green (1985)
Vysoká plodnost specialistů na vhodné dietě.	Peckarsky a Cowan (1991)
Rychlejší vývoj specialistů na vhodné dietě (platí jen v některých případech, viz bod na konci tabulky).	Peckarsky <i>et al.</i> (1994)
Větší velikost larev specializovaných druhů oproti nesespecializovaným příbuzným.	Peckarsky <i>et al.</i> (1994)
NEVÝHODNÉ VLASTNOSTI	
Populaci hrozí vyhynutí v případě, že se obvyklá kořist stane vzácnou.	Řezáč <i>et al.</i> (2008)
Uniformní strava vyžaduje metabolické adaptace.	Toft a Wise (1999)
Často vzniká specializace na méně výhodnou kořist (efektivní obranný mechanismus kořisti, toxicita, horší nutriční hodnota kořisti).	Partridge a Green (1985)
Snížená schopnost alternativního chování, nižší úspěšnost při lovu alternativní kořisti.	Ferry-Grahman <i>et al.</i> (2002)
Pomalejší vývoj oproti nesespecializovaným příbuzným.	Řezáč a Pekár (2007)

3.3. Kořist specialistů

Kořist specialistů často disponuje některými z následujících znaků: (a) kořist a její predátor se musí vyskytovat ve společném prostředí. S tím souvisí obdobný způsob života, např. stejná cirkadiální aktivita (periodické změny během dne, např. noční predátor bude lovit kořist aktivující také v noci) a synchronizace životního cyklu (např. vývoj mláďat ve stejném období) (Pekár a Jackson *in prep.*). (b) Kořist má silně vyvinutou obrannou strategii. Predátor překonává obrannou strategii pomocí svých adaptací, díky kterým se stává efektivním lovcem jedné kořisti a alternativní kořist loví s menší efektivitou (Dziocok 2005) nebo ji není schopen vůbec ulovit (Řezáč *et al.* 2008). Příkladem jsou pestřenky (Diptera: Syrphidae) specializované na mšice. Tyto pestřenky mají tuhý obal vajíček, který je chrání před penetrací (Mizuno *et al.* 1997), a dále mají například silně modifikovaný ústní aparát uzpůsobený k uchopení kořisti, která na svou obranu vylučuje voskové sekrety (Delucchi *et al.* 1957, Dušek a Křístek 1967). Dalším příkladem jsou stínky a svinky (Isopoda) s jejich tvrdým hřbetním štítem, systémem repugnatorických žláz a specifickou behaviorální obranou (Sutton 1980, Schmalfluss 1984). (c) Potravní specialisté jsou specializováni hlavně na kořist běžnou, vyskytující se ve velkých populacích. Pokud by se totiž predátor specializoval na kořist nacházející se v menší hustotě, riskoval by, že při zmenšení populace ztratí svůj jediný zdroj potravy (Řezáč *et al.* 2008).

3.4. Specialisté z řádu Araneae

Všechny druhy z řádu Araneae jsou praví predátoři, tzn. že se živí živočichy, které sami uloví (Bristowe 1958). Většinu druhů nelze striktně rozdělit na stenofágní nebo polyfágní organismy, ale tvoří souvislý přechod mezi oběma skupinami (Pekár a Jackson *in prep.*). Pavouci jsou nejčastěji specializovaní na lov pavouků, korýšů, termitů, much a mravenců. Monofágní dietu (tedy úzkou specializaci na jediný druh kořisti) zatím žádná studie neprokázala, stenofágní druhy jsou obvykle specializované na určitý taxon nebo behaviorální skupinu kořisti. Stenofágní druhy dokáží po určitou dobu získávat energii a živiny i z alternativní kořisti (za předpokladu, že jsou ji schopni ulovit), avšak důsledkem jsou horší parametry fitness – tj. menší hmotnost, delší doba vývoje a vyšší mortalita (Li a Jackson 1997, Řezáč a Pekár 2007).

Dle souhrnné studie Pekára a Jacksona (*in prep.*) bylo do dnešní doby zaznamenáno asi 250 více či méně stenofágních druhů, což činí 0,6% z popsanych druhů z řádu pavouků. Vzhledem k nedostatku studií tohoto fenoménu však Pekár a Jackson usuzují, že podíl stenofágních pavouků může být ve skutečnosti až 5%. Druhy

specializované na stejnonožce (Arthropoda: Crustacea: Isopoda) jsou třetí nejběžnější skupinou specialistů a zaujímají 14% ze všech doložených stenofágních druhů pavouků.

3.4.1. Araneofágní pavouci

Nejpočetnější skupinou potravně specializovaných pavouků jsou druhy lovcí další druhy pavouků. Pavouci se dokáží aktivně bránit a proto se u araneofágů vyvinuly adaptace překonávající tuto obranu. Většina araneofágních druhů přijímá i hmyz (např. mouchy) jako svou kořist – výjimku tvoří pravděpodobně rody *Ero* (Bristowe 1941) a *Walckenaeria* (Boudewijn a Brunt 2005). Araneofágy můžeme rozdělit do dvou základních skupin – druhy lovcí převážně pavouky, kteří staví sítě (především druhy z čeledí Theridiidae, Pholcidae, Araneidae, Oxyopidae, Mimetidae, Gnasophosidae, Lamponidae a Salticidae) a druhy živící se pavouky, kteří loví na povrchu země (především druhy z čeledí Mimetidae, Theridiidae, Salticidae, Palpimanidae, Scytodidae, Thomisidae, Archaeidae a Sparassidae). Typickou strategií lovu první skupiny je napodobování chycené kořisti v síti (Jackson 1990) nebo samčích vábících signálů (Czajka 1963). U druhů živících se pavouky, kteří loví na povrchu země, se mimo behaviorálních adaptací (napodobování samčího namlouvacího rituálu) (Jackson *et al.* 1997) vyvinuly i morfologické adaptace, zejména předních nohou, které bývají dlouhé a silné (Pekár a Jackson *in prep.*) a umožňují rychle uchvátit kořist.

3.4.2. Isopodofágní pavouci

Stejnonožci jsou obecně odmítanou kořistí u většiny členovců. Je to způsobeno zejména jejich silně sklerotizovaným hřbetním štítem, obsahem těžkých kovů v těle, vylučováním sekretu z repugnatorických žláz a účinnou behaviorální obranou (Sutton 1980, Schmalfuss 1984). Na druhou stranu jejich populace jsou početné, s mladými jedinci a vyrovnanou populační hustotou po celý rok, proto bylo pro některé pavouky výhodné se na ně specializovat. Jedná se zejména o pavouky z čeledí Dysderidae, Desiidae, Anyphaenidae, Pisauridae a Tetragnathiidae. Např. rod *Dysdera* se zdá být úzce specializovaný na suchozemské stejnonožce (Cooke 1965), k jejichž lovu používá velice unikátní strategie korelující s tvarem jejich chelicer (Řezáč *et al.* 2008).

3.4.3. Termitofágní pavouci

Termiti jsou další skupinou živočichů, na kterou se pavouci potravně specializovali. Termiti jsou sociální hmyz, který se vyskytuje ve vysoké populační hustotě, a jako kořist jsou dostupní po celý rok. Mezi termitofágní pavouky patří některé druhy z čeledí Caponiidae, Theridiidae, Zodariidae, Cryptothelidae, Ammoxenidae a Salticidae. Několik rodů – např. *Microheros* (Salticidae) a *Ammoxenus* (Ammoxenidae), se zdá být úzce specializováno na určitou kastu – konkrétně dělníky (Pekár a Jackson *in prep.*). Termitofágní pavouci paralyzují svou kořist vstříknutím jedu do těla v místě za hlavou, čímž je kořist okamžitě omráčena, a poté se s ní rychle zahrabou do substrátu a uloží ji do svého útočiště (Dipenaar-Schoeman *et al.* 1996). Další adaptace k lovu termitů můžeme pozorovat u rodu *Chrosiothes* (Theridiidae), který tvoří lineární pavučinu těsně nad povrchem. Z vláknů pavučiny se poté spouští na svou kořist, kterou pevně uchopí velkýma předníma nohama a paralyzuje ji (Eberhard 1991).

3.4.4. Dipterofágní pavouci

Dvoukřídli jsou poměrně častou kořistí a to především u pavouků stavějících si sítě. Ale i některé na zemi lovcí druhy se specializují na lov much. Je to neškodná, lehce stravitelná a snadno zranitelná kořist. Dipterofágní pavouci loví především komáry a mouchy (Pekár a Jackson *in prep.*). Např. několik druhů z rodu *Pardosa* (Lycosidae) jsou specialisté na lov larev komárů, které chytají ve vodním prostředí (Breene *et al.* 1998). Další dipterofágní druhy náležejí do čeledí Theridiidae, Tetragnathiidae, Araneidae, Dictynidae, Thomosidae a Salticidae (Pekár a Jackson *in prep.*). Sítě stavějící pavouci se pro lov konkrétního taxonu dvoukřídlych adaptovali tvarem a umístěním své sítě. Např. rod *Herennia* (Tetragnathiidae) staví dlouhé sítě souběžně s kmeny stromů, do kterých chytá mouchy snažící se dosednout na kmen (Robinson 1980). Vzhledem k tomu, že šance chytit konkrétní taxon exkluzivní kořisti není veliká, dipterofágní pavouci užívají různé formy lákadel jako je napodobování vábících rituálů pohlavních partnerů (Morrison 1981), využití lákavého zápachu z tlejících zbytků (Tietjen *et al.* 1987) nebo produkce chemických značek přitažlivých pro kořist (Hillyard 1997).

3.4.5. Myrmekofágní pavouci

Vzhledem k tomu, že mravenci jsou pravděpodobně nejhojnějším hmyzem na zemi, zdají se být vhodnou kořistí pro specializované pavouky. Mravenci mají účinné prostředky obrany proti predátorům zahrnující žihadlo, kyselinu mravenčí, silná kusadla a taktiku shlukování (Hölldobler a Wilson 1990), které musí myrmekofágní druhy překonat. K adaptacím pro lov mravenců patří produkce jedu, který je zvláště účinný na konkrétní taxony (Pekár *et al.* 2005, 2008) a napodobování mravenčích pohybů (McKeown 1952, Mathew 1954). K predaci mravenců si pavouci osvojili také specifické strategie chytání kořisti: (a) druhy větší než jejich kořist loví mravence pomocí chycení mezi své chelicery, (b) druhy menší než samotná kořist se rychle k mravenci přiblíží, chelicerami kousnou kořist a vstříknou do ní jed a okamžitě se zase od mravence vzdálí (Jackson *et al.* 1998), (c) poslední strategií je znehybnění kořisti pomocí pavoučích vláken vrhaných na kořist z dálky, až poté je imobilizovaná kořist usmrcena vpíchnutím jedu (Glatz 1967). Sítě stavějící pavouci vábí mravence také tvarem sítě, která může vypadat jako jejich kořist, příkladem jsou rody *Achaeearanea*, *Dipoena* a *Steatoda* (Theridiidae) (Cooper *et al.* 1990). Myrmekofágní druhy můžeme nalézt v čeledích Oonopidae, Eresidae, Oecobiidae, Theridiidae, Zodariidae, Gnaphosidae a Thomisidae (Pekár a Jackson *in prep.*).

4. Adaptace predátora

Specializované druhy se vyznačují unikátními znaky, které jsou formovány procesem evoluce (např. extrémně protáhlé chelicery některých druhů pavouků z rodu *Dysdera* (Araneae: Dysderidae), kteří se specializují na suchozemské stejnonožce) (Řezáč *et al.* 2008). Tyto specifické znaky zefektivňují vyhledávání, lov, nebo trávení kořisti (Ferry-Grahman *et al.* 2002).

Specialisté mají některé znaky často ve velké míře modifikovány, redukovány nebo dokonce úplně ztraceny. Na rozdíl od nich musí generalisté disponovat bohatším souborem znaků, ze kterých evolucí vznikají nové variace. Naopak specializace obvykle vede do evoluční slepé uličky (Futuyma a Moreno 1988).

4.1. Metabolické adaptace

Potravní specialisté musejí veškeré živiny potřebné pro svůj vývoj získat z jediného typu potravy. K tomu účelu se u nich vyvinuly různé metabolické adaptace. Příkladem jsou pavouci rodu *Zodarion* (Araneae: Zodariidae), kteří jsou specializovaní na lov mravenců (Pekár *et al.* 2005). Adaptace zvyšují efektivitu trávení dané kořisti a zvyšují tak nutriční výtěžnost z potravy (Partridge a Green 1985, Pekár a Jackson *in prep.*). Příkladem adaptace zvyšující efektivitu trávení je prodloužení střev nebo změna jejich morfologie (Partridge a Green 1985). Další možností, jak zefektivnit proces trávení, je produkce trávicích enzymů v závislosti na přijímané potravě (Afik a Karasov 1995).

4.2. Morfologické adaptace

Potravní specializace je jednou z hybných sil morfologických adaptací. Je to dáno především potřebou organismů využívat zdroje potravy co nejefektivněji (Řezáč *et al.* 2008). Morfologické adaptace ústních orgánů korelují s ekologickými znaky jako je polyfágie nebo stenofágie, a souvisejí tedy s výživou organismu. Potravně více specializované druhy mají oproti svým blízkce příbuzným polyfágům ve větší míře pozměněnou morfologii ústních orgánů (Futuyma a Moreno 1988).

Drobně rozdílná morfologie může ovlivnit účinnost, s jakou jsou zdroje využívány (Futuyma a Moreno 1988). Například optimální potrava pěnkavovitých ptáků (Fringillidae) s širokým zobákem se skládá z velikých semen, protože je z nich možno získat více energie (Pulliam 1985). V tomto případě se daná adaptace ústního ústrojí zdá být obecně výhodná. Rozdílným příkladem je morfologická adaptace ústního ústrojí včel, kdy druhy s dlouhým sosákem se mohou živit na hlubokých květech a druhy s krátkým sosákem sají

nektar z mělkých květů, což se jen stěží může jevit jako nevýhodné pro některou skupinu (Harder 1987). Výhodou zůstává, že jejich potravní nika byla morfologickou adaptací rozdělena, čímž se snížila konkurence mezi oběma skupinami druhů.

Jako příklad druhů s morfologickou adaptací, která umožňuje lov kořisti s efektivní obrannou strategií, mohou posloužit mravenci rodu *Leptogenys* (Formicidae: Ponerinae). Druhy s dlouhými, štíhlými a zakřivenými kusadly, která jsou vkloubena na vnějších rozích předního okraje hlavy, snáze uchopují suchozemské stejnonožce, a proto jsou při jejich lovu efektivnější (Dejean a Evraerts 1997). Extrémní morfologické adaptace mohou dokonce predátorovi znemožňovat lov alternativní kořisti, jak je tomu například u šestiočky *Dysdera abdominalis* (Araneae: Dysderidae) s extrémně protáhlými chelicery. Avšak právě díky morfologickým adaptacím ústního ústrojí jsou šestiočky schopné lovit dobře chráněné suchozemské stejnonožce. U tohoto rodu bylo dokonce popsáno několik taktik lovu v závislosti na typu modifikace chelicer. Druhy s prodlouženými chelicery zabodnou jednu cheliceru do měkké břišní strany kořisti a druhou opřou o její dorzální stranu. Druhy s konkávními chelicery rychle zastrčí obě chelicery pod stínku a jed vstříknou do ventrální stany kořisti, jako předchozí skupina. Druhy se zploštělými chelicery dokážou vsunout jednu cheliceru mezi tergity kořisti, což je účinná strategie, především pokud se svinka již stačila svinout (Řezáč *et al.* 2008).

Důkazem, že morfologie je provázána s chováním predátora, je studie o dvou druzích křížáků: *Araneus trifolium* a *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae), kteří byli pozorováni při útocích na sarančata, mouchy a motýly. Morfologie pavouků a různý tvar jejich sítí koreluje s rozdílným chováním obou druhů. Pavouci s relativně krátkými a silnými nohama, silnými drápkami chelicer a jednoduchými pavučinami jsou specializováni na neškodný, rychle prchající typ kořisti jako jsou mouchy a motýli (Diptera a Lepidoptera). Druhy s relativně dlouhými nohama, drobnými drápkami chelicer a hustou zauzlovanou pavučinou se spíše specializují na nebezpečný a relativně pomalý hmyz jako sarančata a blanokřídli (Olive 1980).

4.3. Behaviorální adaptace

Jak bylo ukázáno na předchozím příkladu, chování, které specialista užívá k ulovení určité kořisti, je omezeno jeho morfologickými vlastnostmi (Ferry-Grahman *et al.* 2002, Futuyma a Moreno 1988). Specialisté si mohou vybírat z menší škály možností, jakým způsobem kořist lovit. Tento fakt sice zvyšuje efektivitu lovu kořisti, na kterou jsou specializovaní, protože snižuje výskyt chyb (použití nevhodného způsobu lovu), ale omezuje predátory při lovu alternativní kořisti (Ferry-Grahman *et al.* 2002).

Evoluce behaviorálních adaptací je odlišná od evoluce morfologických adaptací. To je nápadné hlavně u druhů schopných učení (Futuyma a Moreno 1988), u kterých mohou být behaviorální adaptace přeneseny učením od rodičů na potomky (Partridge a Green 1985).

U specialisty může vzniknout zcela nový vzorec chování, který nebyl pozorován u žádného z generalistů (Lauder 1983). Například všechny myrmekofágní skákavky (Araneae: Salticidae) vždy útočí na hlavu své kořisti (Huseynov *et al.* 2005). Nová schopnost obvykle umožňuje využívat část potencionální kořisti, která nemůže být využita ostatními druhy (Ferry-Grahman *et al.* 2002).

Zajímavou behaviorální adaptací je maskování se před predátory. Například larvy specializované aphidofágní zlatoočky *Chrysopa slossonae* (Neuroptera: Chrysopidae) se maskují před agresivními mravenci, kteří hlídají kolonie mšic, tak, že své tělo obalí do voskových sekretů mšic a předstírají, že jsou jednou z nich. Díky tomu mohou nerušeně lovit mšice, aniž by riskovaly napadení mravenci (Milbrath *et al.* 1993).

4.4. Smyslové adaptace

Smyslové adaptace potravních specialistů slouží k přesnější lokalizaci a identifikaci kořisti (Pekár a Jackson *in prep.*). Například druhy živící se sociálním hmyzem (termity a mravenci) jsou schopny lokalizovat svou kořist podle chemických podnětů (Allan *et al.* 1996). Infochemické podněty by teoreticky měli více vnímat specialisté než generalisté. Tato teorie však nebyla potvrzena (Steidle a van Loon 2003). Např. zlatoočka *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) reaguje pozitivně na přítomnost tryptofanu, který vzniká mimo jiné oxidací metabolitů v medovici mšic. Zlatoočka díky němu pozná místa s výskytem mšic a na taková místa klade vajíčka, aby svým potomkům zajistila dostatek potravy (Obrycki *et al. in prep.*).

5. Charakteristika rodu *Dysdera*

Šestiočky (Dysderidae) jsou jednou z mála čeledí reprezentující ve střední Evropě fylogeneticky primitivní skupinu araneomorfních pavouků (Araneomorphae) označovanou podle morfologie samičích genitálií jako haplogynní pavouci (Řezáč *in press*). Šestiočky jsou děleny do tří podčeledí: Harpacteinae, Rhodinae a Dysderinae (Deeleman-Reinhold & Deeleman 1988). U nás se vyskytují zástupci podčeledí Harpacteinae a Dysderinae. Taxonomicky nejbohatší je podčeď Dysderinae, kam patří i rod *Dysdera* (Araneae: Dysderidae). Rod *Dysdera* se skládá z téměř 250 popsáných druhů rozšířených zejména v oblasti kolem Středozemního moře (Platnick 2011). Z velké části se jedná o druhy endemické, do střední Evropy zasahuje areál rozšíření pouze devíti druhů, které oblast kolonizovali po poslední době ledové (Řezáč *et al.* 2007). Šestiočky rodu *Dysdera* jsou označovány jako specialisté na suchozemské stejnonožce, protože byly v přírodě často pozorované při jejich lovu (Bristowe 1958). Nicméně pouze několik málo pokusů bylo provedeno k ověření této teorie (Pollard 1995, Řezáč a Pekár 2007, Řezáč *et al.* 2008).

Rod *Dysdera* je charakteristický uspořádáním svých šesti očí do kruhu uprostřed předního okraje karapaxu a prodlouženými chelicerami s pouze třemi zuby a protaženými čelistmi (výběžky kyčlí makadel). Modifikace příústních orgánů zřejmě souvisí s potravní specializací těchto pavouků na suchozemské stejnonožce (Řezáč *et al.* 2008). Jejich tělo je válcovité a bez kresby. Zadeček bývá šedivý nebo světle okrový, hlavohruď hnědá, oranžová, žlutá, rezavá či červená (Řezáč *in press*).

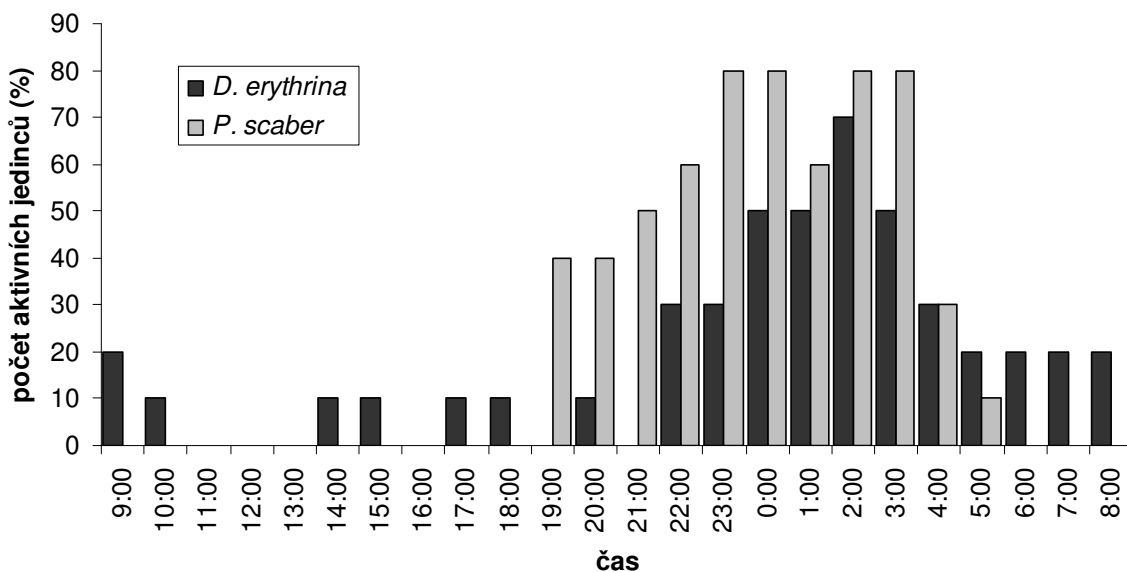
Čtyři střeoevropské druhy šestioček rodu *Dysdera* byly použity pro pokusy v mé diplomové práci – *Dysdera erythrina* Walckenaer 1802, *D. lantosquensis* Simon 1882, *D. ninnii* Canestrini 1868 a *D. dubrovninnii* Deeleman-Reinhold 1988.

5.1. Stanovištní nároky a způsob života

Jedná se o druhy vyskytující se v relativně suchých a teplých oblastech (Řezáč *et al.* 2007). Osidlují biotopy s mírně vlhkým mikroklimatem jako jsou lesy a křoviny – nejčastěji je můžeme nalézt v teplomilných doubravách a dubohabřinách, méně často v bučinách. Jsou schopné obývat i náletové a synantropní lesy a ruderální křoviny (Řezáč *in press*). Některé druhy žijí také v budovách, v zahradách pod kameny, v okolí zídek, nebo v okolí skládek odpadu (Cooke 1967). Vyhledávají místa s vysokým obsahem vápníku, protože na něj je vázaná jejich kořist – suchozemští stejnonožci (vápník potřebují pro stavbu svých silně inkrustovaných schránek) (Řezáč *in press*).

Šestiočky rodu *Dysdera* mají ve střední Evropě dvouletý životní cyklus (Řezáč *in press*). Jsou aktivní, stejně jako jejich kořist, v noci (vizte Graf 1). K lovu nepoužívají sítě,

ale loví na povrchu půdy. Jejich jed je velmi účinný – malou kořist omráčí do 20 sekund. Přes den vyčkávají ve svých komůrkách z papírovité pavučiny pod kameny nebo dřevem. Kvůli zajištění vysoké vzdušné vlhkosti přečkávají vždy pod objekty, které mají přímý kontakt s půdou (Řezáč *in press*). Šestiočky jsou potravně specializované na suchozemské stejnonožce. K jejich lovu se u rodu *Dysdera* objevily nápadné modifikace tvaru chelic, podle kterých si šestiočky osvojili tři odlišné uchopovací strategie kořisti (Řezáč *et al.* 2008) (více v kapitole 5.3).



Graf 1: Cirkadiánní aktivita šestiočky z rodu *Dysdera* (*D. erythrina*) (Krejsová *nepubl.*) a její kořisti (*P. scaber*) (Budiš *nepubl.*). Západ slunce nastal v 19 h, východ v 5 h.

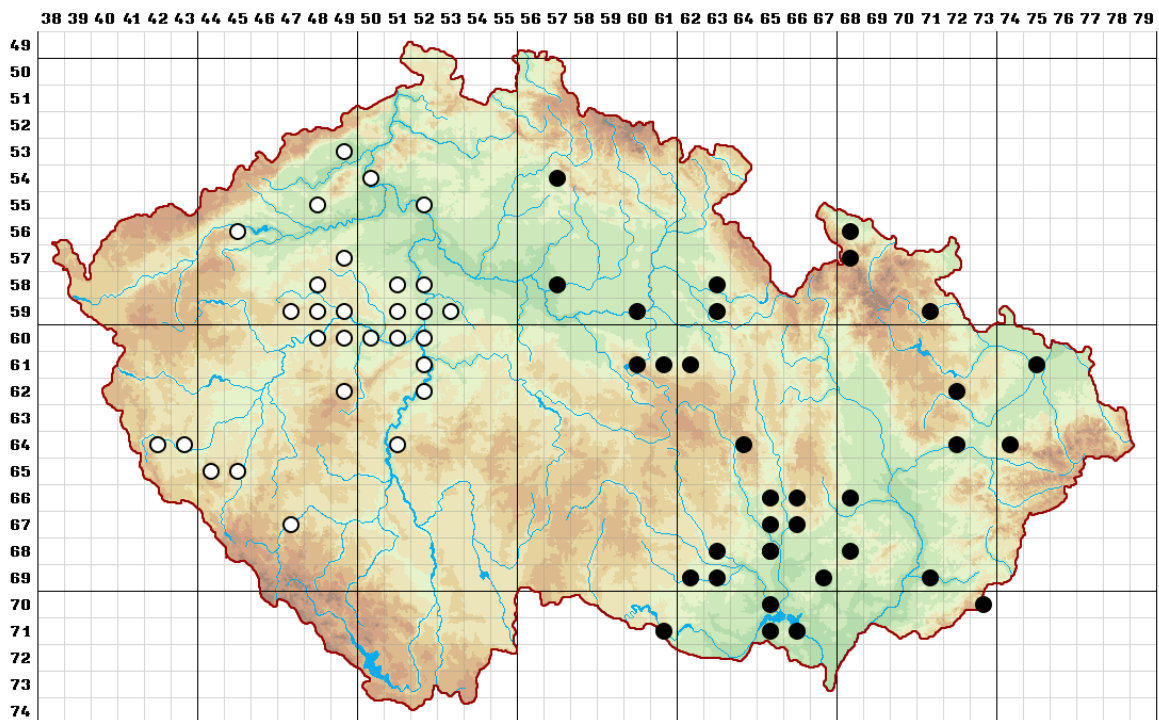
5.2. Rozšíření zástupců rodu *Dysdera* u nás a na Slovensku

Šestiočky obecně mají velice špatnou migrační schopnost. Je to způsobeno pravděpodobně jejich neschopností šířit se větrem pomocí usnovaného vlákna pavučiny (tzv. ballooning). Tato skutečnost je zřetelná z areálů rozšíření jednotlivých druhů. U nás se druh *D. ninnii* vyskytuje na jižní Moravě, pouze nepatrně zasahuje i do Čech. Druh *D. erythrina* osídlil pouze západní polovinu Čech, *D. lantosquensis* pouze Moravu, Slezsko a východní Čechy (Řezáč *in press*).

D. erythrina je poměrně hojným druhem rodu západně od Vltavy. Směrem na východ zasahuje areál jejího rozšíření po Klánovici a Kolovraty v Praze a Krašovice ve středním Povltaví (vizte Mapu 1). Nachází se především v oblastech s výskytem minerálně bohatých hornin a s členitým terénem, kde se objevují xerothermní doubravy a dubohabřiny na jižně orientovaných svazích, obvykle také s lesnickými výsadbami, s náletovými a synantropními křovinami a lesy (často s dominantním břečťanem

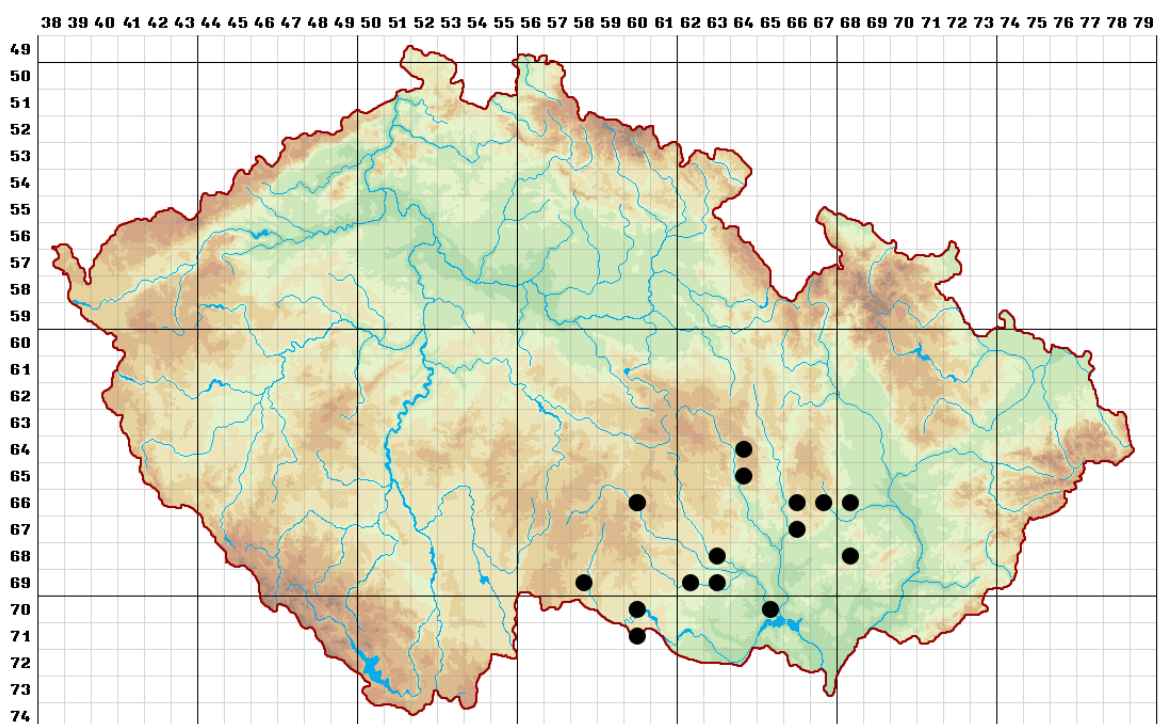
v podrostu). Běžná je např. na Křivoklátsku, v Českém krase, v západním Předšumaví, v Českém středohoří, v údolí Vltavy či v Praze. Pravidelně ji nalézáme v okolí zřícenin zarostlých dřevinami. V Česku se vyskytuje i její blízkce příbuzný druh - *D. lantosquensis*, který je jí morfologicky velice podobný. Determinaci může napomocet lokalita sběru - *D. erythrina* je dosud znám pouze ze západní části Čech, *D. lantosquensis* pouze z východní (Řezáč *in press*).

D. lantosquensis je rozšířená především ve východní části Česka a je u nás druhým nejhojnějším druhem z rodu *Dysdera* (po *D. erythrina*) (vizte Mapu 1). Nejdále na západ byla zaznamenána na slínových stráních na poděbradsku a na Kozákově v Českém ráji. Vyskytuje se především v oblastech s výskytem minerálně bohatých hornin a s členitým terénem, kde se nacházejí xerothermní doubravy a dubohabřiny na jižně orientovaných svazích. Méně často byla zaznamenána v doubravách či na zastíněných okrajích stepí a vřesovišť. Pravidelně se vyskytuje v okolí zřícenin zarostlých dřevinami. Byla nalezena například na Pálavě, v Bílých Karpatech, v Moravském krase, na opukách na Orlicku, na Pardubicku, v předhůří Železných hor, na Ostravsku, v Podyjí, na Kotouči u Štramberka a v Nížkém Jeseníku (Řezáč *in press*).



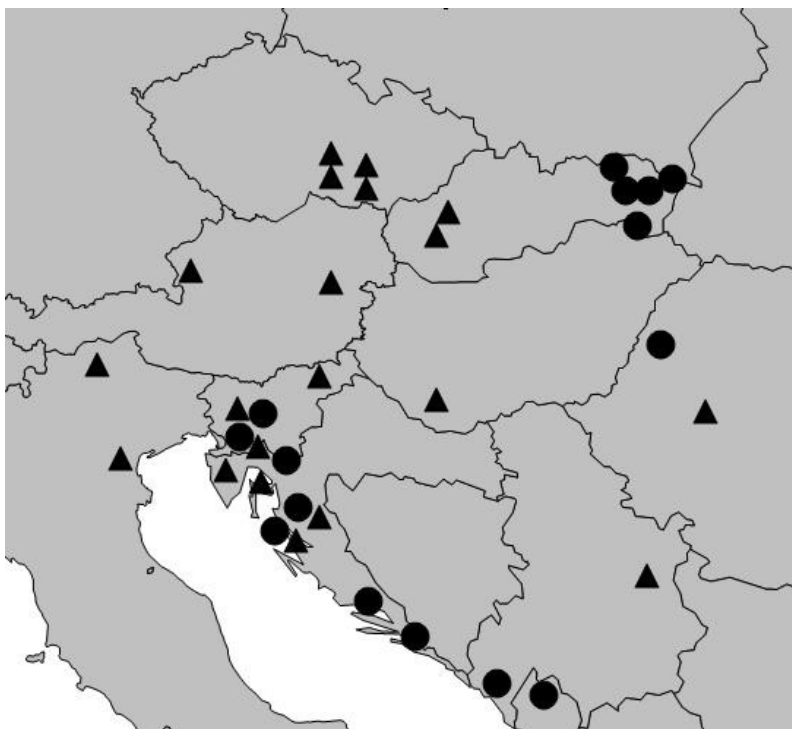
Mapa 1: Výskyt příbuzných druhů *D. erythrina* ○ a *D. lantosquensis* ● v České republice.
(© Řezáč)

D. ninnii patří do komplexu dosud převážně nepopsaných, velice morfologicky podobných druhů s centrem rozšíření v severní Itálii a na severozápadě Balkánského poloostrova (vizte Mapu 3). Druh zasahující k nám jako jediný kolonizoval také střední Evropu. Vyskytuje se pouze v Panonské oblasti a jejím nejbližším okolí. Konkrétně je znám z jižní Moravy, jihozápadního Slovenska, Maďarska, západního Rumunska a východního Rakouska. U nás probíhá severozápadní hranice areálu tohoto druhu. Souvislé rozšíření má *D. ninnii* na jižní Moravě s nepatrným přesahem do jižních Čech (vizte Mapu 2). Vyskytuje se v oblastech se členitým reliéfem na jižně orientovaných svazích s xerothermními doubravami, dubohabřinami či křovinami. Pravidelně se vyskytuje v okolí hradních zřícenin zarostlých dřevinami (Řezáč *in press*).



Mapa 2: Výskyt druhu *D. ninnii* v České republice. (© Řezáč)

D. dubrovninnii se na našem území nevyskytuje. Nejbližší lokalitu tohoto druhu můžeme nalézt na východním Slovensku, jinak je druh rozšířený především v zemích bývalé Jugoslávie (Slovinsko, Chorvatsko) a severní Albánie (vizte Mapu 3). Vyskytuje se na podobných lokalitách jako příbuzná *D. ninnii*, v severní části jejich areálu ale nikdy společně na jedné lokalitě. Jejich přirozeným habitatem jsou xerothermní doubravy, dubohabřiny či křoviny na jižně exponovaných svazích s mírnou vlhkostí (Řezáč *et al.* 2007).



Mapa 3: Výskyt příbuzných druhů *D. ninnii* ▲ a *D. dubrovninnii* ● v Evropě. (© Řezáč)

5.3. Strategie lovu u šestioček

U většiny specialistů z řádu pavouků můžeme pozorovat jistou míru specializace behaviorální nebo specializaci jedu, který je nejúčinnější na jejich obvyklou kořist (Pekár *et al.* 2005, 2008), avšak specializace morfologické stavby chelicer je velice vzácná (Olive 1980, Dejean a Evraerts 1997).

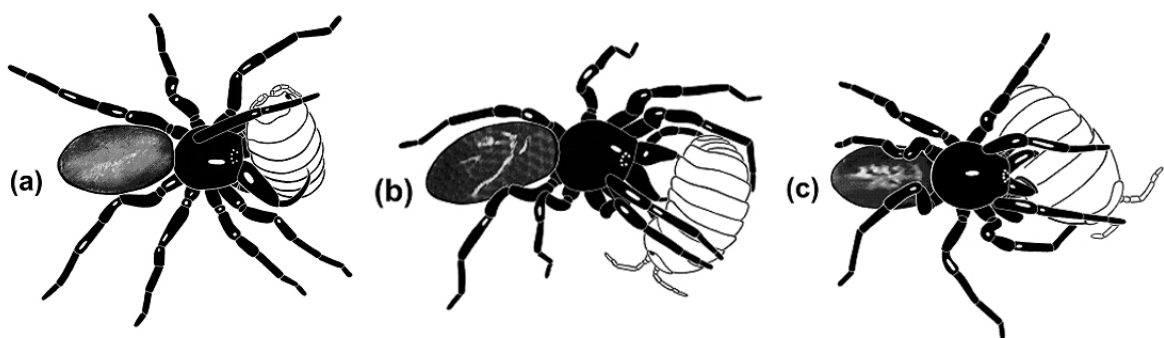
U rodu *Dysdera* můžeme pozorovat několik nápadně odlišných, v rámci druhu konstantních, tvarů chelicer. Tyto modifikace jsou pravděpodobně výsledkem potravní specializace na suchozemské stejnonožce (Bristowe 1958, Řezáč *et al.* 2008).

Řezáč *et al.* (2008) popsali u rodu *Dysdera* tři následující strategie lovu korelující s tvarem chelicer. Strategie „kleště“ je užívána výhradně druhy s prodlouženými chelicerami

jako je např. *D. abdominalis*. Užití této strategie vypadá následovně – šestiočka se přiblíží ke své kořisti, natočí hlavohruď na stranu a jednu cheliceru zasune pod stejnonožce, druhou opře o dorsální stranu těla. Spodní chelicera pronikne měkkou břišní stěnou stejnonožce a pavouk vstříkne jed. Vrchní chelicera zůstává pevně zapřená o inkrustované hřbetní destičky (Obrázek 1a). Existují dvě možnosti položení drápku vrchní chelicery a to buď v napřímené poloze (*D. erythrina*), nebo jeho složení k bazálnímu článku chelicery (*D. abdominalis*). Tato strategie není příliš účinná při lovu stejnonožců schopných volvace. Jakmile se svinka stočí do kuličky, pavouk vyčkává v její těsné blízkosti připravený k okamžitému útoku, až se svinka opět rozvine. Někdy může šestiočka uchopit srolovanou svinku mezi přední končetiny a pedipalpy a během otáčení aktivně vyhledat mezeru pro zasunutí chelicerového drápku mezi sklerity (Řezáč *et al.* 2008).

Další strategie byla pojmenovaná „vidlička“. Tato strategie je užívána druhy s konkávními chelicerami, jejichž tvar dovoluje vsunout chelicery pod stejnonožce pevně přitisknuté k podložce (např. u druhu *D. spinnicrus*). Šestiočka se nejdříve přiblíží ke kořisti, poté ji uchopí předníma nohama a rychle zasune obě chelicery pod ni. Chelicerovým drápkem vstříkne jed do měkké břišní strany stejnonožce (Obrázek 1b). Tato strategie je opět méně účinná u suchozemských stejnonožců schopných volvace (Řezáč *et al.* 2008).

Poslední strategií je strategie „klíč“. Strategie klíč je unikátní pro druhy se zploštělými chelicerami (např. *D. dubrovninii*). Šestiočka se přiblíží ke suchozemskému stejnonožci, zploštělým chelicerovým drápkem vyhledá okraj skleritu na silně inkrustované hřbetní straně a poté vsune chelicerový drápek mezi sklerity (Obrázek 1c). Touto strategií může šestiočka snadno překonat jakoukoliv behaviorální obranu suchozemských stejnonožců a efektivně usmrtí i svinky již svinuté do kuličky (Řezáč *et al.* 2008).



Obrázek 1: Strategie lovu kořisti u šestioček rodu *Dysdera* (a=„kleště“, b=„vidlička“, c=„klíč“). (© Řezáč)

5.4. Metabolická adaptace šestioček

Metabolická adaptace je u potravních specialistů nezbytná, jinak by predátor nebyl schopen získat z jednoho druhu kořisti veškeré látky potřebné pro svůj vývoj (Partridge a Green 1985, Toft a Wise 1999). Studium vlivu diety na fitness poskytuje nejspolehlivější důkaz o potravní specializaci. Tímto způsobem byla opakovaně prokázána potravní specializace přesto, že druh v laboratorních pokusech nevykazoval potravní preferenci (Toft a Wise 1999).

Zatím z jediné publikované studie dokládající metabolickou adaptaci prostřednictvím sledování vývoje juvenilů na odlišných dietách u šestioček je patrné, že druh *D. hungarica* na dietě složené z much octomilek výrazně strádal oproti skupinám chovaným na dietě obsahující suchozemské stejnonožce (Řezáč a Pekár 2007). Mouchy jsou obecně považovány za vysoce kvalitní potravu pro pavouky (Mayntz a Toft 2001), druh *D. hungarica* je ale pravděpodobně metabolicky adaptovaný na suchozemské stejnonožce a proto tento jinak vhodný zdroj živin byl pro něho nedostačující.

6. Charakteristika skupiny Oniscoidea

Suchozemští stejnonožci korýši (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea) jsou na rozdíl od zbylých zástupců řádu Isopoda, kteří žijí výhradně ve vodě, zcela přizpůsobeni terestrickému způsobu života. Vytvářejí početné, téměř po celý rok se rozmnožující populace. Často je můžeme nalézt v hrabance, spadném listí, pod kameny apod. Obecně se jedná o vlhká stinná stanoviště s vysokým obsahem vápníku, který potřebují pro stavbu svých tělesných schránek. Proto je jejich výskyt hojný v okolí zídek, domů a dlážděných cest. Jsou to významní dekompozitoři – živí se organickými zbytky, rostlinnými i živočišnými. Díky jejich poměrně velkému vzrůstu je na jejich dekompoziční činnost vázáno množství menších rozkradačů (Sutton 1980).

Jejich tělo je kryto exoskeletem se zesílenou dorsální stranou. Pevná kutikula s tenkou voskovou vrstvou na povrchu je nepropustná pro vodu a proto brání vysychání měkkých tkání. Díky tomu byla skupina Oniscoidea schopna osídlit terestrické prostředí. K osídlení pevniny významně přispělo zanoření žaber dovnitř těla (tzv. žaberní políčka) a modifikace žaberního dýchání (Sutton 1980). Tvar exoskeletu se liší v rámci jednotlivých ekomorfologických skupin (Schmalfuss 1984).

6.1. Ekomorfologické skupiny

Různé tvary exoskeletů suchozemských stejnonožců je možné roztrdit do několika základních skupin, které zároveň korelují s jejich ekologickými nároky a chováním (Schmalfuss 1984). Většinu stejnonožců můžeme přiřadit do jedné z pěti následujících skupin.

- A. Runners. Hlavní obrannou strategií skupiny „runners“ je rychlý útěk do úkrytu, k čemuž slouží dlouhé a štíhlé pereiopody (hrudní kráčivé končetiny). Tato ekomorfologická skupina zahrnuje zástupce z čeledi Philosciidae, podčeledi Trichoniscinae a rody *Ligidium*, *Porcellionides* a *Protracheoniscus*.
- B. Clingers. Další skupina, „clingers“, se vyznačuje širokými, hrboly zesílenými tergity. Kráčivé končetiny mohou být snadno schovány pod tělo. Při ohrožení zůstávají nehybní, pevně přitisknuti k substrátu. Takto bránícího se jedince je velice těžké odtrhnout od podložky a navíc je díky nehybnosti lehce přehlédnutelný pro predátory, kteří se orientují hlavně pomocí zraku. Tato skupina zahrnuje rody *Trachelipus*, *Nagurus* a mnoho druhů z rodu *Porcellio*. Zajímavostí u rodu *Porcellio* je, že jeho zástupci patří jak do skupiny „runners“ tak do skupiny „clingers“.
- C. Rollers. Skupina „rollers“ zahrnuje druhy s polokruhovým průřezem těla a hladkými tergity. Při ohrožení se tyto druhy velmi rychle stočí do kuličky, čímž si chrání

zranitelnou měkkou břišní stranu. Nohy jsou pevně uzavřené pod tergity, které na sebe těsně přiléhají. Typickými zástupci jsou čeledi Armadillidae, Eubelidae a Sphaeroniscidae.

- D. Spiny forms. Čtvrtou kategorií je skupina „spiny forms“ charakteristická vyvinutými tergálními trny. Tito zástupci mají schopnost volvace (schopnost živočicha svinout se do kulovitěho útvaru), při níž trny trčí do všech stran. Zástupci této skupiny žijí výhradně v tropických deštných lesích. Skupina zahrnuje část čeledi Armadillidae a Eubelidae.
- E. Creepers. Speciální tělní konstrukce další skupiny, „creepers“, dovoluje pohyb v úzkých skulinách a podélná žebra na tergitech minimalizují kontakt s permanentně vlhkým substrátem. Jedná se o druhy dosahující maximální délky 5 mm. Někteří zástupci mají zachovanou schopnost volvace.
- F. Non-conformists. Poslední skupina označována „non-conformists“ je přídavná kategorie pro druhy, které nelze zařadit do žádné z předchozích pěti skupin (Schmalfuss 1984).

V případě skupin „clingers“, „rollers“, „spiny forms“ a „runners“ korelují rozdíly ve stavbě těla s odlišným chováním při střetu s predátorem. U skupiny „creepers“ je specifická morfologie těla adaptací na abiotické faktory (Schmalfuss 1984).

6.2. Obranné mechanismy suchozemských stejnonožců

Obranné mechanismy suchozemských stejnonožců je možné rozdělit do tří skupin. Jsou to (a) morfologické adaptace, kam patří tvar těla, inkrustace schránky, ostny, chlupy; (b) chemická obrana uskutečňovaná povrchovými žlázami, které vylučují sekret (pro predátora odpuzující nebo nechutný) a (c) behaviorální obrana, která je dána způsobem chování, které stejnonožce uplatní, pokud se cítí ohrožen (Sutton 1980, Schmalfuss 1984).

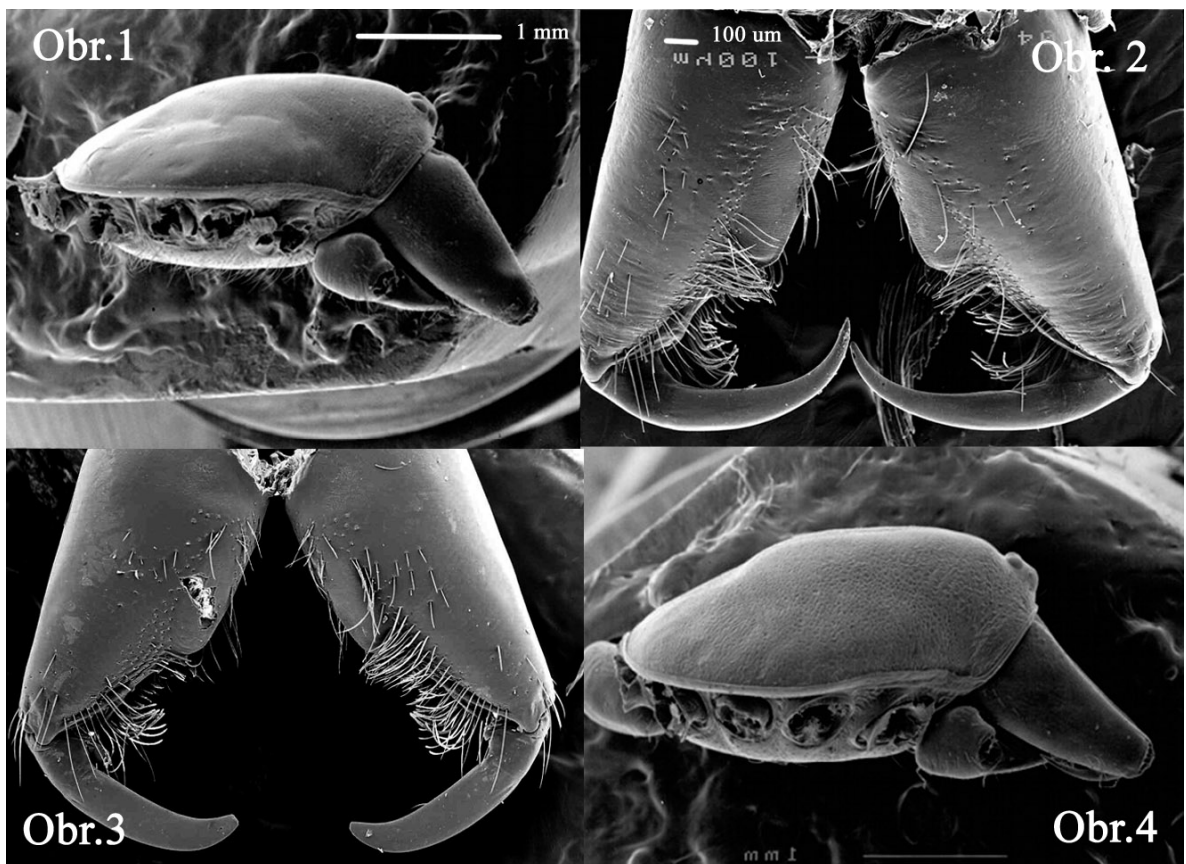
Suchozemští stejnonožci mají dorso-ventrálně zploštělé tělo se silně inkrustovanými tergity. Břišní strana je naopak poměrně měkká a tudíž snadno zranitelná. U stejnonožců se vyvinuly různé strategie, jak břišní stranu těla schovat při napadení predátorem (vizte kapitolu výše). Základní behaviorální obranou všech druhů stínek a svinek je ukrývání během dne, čímž eliminují riziko vysoké predace. Dalším způsobem obrany je tanatóza – předstírání smrti. V případě kontaktu s predátorem na vegetaci užívají také jako rychlý způsob útěku pád do podrostu. Další strategií minimalizující pravděpodobnost pozření je shlukování, při kterém vytváří zdání mnohem většího organismu, který by pro malého predátora mohl být nebezpečný (Sutton 1980). Chemická obrana je uskutečňována repugnatorickými žlázami vylučujícími v případě ohrožení tekutinu, která predátora

odpuzuje svým pachem či adhezivitou (Gorvett 1956). Žlázy vyúsťují buď jemnými póry nebo se jejich vývody sdružují do tzv. žlázových políček. Dále jsou přítomny žlázy ústíci na přívěscích na uropodech. Kapky sekretu na uropodech velmi rychle zasychají. Sekret je lepidivý, což může imobilizovat ústní orgány predátora (Sutton 1980). Např. rod *Porcellio* se během pokusů s pavouky rodu *Dysdera*, vždy pevně přimkl k podložce a zvedl kolmo nahoru své uropody, na kterých se vyronily velké kapky sekretu. Šestiočky si často tímto sekretem zalepily chelicery i celé ústní orgány, nebo se přilepili končetinami, což výrazně zpomalilo jejich pohyb a snížilo úspěšnost při lovu kořisti (Krejsová nepubl.).

7. Materiál a metodika

Pro výzkum potravní specializace šestioček na suchozemské stejnonožce byli vybráni čtyři středoevropští zástupci rodu *Dysdera*, přičemž každý druh reprezentuje odlišnou stavbu chelicer.

D. erythrina je druh s mírně prodlouženými chelicerami (vizte Tabuli 1, Obr. 1), jejichž morfologie umožňuje pavoukovi lovit i alternativní kořist a proto není předpokládána úzká specializace na suchozemské stejnonožce. Podobnou morfologii chelicer můžeme pozorovat u *D. ninnii* (vizte Tabuli 1, Obr. 2), proto ani u tohoto druhu nepředpokládám stenofágní dietu. *D. dubrovninnii* je druh se zploštěnými drápkem chelicery (Tabule 1, Obr. 3). Tvar chelicer dovoluje šestiočce užití unikátní taktiky klíč, která je zvláště efektivní pro lov svínek z ekomorfologické skupiny „rollers“ (Řezáč *et al.* 2008). Mohu proto předpokládat specializaci na tuto kořist. Hřbetní strana chelicer *D. lantosquensis* mají konkávní tvar (Tabule 1, Obr. 4), což by mohla být účinná adaptace na lov stínek z ekomorfologické skupiny „clingers“, protože dovoluje pavoukovi vsunout chelicery pod stejnonožce a dosáhnout tak měkké břišní strany kořisti.



Tabule 1: Tvar chelicer druhů *D. erythrina* (Obr. 1), *D. ninnii* (Obr. 2), *D. dubrovninnii* (Obr. 3) a *D. lantosquensis* (Obr. 4). (© Řezáč)

7.1. Sběr a chov šestioček

Šestiočky byly sbírány vždy ve dvou vývojových stádiích: dospělci a juvenilové. Dospělí jedinci byli sbíráni jednotlivě entomologickou pinzetou do sběrných epruvet o průměru 9 mm a délce 30 mm. Šestiočky byly nacházeny v pavučinových zámotcích pod kameny. Juvenilní stádia byla sbírána spolu se samicí v mateřském zámotku, který samice umísťuje na spodní stranu kamenů. Zámotky s mláďaty byly ukládány do epruvet o průměru 18 mm a délce 100 mm.

Dospělci byli ihned po sběru přemístěni do epruvet o průměru 9 mm a délce 55 mm. Dno epruvety bylo vystláno navlhčenou gázou a do středu byl vložen ústřížek bukového listu, jež pavoukům poskytl místo, kde mohli vytvořit zámotek. Epruvety s dospělými jedinci byly skladovány v termostatu o teplotě $21 \pm 2^\circ\text{C}$ s fotoperiodou L:D 16:8 h. Až do počátku etologických pokusů nebyli pavouci krmeni (cca 3 týdny). Zámotky s juvenilou a matkou byly ponechány ve větších epruvetách a umístěny do termostatu o teplotě $26 \pm 2^\circ\text{C}$ s fotoperiodou L:D 16:8 h, aby se u mladých jedinců urychlil jejich vývoj. Po dobu chování juvenilů spolu se samicí jim nebyla podávána žádná potrava, pouze byla zajištěna dostatečná vlhkost navlhčováním gázy na dně epruvety. Po prvním svlékání byli mladí jedinci (ve druhém instaru) přemístěni do vlastních epruvet s bukovým lístkem a navlhčenou gázou. Epruvety s juvenilou byly pro účely metabolického pokusu uloženy do termostatu o teplotě $26 \pm 2^\circ\text{C}$ s fotoperiodou L:D 16:8 h.

Šestiočky byly nasbírány na lokalitách výskytu v Čechách, na Moravě a na Slovensku. Konkrétní lokality sběru uvádí Tabulka 2.

Tabulka 2: Přehled lokalit sběru pokusných jedinců.

Druh	Datum sběru	Lokalita	Souřadnice GPS
<i>D. erythrina</i>	8.7.2008	Praha, Prokopské údolí	50°2'N, 14°20'E
<i>D. lantosquensis</i>	červenec 2010	Jamolice, Templštejn	49°5'N, 16°15'E
<i>D. ninnii</i>	červenec 2010	Podhradí nad Dyjí, Fernštejn	49°19'N, 15°43'E
<i>D. dubrovninii</i>	červenec 2010	Michalovce, Vinnianský hradný vrch	48°48'N, 21°58'E

7.2. Sběr a chov kořisti

Pro účely pokusů byly průběžně sbírány dva naše hojné druhy suchozemských stejnonožců: *Armadillidium vulgare* a *Porcellio scaber*. Oba druhy byly sbírány z volné přírody entomologickou pinzetou jednotlivě, nejčastěji po soumraku ze zídek, schodů

a kamení, event. byly chytány do zemní pasti s návnadou. Zemní pasti byly umístěny do parků a menší městské zeleně poblíž starších zdí. Jako návnada byly použity rozkrájené brambory. Zemní pasti byly vybírány obden.

Nachytaní jedinci byli umístěni do plastových boxů o rozměrech 17x12x6 cm. Dno boxů bylo pokryto směsí písku a hlíny, která byla každých 7 dní zavlažována. Na vrstvu hlíny a písku bylo navrženo vždy několik suchých javorových listů (*Acer platanoides*), které sloužily jako zdroj potravy. Jakmile byla potrava z větší části sežrána, zbytky listů byly vyjmuty a vyměněny za nové. Stejnonožcům byly do potravy dodávány proteiny v podobě granulí pro psy.

Nelétavá forma mouchy druhu *Drosophila melanogaster* byla chovaná na nutričně bohatém živném médiu (87 g hladké kukuřičné mouky, 50 g třtinového cukru, 25 g droždí, 12 g agaru, 1000 ml vody) uvnitř plastového boxu (10x7x7 cm), do kterého byl vložen kus polystyrénu, box byl pravidelně zavlhčován.

7.3. Metodika pokusů

Strategie lovu

Pro etologické pokusy byli dospělí pavouci přemístěni z vlastních epruвет do petriho misek (průměr 30 mm) a to nejméně půl hodiny před začátkem pozorování, aby pokus nebyl ovlivněn stresem, který mohl být u predátora vyvolán vyjmutím ze zámotku a vložením do nového prostředí. Během pokusu, při kterém byla sledována strategie lovu, byly připraveny čtyři typy kořisti: *A. vulgare* malé, *A. vulgare* velké, *P. scaber* malé a *P. scaber* velké. Malá kořist byla přibližně stejně velká jako hlavohruď pavouka, velká kořist dosahovala délky těla pavouka (bez končetin). Každé šestiočce byl během pokusu náhodně nabídnut jeden typ kořisti tak, aby strategie lovu byla zaznamenána pro každý typ kořisti alespoň 10x (pro počet pozorování vizte Tabulku 3). Spolu se strategií lovu byl zaznamenán čas do zaútočení na kořist, který byl měřen od vhození kořisti k pavoukovi po první útok, čas potřebný k ulovení kořisti, který byl měřen od útoku do průniku jedového drápku mezi tergity a počet neúspěšných pokusů, což byl každý útok, který nebyl zakončen penetrací těla kořisti. Pavouci byli během pokusu krmeni pouze jednou za 2-3 týdny, aby byli dostatečně vyhladovělí a ochotní lovit.

Největší ulovená kořist

Šestiočky byly půl hodiny před začátkem pokusu přemístěny z vlastních epruвет do petriho misek (průměr 30 mm). Každé z nich byla náhodně nabídnuta svinka *A. vulgare* nebo stínka *P. scaber*, o několik milimetrů větší než jejich tělo. Pokud pavouk nejevila žádný zájem o kořist, nesnažil se na ni zaútočit ani ji neměřil hmatem, byla kořist

vyjmuta a byla pavoukovi nabídnuta kořist o jeden milimetr menší stejného druhu. Velikost nabízené kořisti byla zmenšována do té doby, než pavouk na kořist zaútočil. Čas do zaútočení byl měřen vždy od vhození kořisti do petriho misky s pavoukem až po provedení útoku. Velikost první kořisti, na kterou pavouk zaútočil, byla změřena a zaznamenána spolu s použitou strategií útoku. Kořist byla měřena v klidném stavu od čelního štítu po uropody na poslední hřbetní destičce. Pokud šestiočka na kořist zaútočila, ale nepodařilo se jí ji ulovit, byla kořist vyjmuta a nahrazena opět o milimetr menší, dokud šestiočka kořist neulovila. Od každého útoku byl měřen čas po ulovení kořisti. Velikost ulovené kořisti byla změřena a zapsána spolu s použitou strategií lovu. Byl také zaznamenán počet neúspěšných pokusů, které předcházely útoku zakončenému penetrací těla kořisti. Ulovená kořist byla přemístěna do vlastní petriho misky a byl stopován čas potřebný k jejímu omráčení. Počet opakování pro každý druh stejnonožce a pro každý druh pavouka byl deset (vizte Tabulku 3). Na konci každého pozorování byla změřena délka hlavohrudi pavouka, která posloužila k výpočtu relativní velikosti kořisti. Hlavohrud' pavouka byla měřena v klidném stavu od skupiny očí po začátek stopky zadečku.

Metabolický pokus

Metabolický pokus byl zahájen na mladých pavoucích ve druhém instaru, tzn. po prvním svlékání. První instar pavouků byl ponechán v mateřském zámotku společně se samicí a nebyla jim podávána žádná potrava, aby došlo k vyloučení vlivu prvotní potravy na vývoj pavouka. Po svléknutí byli mladí jedinci ve druhém instaru přemístěni do vlastních epruvet s vlhčenou gázou a kouskem bukového listu na vytvoření zámotku. Juvenilové byli náhodně rozděleni do 3-4 skupin po 12-22 jedincích (pro počet jedinců pro každý druh vizte Tabulku 3), každá pro odlišný typ diety: (a) *Armadillidium vulgare*, (b) *Porcellio scaber* a (c) *A. vulgare* a *P. scaber*, (d) *A. vulgare*, *P. scaber* a *Drosophila melanogaster*, (e) *D. melanogaster*. Konkrétně použité diety pro jednotlivé druhy šestioček naleznete v Tabulce 4. Od přemístění juvenilů do vlastních epruvet byla sledována jejich hmotnost. Potrava jim byla podávána každých 7 dní. Pavouci byli krmeni do nasycení, čemuž dle předchozích zkušeností odpovídá zhruba 3-5 kusů kořisti (Řezáč a Pekár 2007). Množství biomasy kořisti k relativní velikosti pavouka bylo u všech diet stejné. U skupin, které byly krmeny smíšenou dietou, byl druh kořisti střídán každý týden. Pavouci byli před každým kmením zváženi s přesností na 10^{-5} g. Během vážení bylo také kontrolováno, zda se jedinec nesvlékl. Pro určení délky trvání instaru bylo zaznamenáno datum svlékání. Přesné datum svlékání bylo v rámci jednoho týdne odhadováno na základě intenzity pigmentace nového instaru (čerstvě svlečení jedinci jsou téměř bílí, tuhnoucí kutikula

postupně tmavě). Rychlost vývoje byla stanovena pro třetí instar pavouků. U svlečky z třetího instaru byla změřena délka karapaxu (nejdelší rozměr karapaxu: podélná střední osa). Parametry zaznamenávané u jednotlivých vývojových stádií naleznete v Tabulce 5.

Tabulka 3: Počet pozorování/jedinců v jednotlivých pokusech.

	Strategie lovu (n pozorování)	Největší ulovená kořist (n pozorování)	Metabolický pokus (n jedinců)
<i>D. erythrina</i>	80	20	37
<i>D. lantosquensis</i>	40	20	86
<i>D. ninnii</i>	40	20	58
<i>D. dubrovninnii</i>	25		79

Tabulka 4: Diety použité při metabolického pokusu u druhů šestiček rodu *Dysdera*.

Druh	Dieta
<i>D. erythrina</i>	Av, Ps, Dm
<i>D. lantosquensis</i>	Av, Ps, Av+Ps, Av+Ps+Dm
<i>D. ninnii</i>	Av, Ps, Av+Ps, Av+Ps+Dm
<i>D. dubrovninnii</i>	Av, Ps, Av+Ps, Av+Ps+Dm

Vysvětlivky: Av = *Armadillidium vulgare*, Ps = *Porcellio scaber*, Av+Ps = *A. vulgare* a *P. scaber*, Av+Ps+Dm = *A. vulgare* a *P. scaber* a *Drosophila melanogaster*, Dm = *D. melanogaster*

Tabulka 5: Seznam sledovaných aspektů u jednotlivých vývojových stádií.

Vývojové stadium	Sledované aspekty
1. instar	chování společně s matkou v mateřském zámotku
2. instar	přírůstky hmotnosti datum svlékání
3. instar	přírůstky hmotnosti datum svlékání (doba trvání instaru) délka karapaxu
4. instar	pokus ukončen

7.4. Analýza dat

Data byly anglicizovaná v softwaru R (R Development Core Team 2011).

Strategie lovu

Při pokusu, ve kterém byla pozorována strategie lovu použitá na odlišné ekomorfologické skupiny a velikosti suchozemských stejnonožců, bylo základním předpokladem že, šestiočky používají strategii klíč více na skupinu „rollers“, strategii vidlička více na skupinu „clingers“ a strategii kleště více na malé stejnonožce. Dalším předpokladem bylo, že používané strategie lovu korelují s tvarem chelicer (Řezáč *et al.* 2008) a jsou tudíž specifické pro každý druh šestiočky.

Data o frekvencích použití jednotlivých strategií byla analyzována pomocí kontingenčních tabulek pomocí generalised linear models (Pekár a Brabec 2009). Otázkou bylo, jak byla použitá strategie lovu ovlivněna charakterem kořisti (druhem a velikostí). Testována byla nulová hypotéza, že použití jednotlivých strategií není ovlivněno dvěma sledovanými faktory ani jejich interakcí. Další nulová hypotéza, že konkrétní druh šestiočky neloví častěji konkrétní strategií, byla testována pomocí exaktního binomického testu.

Během pokusu byl zaznamenáván také čas potřebný k ulovení kořisti. Předpokladem je, že k lovu ekomorfologických skupin, na které je šestiočka specializovaná, potřebuje méně času než k lovu alternativní kořisti. A pokud pro ni bude zvolená strategie lovu opravdu výhodná (dle zásady maximalizace příjmu energie), měla by být schopná ulovit velkou i malou kořist ve stejném čase. Nulová hypotéza, že čas potřebný k ulovení kořisti se neliší při lovu různých velikostí nebo ekomorfologických skupin stejnonožců, byla testována dvoucestnou analýzou ANOVA.

Poslední sledovanou hodnotou v tomto pokusu byl počet neúspěšných útoků (nezakončených penetrací těla kořisti). Základním předpokladem je, že pokud je predátor na kořist specializovaný, lov jeho hlavní kořisti by měl být efektivnější než lov kořisti alternativní. Nulová hypotéza, že počet neúspěšných pokusů se neliší při lovu různých velikostí nebo ekomorfologických skupin stejnonožců, byla testována testem pořadí Kruskala-Wallis.

Největší ulovená kořist

Tento pokus sledoval strategii lovu, kterou šestiočky použijí k lovu extrémně velké kořisti (100-130% délky těla pavouka). Předpokladem bylo, že strategie kleště je na rozdíl od ostatních dvou strategií omezena velikostí stejnonožce. Hypotéza, že velikost ulovené kořisti není rozdílná v závislosti na použité strategii lovu, byla testována pomocí

dvoufaktorové ANOVA. Otestována byla také hypotéza, že maximální velikost ulovené kořisti není odlišná u tří sledovaných druhů šestioček. Tato hypotéza byla testovaná pomocí kontingenční tabulky třífaktorovou ANOVA (Pekár a Brabec 2009).

Během tohoto pokusu byl také zaznamenáván čas do paralyzování kořisti. Teoreticky by pavouk měl rychleji paralyzovat kořist, na kterou je specializovaný (Pekár *et al.* 2005, 2008). Testovanou hypotézou bylo, že čas potřebný k omrácení se neliší v závislosti na druhu kořisti u jednotlivých druhů šestioček. Hypotéza byla testována jednofaktorovou ANOVA.

Další sledovanou hodnotou byl počet neúspěšných útoků, které předcházely ulovení kořisti. Základním předpokladem bylo, že pokud je predátor na kořist specializovaný, lov jeho obvyklé kořisti by měl být efektivnější než lov kořisti alternativní. Nulová hypotéza, že počet neúspěšných pokusů se neliší při lovu různých druhů extrémně velkých stejnonožců, byla testována jednofaktorovou ANOVA.

Během pokusu byl zaznamenáván také čas potřebný k ulovení kořisti. Předpokladem bylo, že k lovu ekomorfologických skupin, na které je šestiočka specializovaná, potřebuje méně času než k lovu alternativní kořisti. Nulová hypotéza, že čas potřebný k ulovení kořisti se neliší při lovu různých ekomorfologických skupin stejnonožců, byla testována jednofaktorovou ANOVA.

Metabolický pokus

Metabolický pokus hodnotí základní parametry fitness predátora: hmotnost a velikost, rychlost vývoje a přežívání.

Hmotnost pavouků byla hodnocena na základě sklonů přírůstků hmotnosti, které v sobě nesou údaj o změně hmotnosti juvenila v čase. Hypotéza, že pavouci chovaní na různých dietách přibívali na váze stejně byla testována jednofaktorovou ANOVA.

V metabolickém pokusu bylo dále hodnoceno přežívání jedinců chovaných na odlišné dietě. Základním předpokladem je, že nižší úmrtnost bude zaznamenána u skupin krmených dietou, která obsahuje obvyklou kořist pavouka (tzn. na níž je pavouk specializovaný). Testována byla nulová hypotéza, že přežívání jedinců se neliší v závislosti na dietě. Funkce přežívání byla spočítána Fleming-Harringtonovou metodou pomocí funkce survfit. Do statistického hodnocení byli zařazeni všichni jedinci včetně těch, kteří utekli, či zemřeli neodbornou manipulací. I s těmito stochastickými zásahy totiž funkce přežívání počítá.

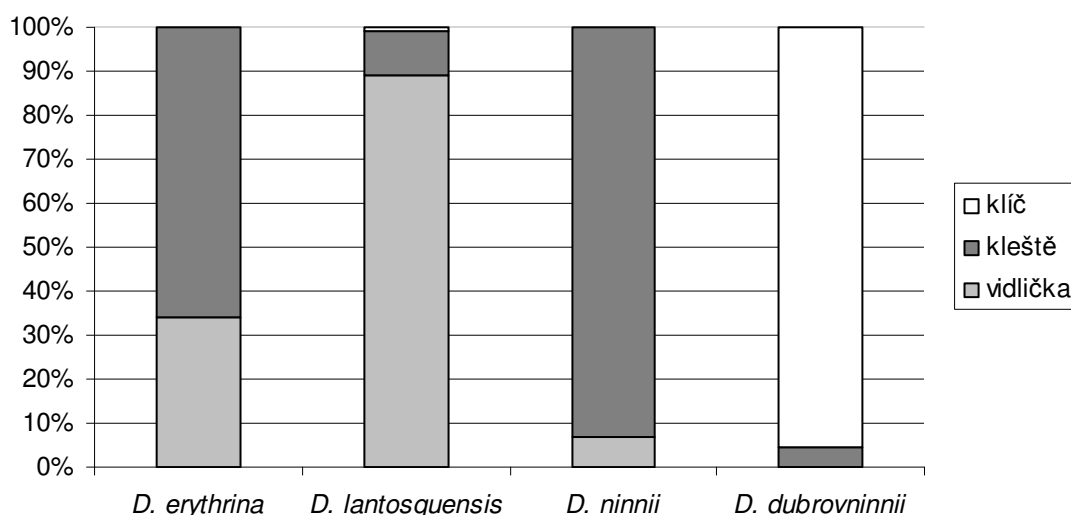
Dále byla sledována rychlost vývoje pavouků na odlišné dietě. Rychlost vývoje byla reprezentována dobou trvání jednoho instaru ve dnech (konkrétně se jedná o třetí instar).

Testovaná hypotéza říká, že doba trvání jednoho instaru není odlišná u různých typů diety. Hypotéza byla testována jednofaktorovou ANOVA.

Poslední měřená veličina byla velikost (délka svlečky karapaxu v podélné ose). Jelikož karapax pavouků roste pouze během svlékání (Homann 1949), údaj může komplexněji vypovídat o prospěšnosti určité diety, než je třeba vážení pavouků, které je více vychýleno množstvím podané potravy při posledním krmení. Hypotéza, že velikost karapaxu se u jednotlivých diet neliší, byla testována jednofaktorovou ANOVA.

8. Výsledky

Druh *D. erythrina* lovil pouze strategiemi kleště a vidlička (vizte Graf 2). Strategií kleště lovil s frekvencí 0,71, což je signifikantně častěji, než kdyby tyto dvě strategie používal stejně často (Exact binomial test, $P < 0,001$). Druh *D. lantosquensis* používal během pokusu všechny tři strategie (vizte Graf 2). Strategií vidlička lovil s frekvencí 0,9, což je signifikantně častěji, než kdyby používal všechny strategie stejně často (Exact binomial test, $P < 0,001$). Druh *D. ninnii* lovil pouze strategiemi kleště a vidlička (vizte Graf 2). Strategií kleště lovil s frekvencí 0,95, což je signifikantně častěji, než kdyby tyto dvě strategie používal stejně často (Exact binomial test, $P < 0,001$). Druh *D. dubrovninnii* lovil pouze strategiemi kleště a klíč (vizte Graf 2). Strategií klíč lovil s frekvencí 0,96, což je signifikantně častěji, než kdyby tyto dvě strategie používal stejně často (Exact binomial test, $P < 0,001$).

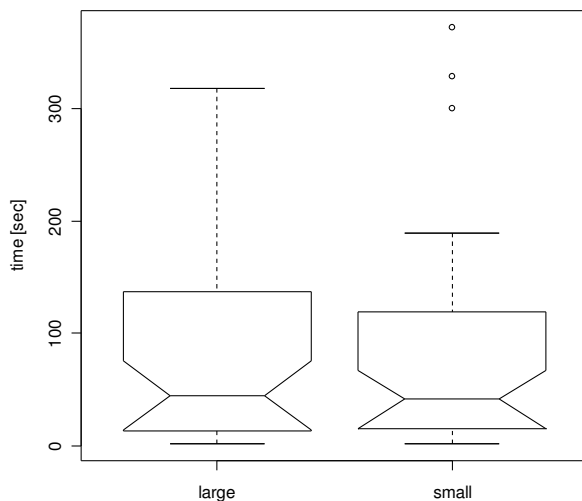


Graf 2: Procentuální četnost jednotlivých strategií lovu pro druhy *D. erythrina* ($n=80$), *D. lantosquensis* ($n=40$), *D. ninnii* ($n=40$) a *D. dubrovninnii* ($n=25$).

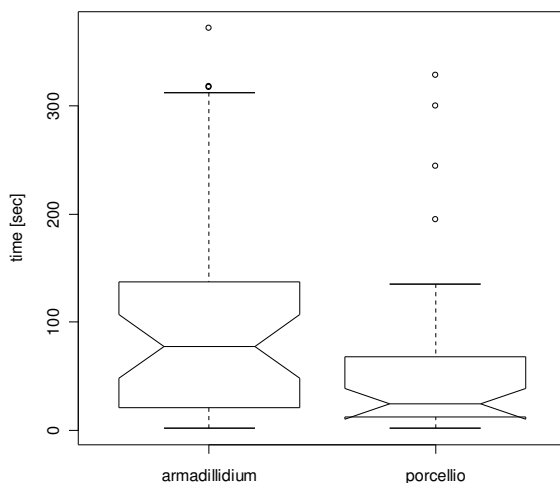
Data získaná při pokusu s *D. erythrina* nedokazují přítomnost vlivu druhu (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=0,28$, $P=0,46$) či velikosti (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=0,03$, $P=0,80$) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení. Data získaná při pokusu s *D. lantosquensis* nedokazují přítomnost vlivu druhu (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=0$, $P=1$) či velikosti (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=0$, $P=1$) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení. Data získaná při pokusu s *D. ninnii* nedokazují přítomnost vlivu druhu (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=1,44$, $P=0,09$) či velikosti (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=1,78e-15$, $P=1$) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení. Data získaná při pokusu s *D. dubrovninnii* nedokazují přítomnost vlivu druhu

(ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=1,30$, $P=0,12$) či velikosti (ANODEV, GLM-b, $\chi^2_1=1,67$, $P=0,07$) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení.

U druhu *D. erythrina* jsem nezjistila signifikantní rozdíl mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, l_m , $F_{1,76}= 2,8$, $P= 0,56$) (vizte Graf 3). Tento druh však potřeboval signifikantně delší čas na ulovení svinek (skupiny „rollers“) než na ulovení stínek (skupina „clingers“) (2-way ANOVA, l_m , $F_{1,76}= 2,8$, $P=0,02$) (vizte Graf 4).

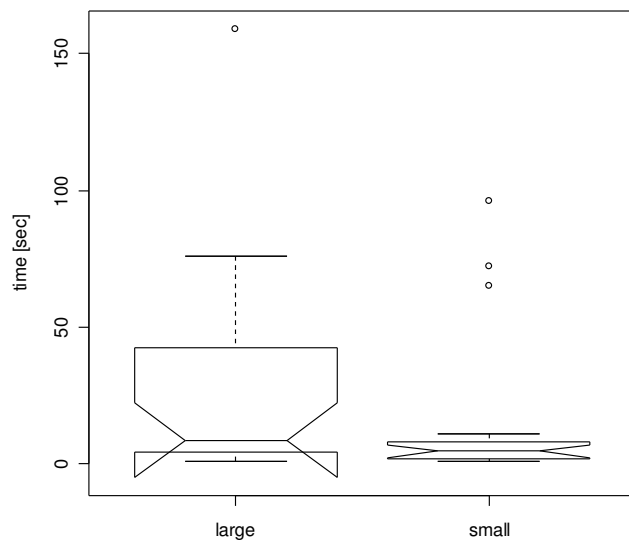


Graf 3: Čas potřebný k ulovení velkého (*large*) nebo malého (*small*) stejnonožce u druhu *D. erythrina*.

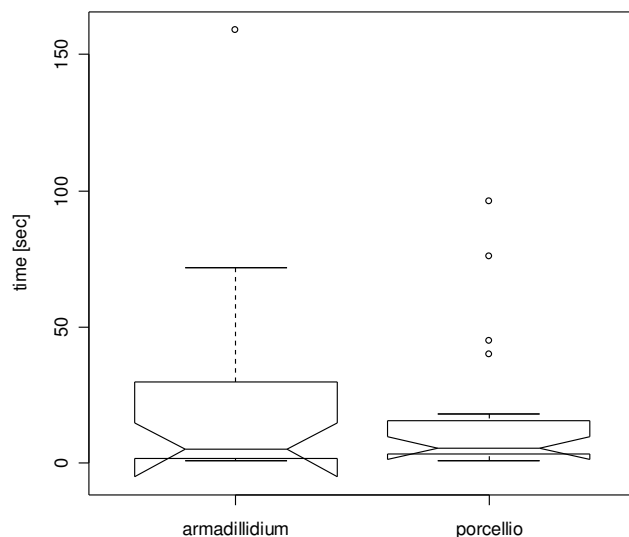


Graf 4: Čas potřebný k ulovení stejnonožce ze skupiny „rollers“ (*Armadiillidium*) a „clingers“ (*Porcellio*) u druhu *D. erythrina*.

U druhu *D. lantosquensis* jsem nezjistila signifikantní rozdíly mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, lm, $F_{1,36} = 0,08$, $P = 0,31$) (vizte Graf 5) a mezi časem potřebným na ulovení svinek (skupiny „rollers“) než na ulovení stínek (skupina „clingers“) (2-way ANOVA, lm, $F_{1,36} = 0,08$, $P = 0,56$) (vizte Graf 6).

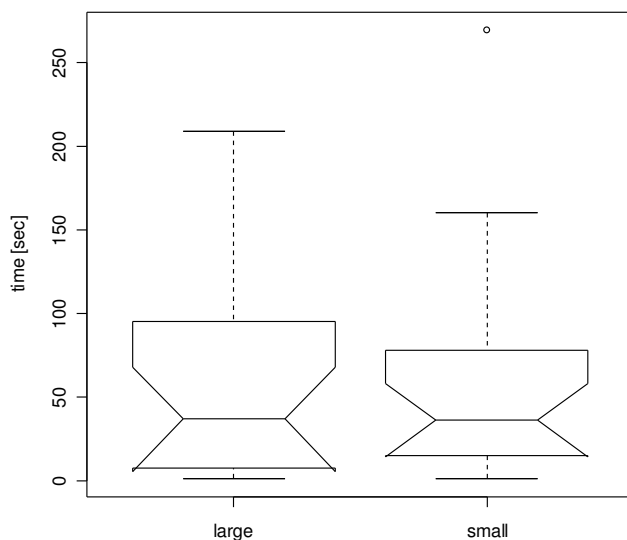


Graf 5: Čas potřebný k ulovení velkého (*large*) nebo malého (*small*) stejnonožce u druhu *D. lantosquensis*.

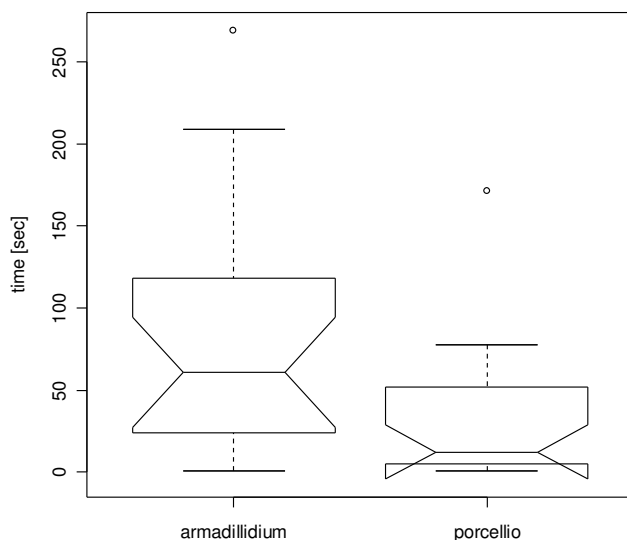


Graf 6: Čas potřebný k ulovení stejnonožce ze skupiny „rollers“ (*Armadillidium*) a „clingers“ (*Porcellio*) u druhu *D. lantosquensis*.

U druhu *D.ninnii* jsem nezjistila signifikantní rozdíl mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, Im , $F_{1,36} = 0,73$, $P = 0,87$) (vizte Graf 7). Tento druh však potřeboval signifikantně delší čas na ulovení svinek (skupiny „rollers“) než na ulovení stínek (skupina „clingers“) (2-way ANOVA, Im , $F_{1,36} = 0,73$ $P=0,01$) (vizte Graf 8).

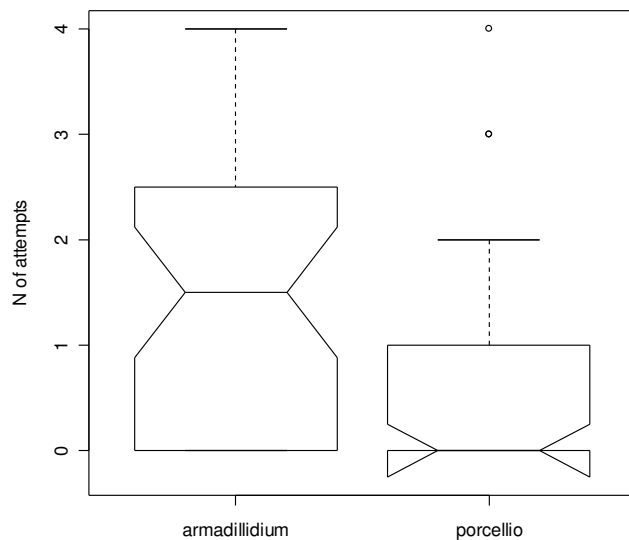


Graf 7: Čas potřebný k ulovení velkého (*large*) nebo malého (*small*) stejnonožce u druhu *D. ninnii*.

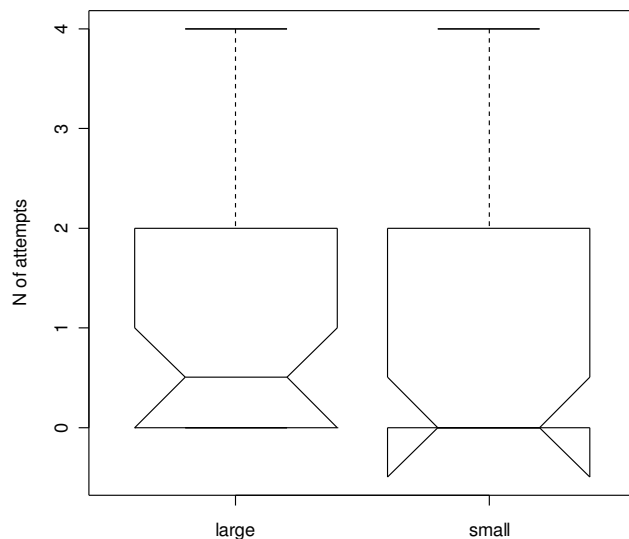


Graf 8: Čas potřebný k ulovení stejnonožce ze skupiny „rollers“ (*Armadillidium*) a „clingers“ (*Porcellio*) u druhu *D. ninnii*.

U druhu *D. erythrina* předcházelo úspěšnému útoku na stínku signifikantně méně neúspěšných útoků než na svinku (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=10,77$, $P=0,001$) (vizte Graf 9). U velkých a malých stejnonožců se počet neúspěšných útoků signifikantně nelišil (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=0,74$, $P=0,39$) (vizte Graf 10).

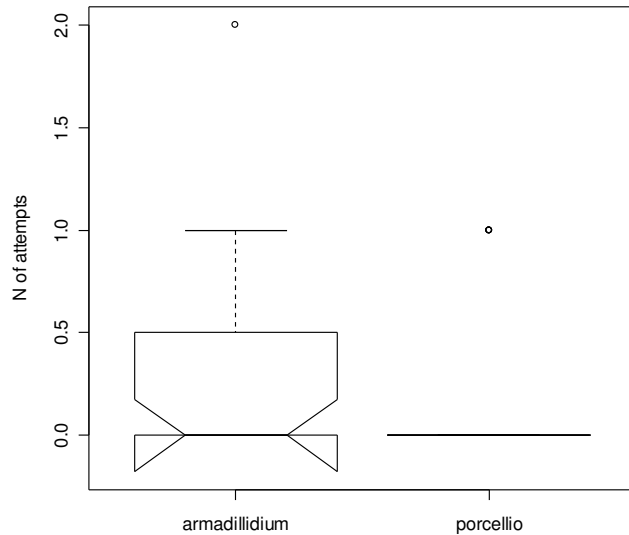


Graf 9: Počet neúspěšných pokusů při lovu stejnonožce ze skupiny „rollers“ (Armadillidium) a „clingers“ (Porcellio) u druhu *D. erythrina*.

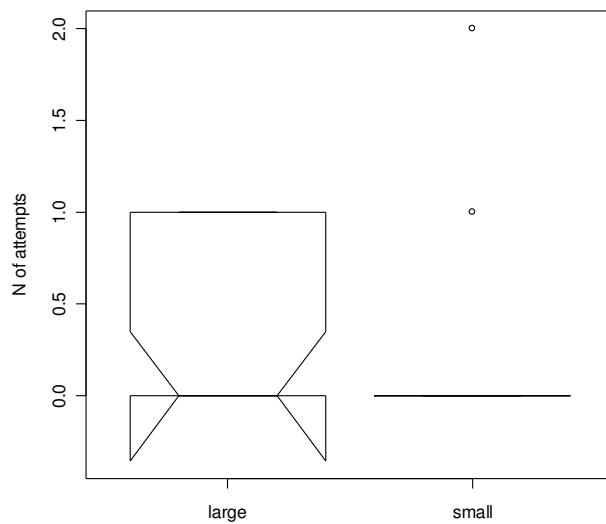


Graf 10: Počet neúspěšných pokusů při lovu velkého (large) a malého (small) stejnonožce u druhu *D. erythrina*.

U druhu *D. lantosquensis* se počet neúspěšných útoků signifikantně neliší ani mezi velkými a malými stejnonožci (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=3,00$, $P=0,08$) (vizet Graf 11) ani mezi stínkami a svinkami (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=0,2$, $P=0,65$) (vizte Graf 12).

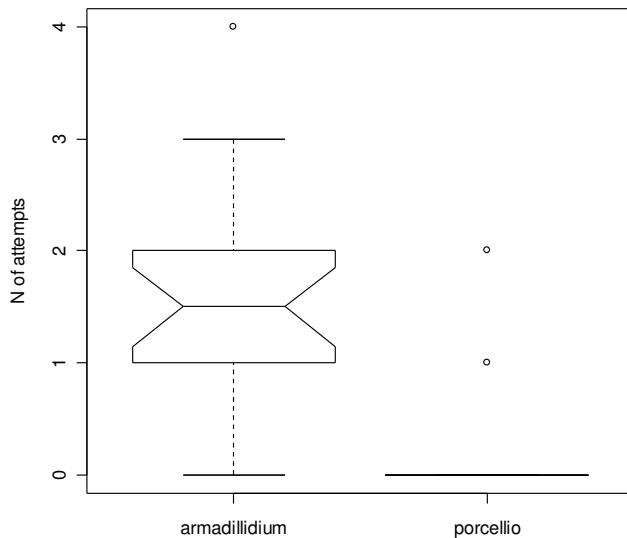


Graf 11: Počet neúspěšných pokusů při lovu stejnonožce ze skupiny „rollers“ (Armadillidium) a „clingers“ (Porcellio) u druhu *D. lantosquensis*.

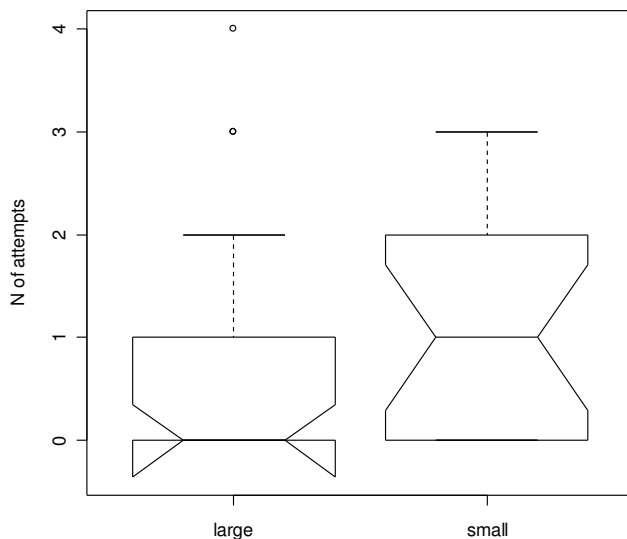


Graf 12: Počet neúspěšných pokusů při lovu velkého (large) a malého (small) stejnonožce u druhu *D. lantosquensis*.

U druhu *D. ninnii* předcházelo úspěšnému útoku na stínku signifikantně méně neúspěšných útoků než na svinku (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=20,48$, $P<0,001$) (vizte Graf 13). U velkých a malých stejnonožců se počet neúspěšných útoků signifikantně neliší (Kruskal-Wallis rank test, $\chi^2_1=0,63$, $P=0,43$) (vizte Graf 14).

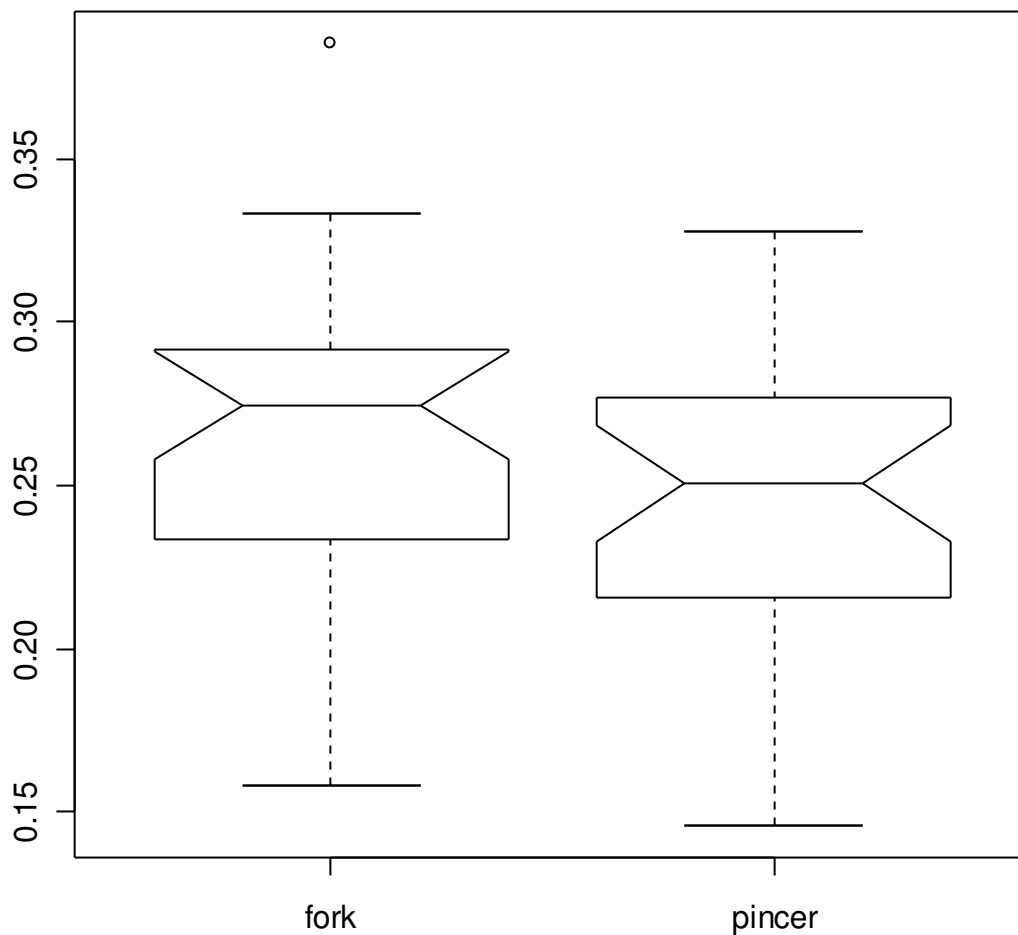


Graf 13: Počet neúspěšných pokusů při lovu stejnonožce ze skupiny „rollers“ (Armadillidium) a „clingers“ (Porcellio) u druhu *D. ninnii*.



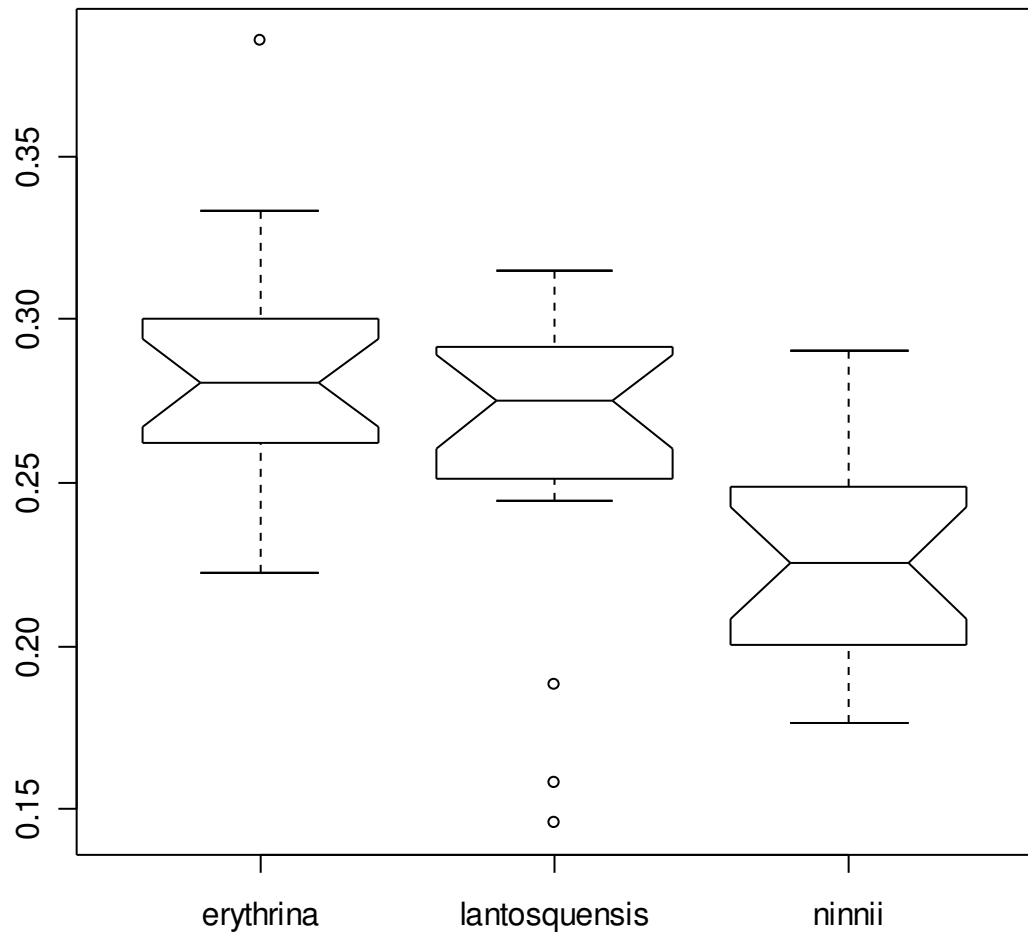
Graf 14: Počet neúspěšných pokusů při lovu velkého (large) a malého (small) stejnonožce u druhu *D. ninnii*.

Data nepodporují hypotézu, že použitá strategie lovu je limitována velikostí kořisti (vizte Graf 15). Strategie použitá na velkou kořist se neliší od strategie použité na malou kořist (ANOVA, aov, $F_{1,58}=2,59$, $P=0,11$).



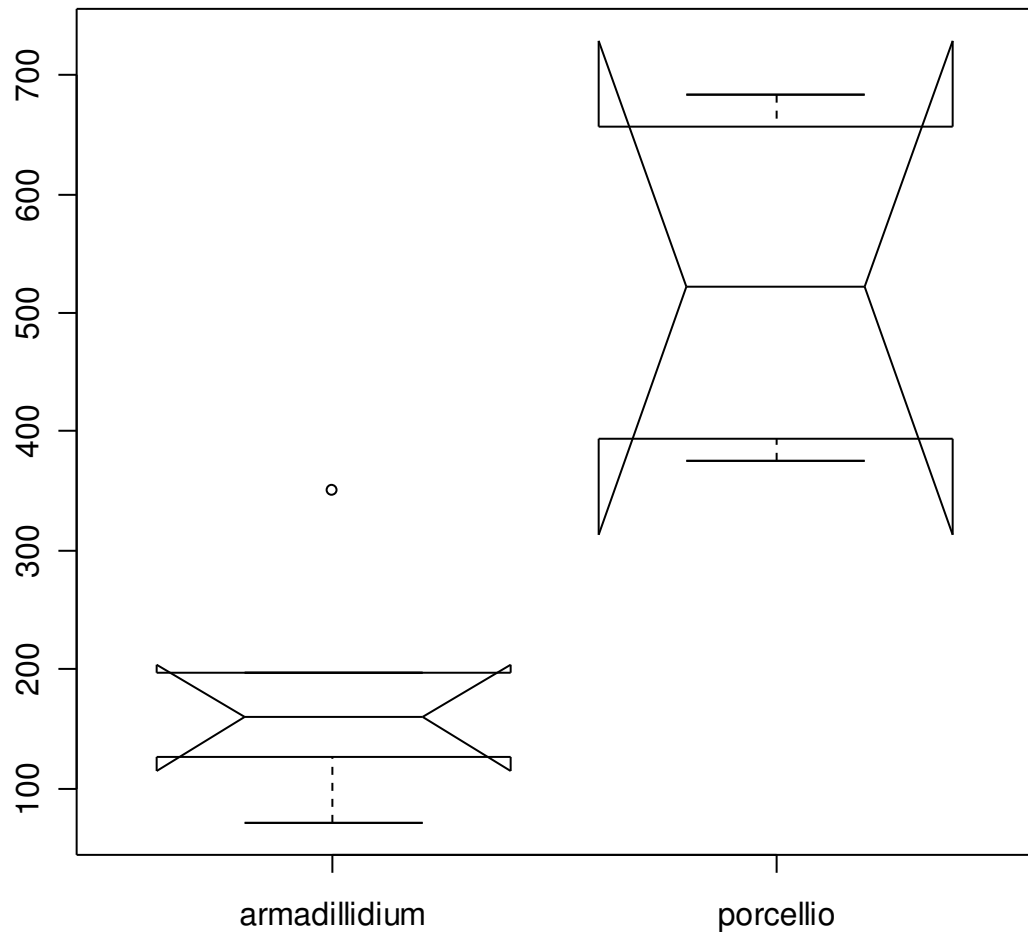
Graf 15: Závislost strategie lovu na relativní velikosti kořisti u sledovaných druhů šestioček: fork=vidlička, pincer=kleště.

Maximální velikost stejnonožců, které jsou jednotlivé druhy šestioček schopné ulovit, se signifikantně liší (ANOVA, $F_{2,54}=0,14$, $P<0,001$). Druh *D. ninnii* loví výrazně větší stejnonožce než *D. erythrina* a *D. lantosquensis* (vizte Graf 16).



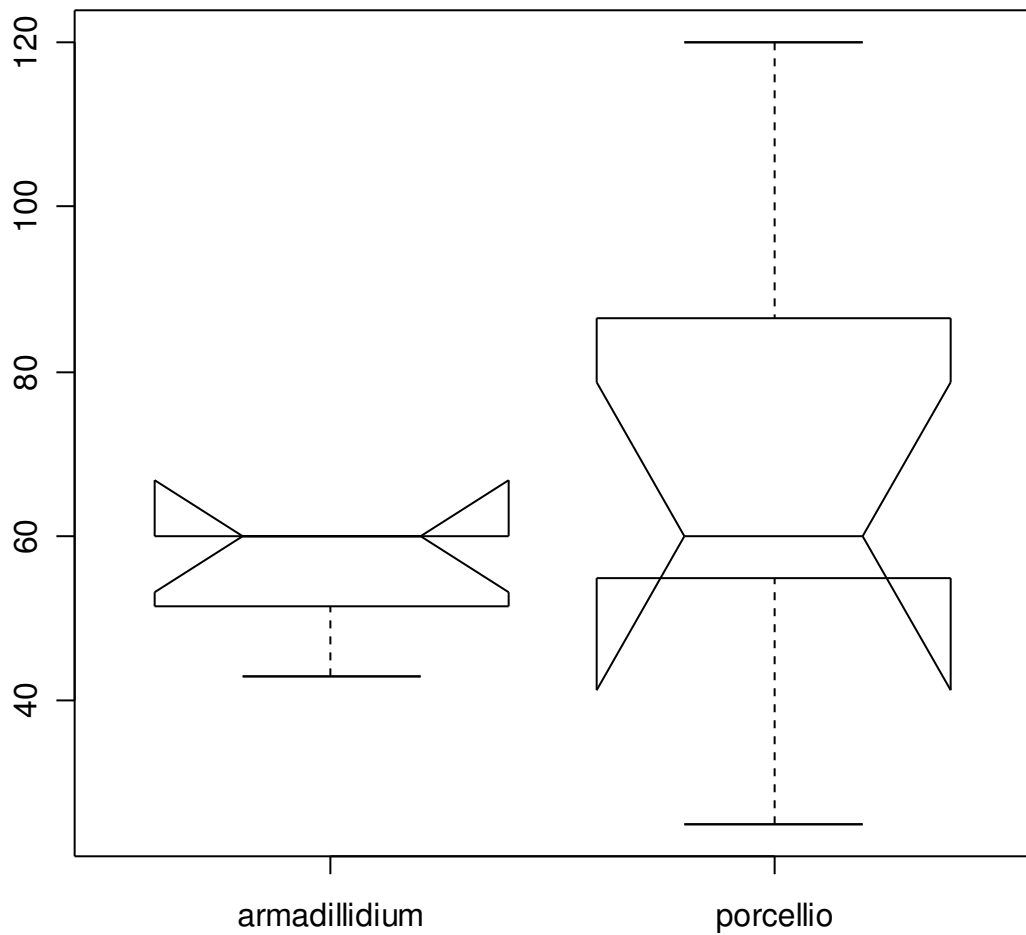
Graf 16: Maximální relativní velikost stejnonožců, které byly schopné ulovit šestiočky druhů *D. erythrina*, *D. lantosquensis* a *D. ninnii*.

U druhu *D. erythrina* čas k omrácení *A. vulgare* se významně liší od času potřebného k omrácení *P. scaber* (ANOVA, l_m , $F_{1,8}=19,74$). Z Grafu 17 je patrné, že *D. erythrina* usmrčuje *A. vulgare* rychleji.



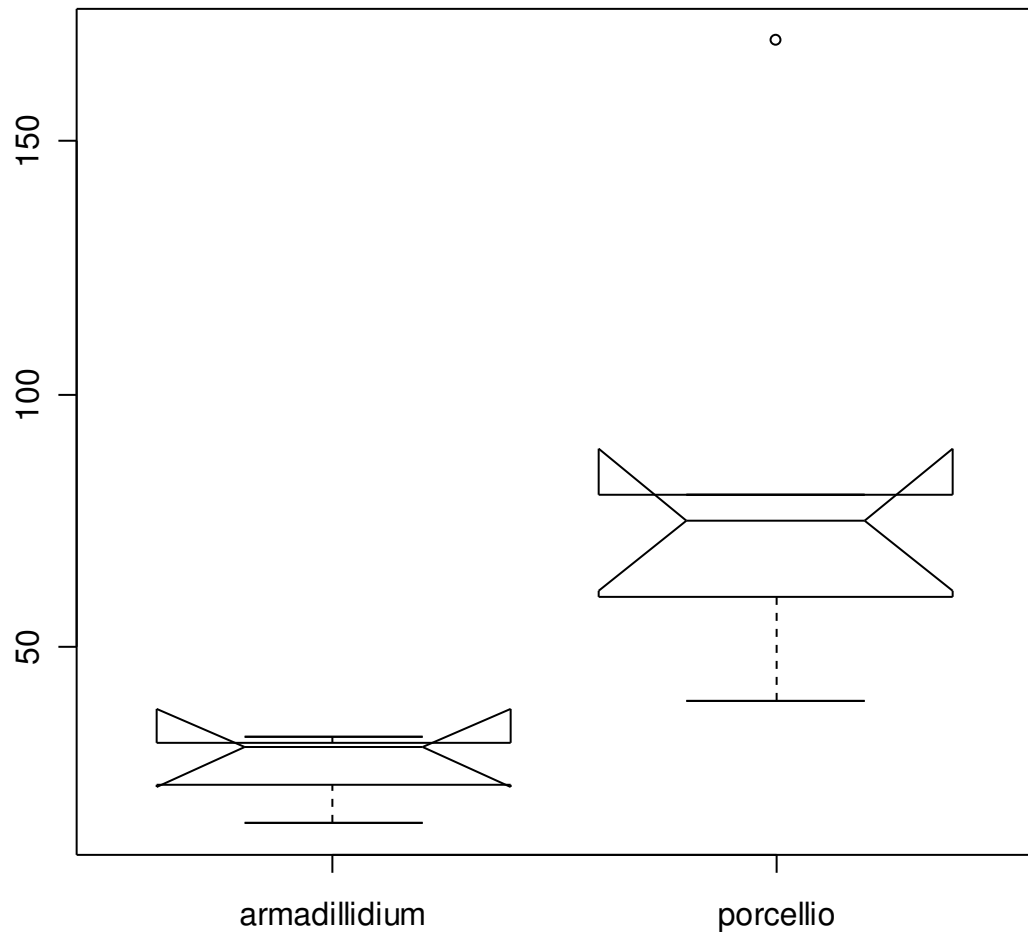
Graf 17: Rychlost omrácení kořisti (*A. vulgare* a *P. scaber*) v sekundách u druhu *D. erythrina*.

Graf 18 ukazuje, že čas potřebný k omrácení *A. vulgare* u druhu *D. lantosquensis* se signifikantně neliší od času potřebného k omrácení *P. scaber*.



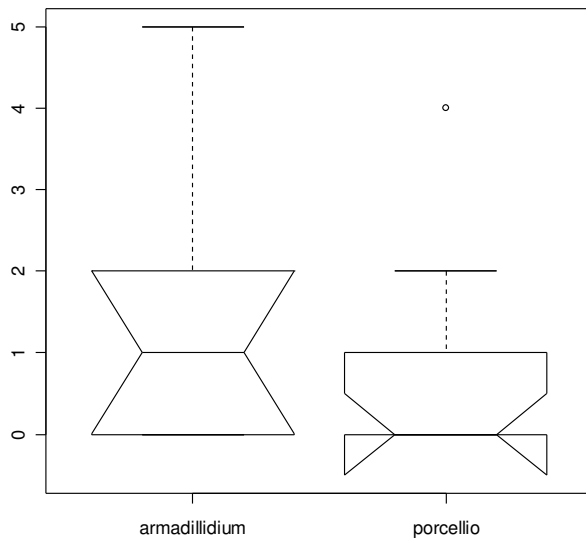
Graf 18: Rychlost omrácení kořisti (*A. vulgare* a *P. scaber*) v sekundách u druhu *D. lantosquensis*.

Z Grafu 19 je patrné, že u druhu *D. ninnii* je čas potřebný k omrácení *A. vulgare* kratší než čas potřebný k omrácení *P. scaber*, ačkoliv rozdíl není signifikantní.

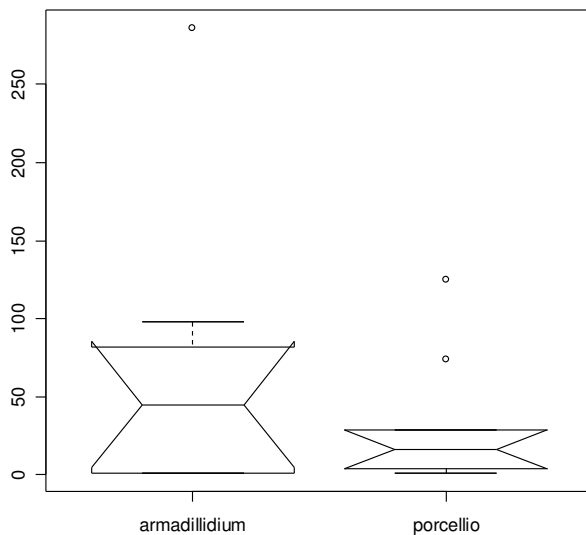


Graf 19: Rychlost omrácení kořisti (*A. vulgare* a *P. scaber*) v sekundách u druhu *D. ninnii*.

Z Grafu 20 je patrné, že počet neúspěšných pokusů u druhu *D. erythrina* je podobný při lovu obou ekomorfologických skupin extrémně velkých stejnonožců. Stejně tak čas potřebný k ulovení extrémně velké kořisti není rozdílný pro *A. vulgare* i *P. scaber* (vizte Graf 21).

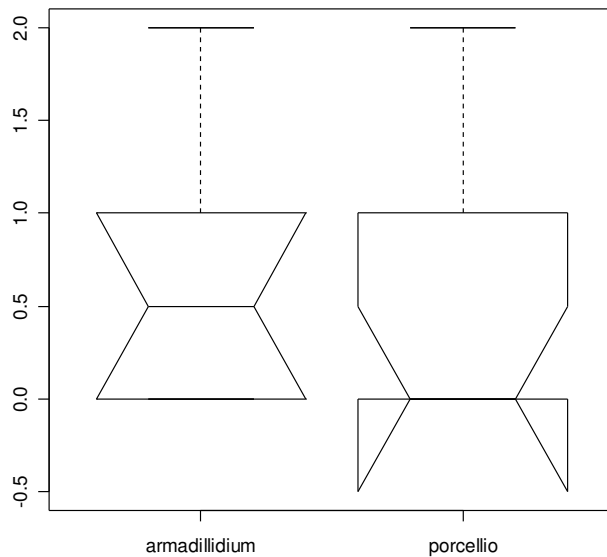


Graf 20: Počet neúspěšných pokusů předcházejících ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. erythrina*.

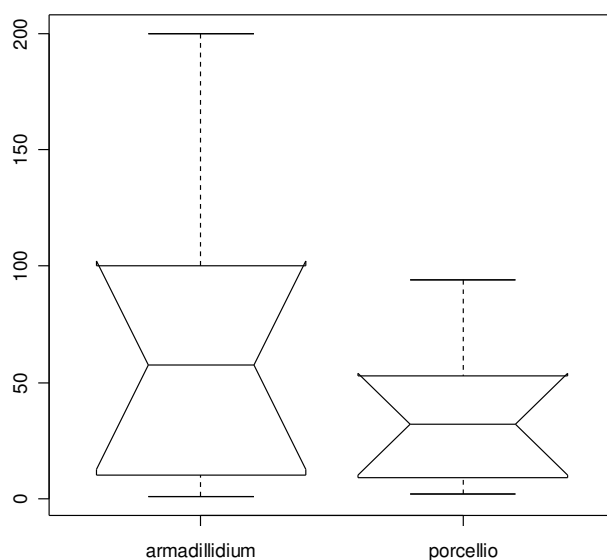


Graf 21: Čas potřebný k ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. erythrina*.

Z Grafu 22 je patrné, že počet neúspěšných pokusů u druhu *D. lantosquensis* je podobný při lovu obou ekomorfologických skupin extrémně velkých stejnonožců. Stejně tak čas potřebný k ulovení extrémně velké kořisti není rozdílný pro *A. vulgare* nebo *P. scaber* (vizte Graf 23).

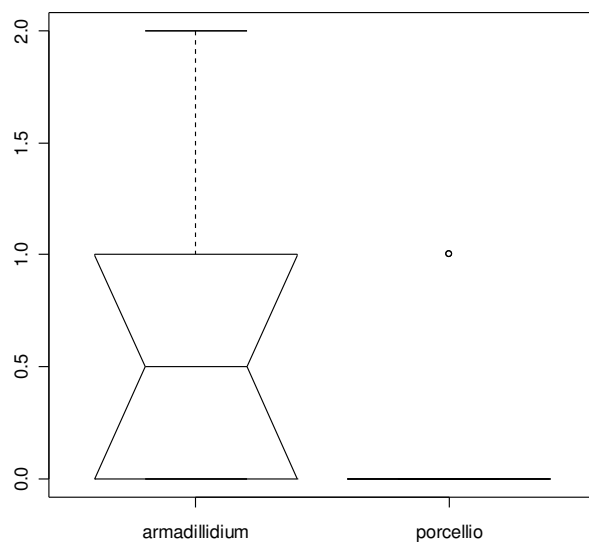


Graf 22: Počet neúspěšných pokusů předcházejících ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. lantosquensis*.

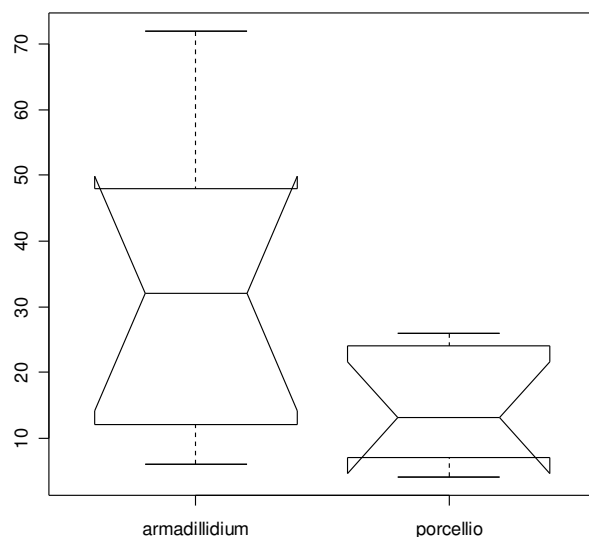


Graf 23: Čas potřebný k ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. lantosquensis*.

Z Grafu 24 je patrné, že počet neúspěšných pokusů u druhu *D. ninnii* je podobný při lovu obou ekomorfologických skupin extrémně velkých stejnonožců. Oproti tomu čas potřebný k ulovení různých ekomorfologických skupin extrémně velké kořisti se lišil (vizte Graf 25). Čas k ulovení *A. vulgare* je signifikantně delší (ANOVA, $F_{1,18}=4,49$, $P=0,048$) než čas k ulovení *P. scaber*.

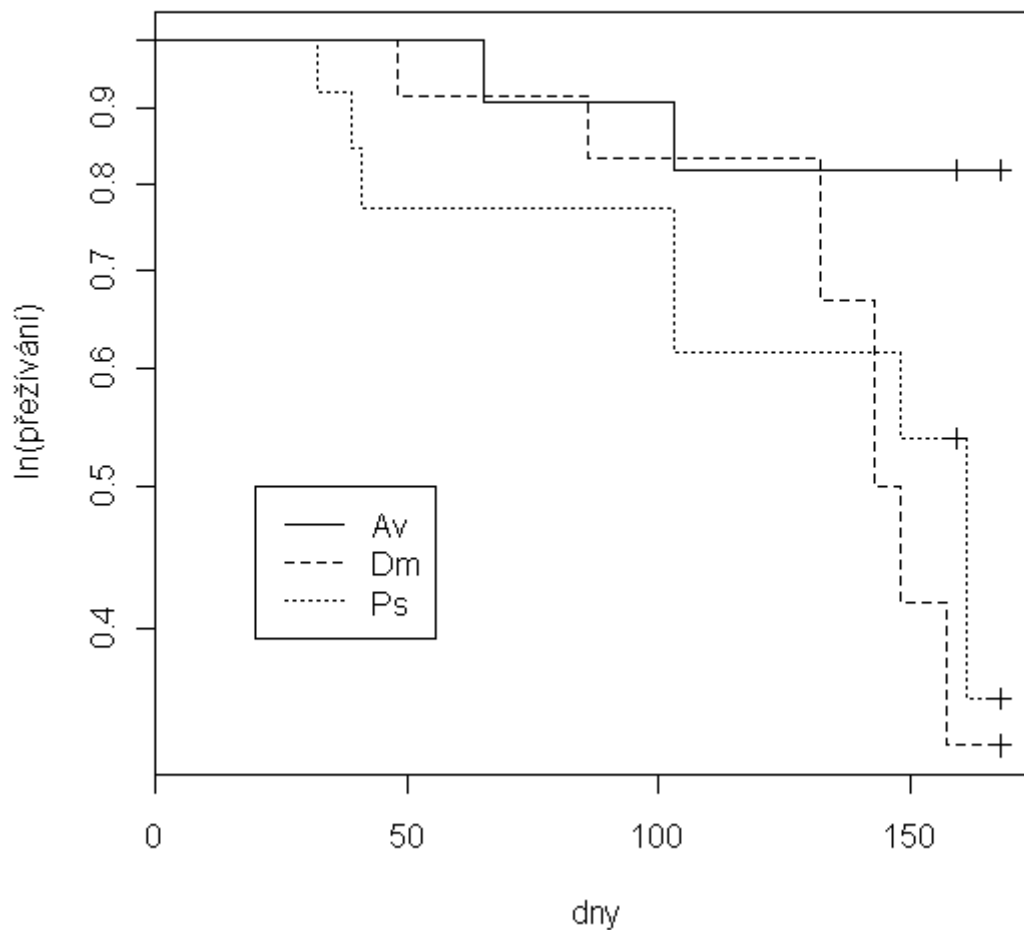


Graf 24: Počet neúspěšných pokusů předcházejících ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. ninnii*.



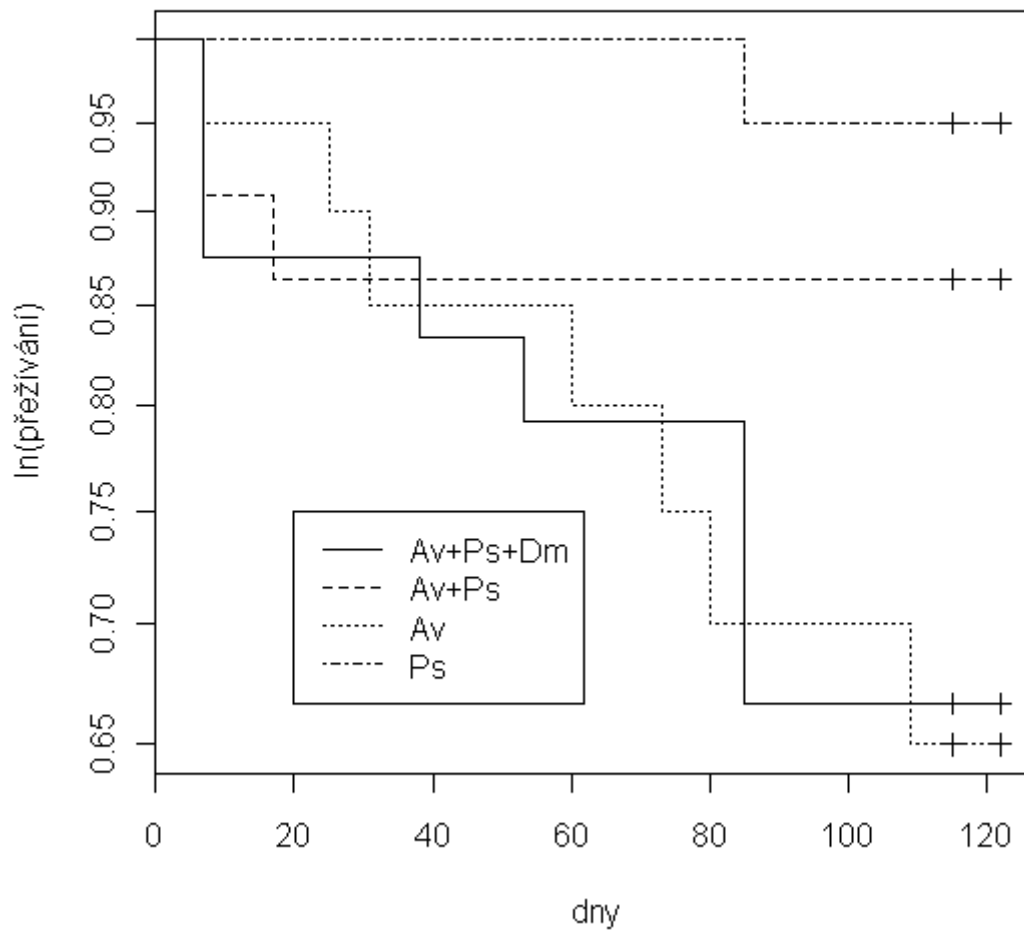
Graf 25: Čas potřebný k ulovení extrémně velké kořisti (*A. vulgare*, *P. scaber*) u druhu *D. ninnii*.

Z trendů přežívání ve Grafu 26 je patrné, že nižší mortalitu vykazovali jedinci druhu *D. erythrina* krmení výhradně svinkami *A. vulgare*. Oproti tomu skupiny krmené stínkami *P. scaber* nebo alternativní kořistí *D. melanogaster* měly mortalitu vyšší, avšak rozdíl v přežívání nebyl signifikantní (ANOVA, survreg, $\chi^2_2=4,46$, $P=0,11$).



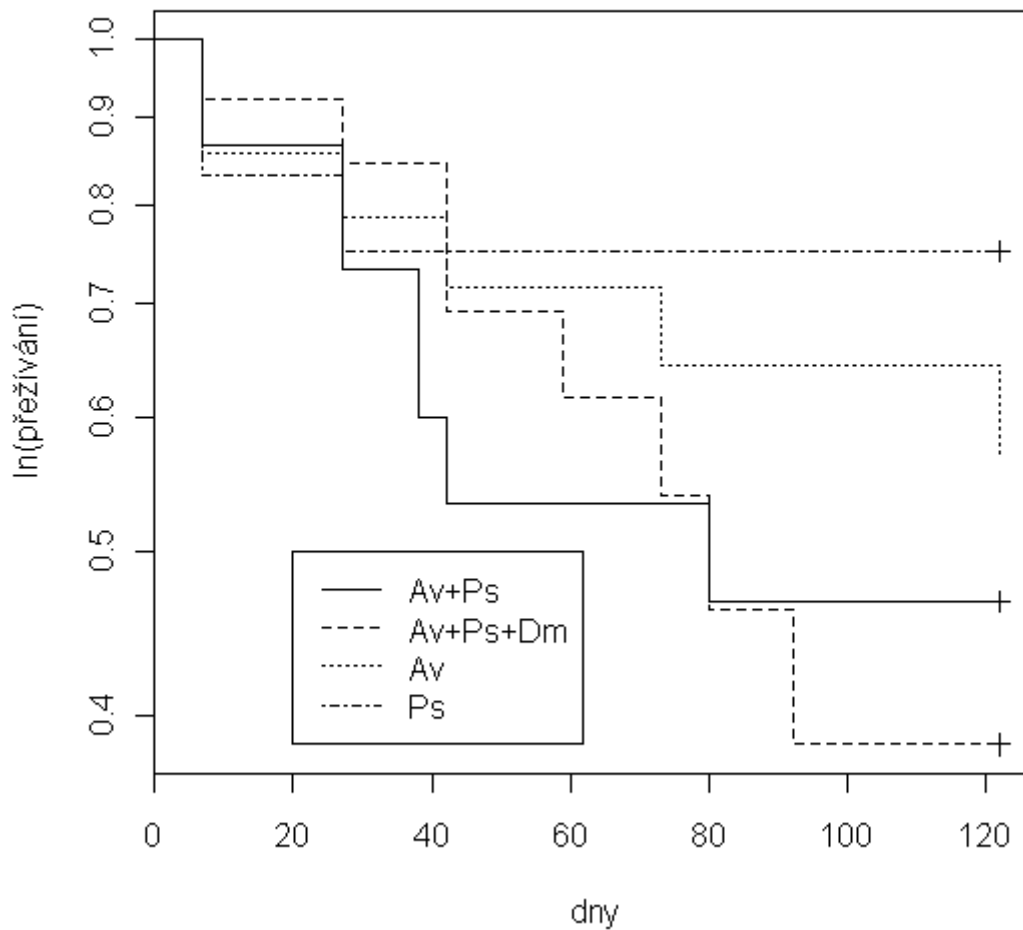
Graf 26: Přežívání jedinců druhu *D. erythrina* chovaných na třech dietách (*Av*=*A. vulgare*, *Dm*=*D. melanogaster*, *Ps*=*P. scaber*) během prvních třech instarů.

Typ diety měl významný vliv na přežívání pavouků u druhu *D. lantosquensis* (ANOVA, survreg, $\chi^2_3=9,04$, $P=0,029$). Z Grafu 27 je zřejmé, že výrazně vyšší mortalitu vykazovali jedinci krmení mixem kořisti *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* a také jedinci krmení pouze *A. vulgare*. Signifikantně lépe přežívali jedinci chovaní na *P. scaber* ($P=0,0458$).



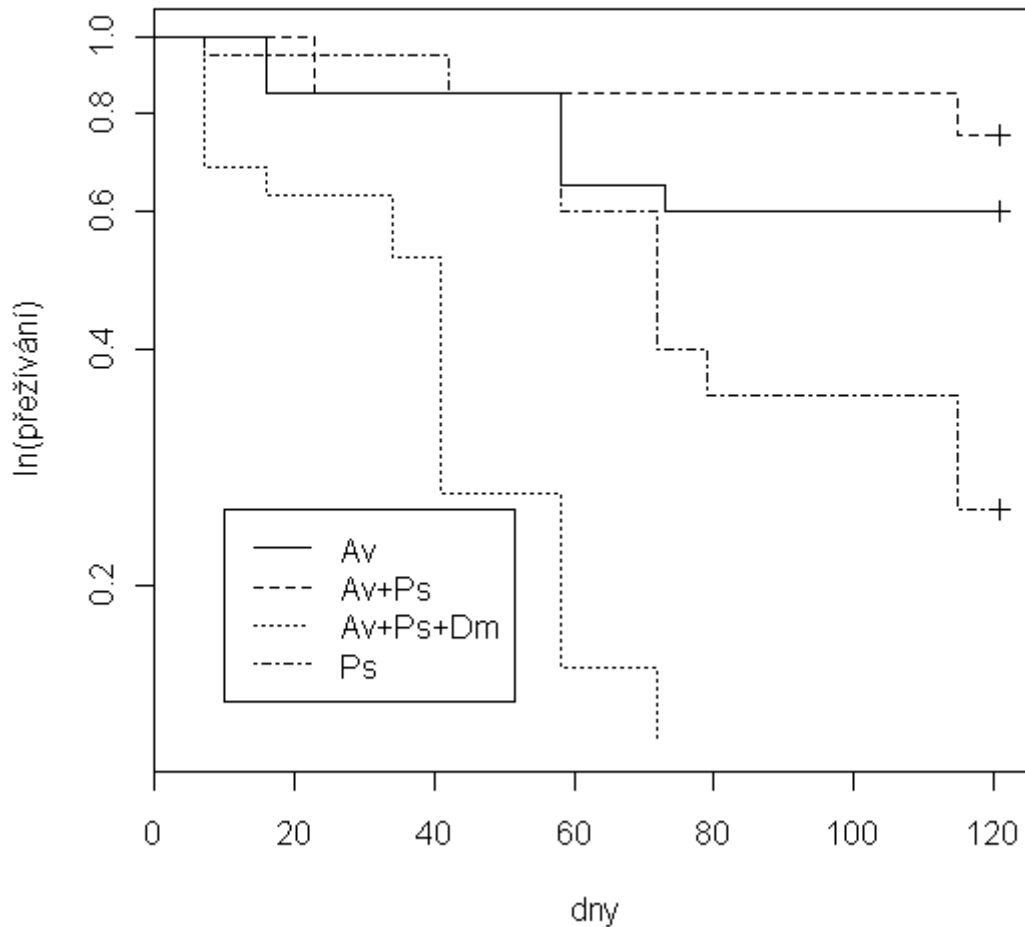
Graf 27: Přežívání jedinců druhu *D. lantosquensis* chovaných na třech dietách ($Av+Ps+Dm=A. vulgare$, *P. scaber*, *D. melanogaster*, $Av+Ps=A. vulgare$, *P. scaber*, $Av=A. vulgare$, $Ps=P. scaber$) během prvních třech instarů.

Typ diety neměl signifikantní vliv na přežívání pavouků u druhu *D. ninnii* (ANOVA, survreg, $\chi^2_3=3,58$, $P=0,31$). Z trendů přežívání ve grafu 28 je patrné, že nejnižší mortalitu vykazovali jedinci druhu *D. ninnii* krmení výhradně stínkami *P. scaber*. Oproti tomu skupina krmená smíšenou dietou složenou z *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* měla nejvyšší mortalitu.



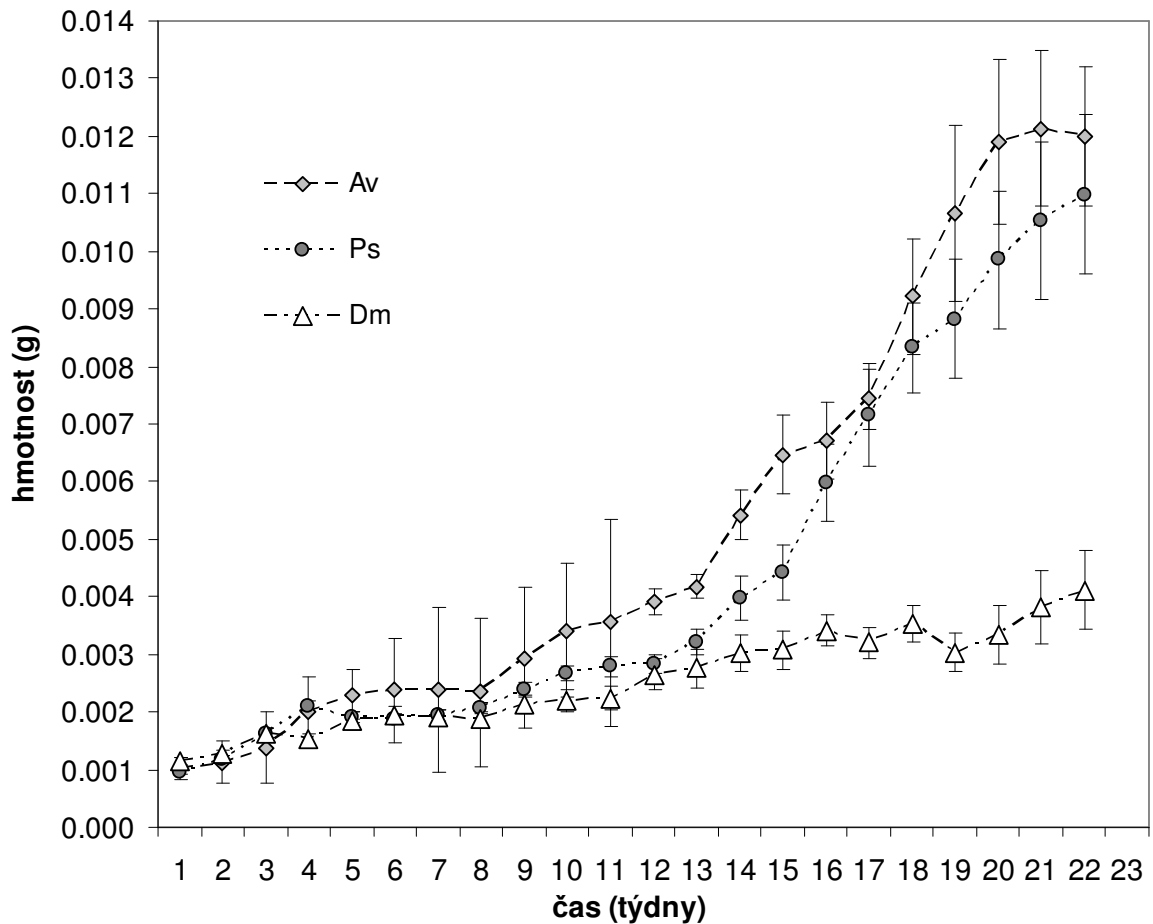
Graf 28: Přežívání jedinců u druhu *D. ninnii* chovaných na třech dietách ($Av+Ps=A.$ vulgare, *P. scaber*, $Av+Ps+Dm=A.$ vulgare, *P. scaber*, *D. melanogaster*, $Av=A.$ vulgare, $Ps=P.$ scaber) během prvních třech instarů.

Typ diety měl významný vliv na přežívání pavouků u druhu *D. dubrovinnii* (ANOVA, survreg, $\chi^2_3=36,46$, $P<0,001$). Signifikantně nejnižší míru přežívání vykazovali jedinci ze skupiny krmené směsnou dietou složenou z *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* ($P<0,001$). Naopak velmi nízkou úmrtnost měli jedinci krmění směsí *A. vulgare* a *P. scaber* a také jednodruhovou dietou *A. vulgare* (vizte Graf 29).



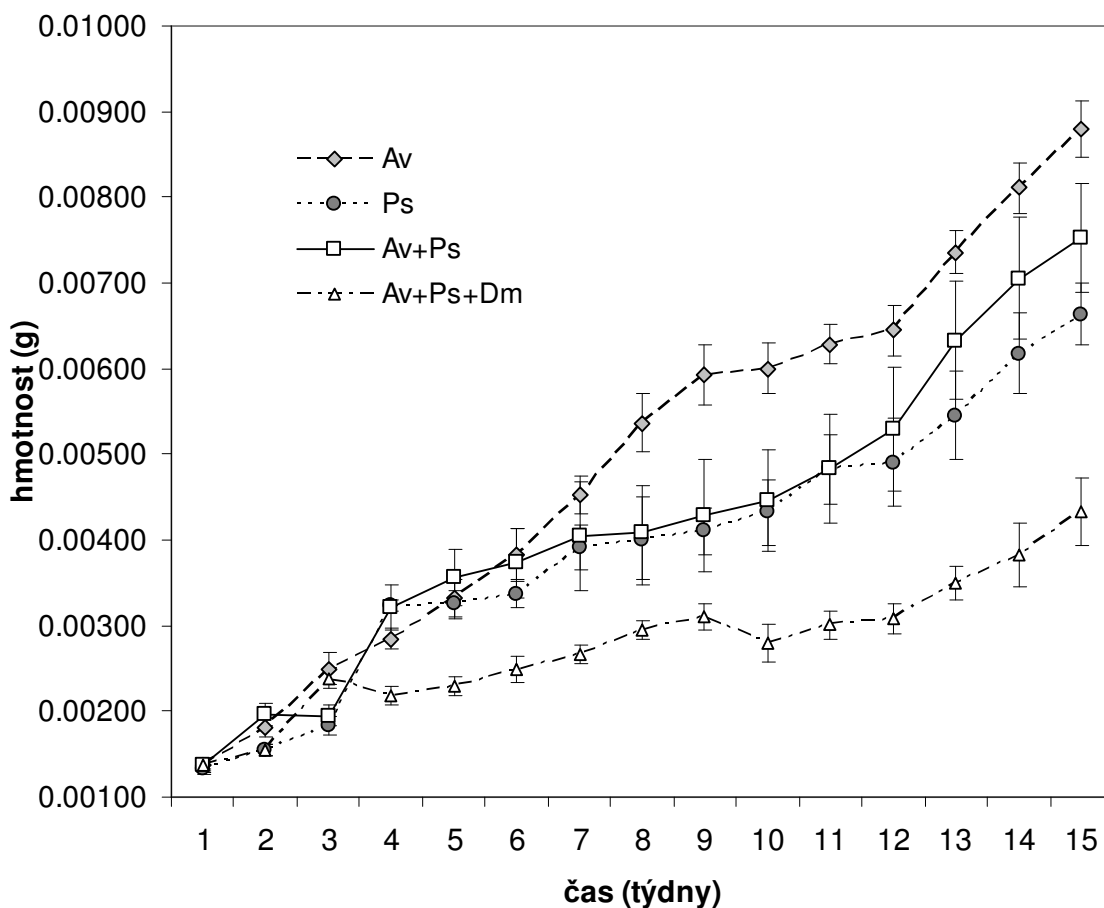
Graf 29: Přežívání jedinců u druhu *D. dubrovinnii* chovaných na třech dietách ($Av=A. vulgare$, $Av+Ps=A. vulgare$, *P. scaber*, $Av+Ps+Dm=A. vulgare$, *P. scaber*, *D. melanogaster*, $Ps=P. scaber$) během prvních třech instarů.

Typ diety měl významný vliv na přibírání hmotnosti pavouků druhu *D. erythrina* (ANOVA, Im, $F_{3,33}=4,277$, $P=0,01174$). Signifikantně méně přibírali na váze jedinci krmení alternativní kořistí *D. melanogaster* ($P=0,00171$). Naopak nejlépe prosperovali z hlediska hmotnosti jedinci krmení *A. vulgare* (Graf 30).



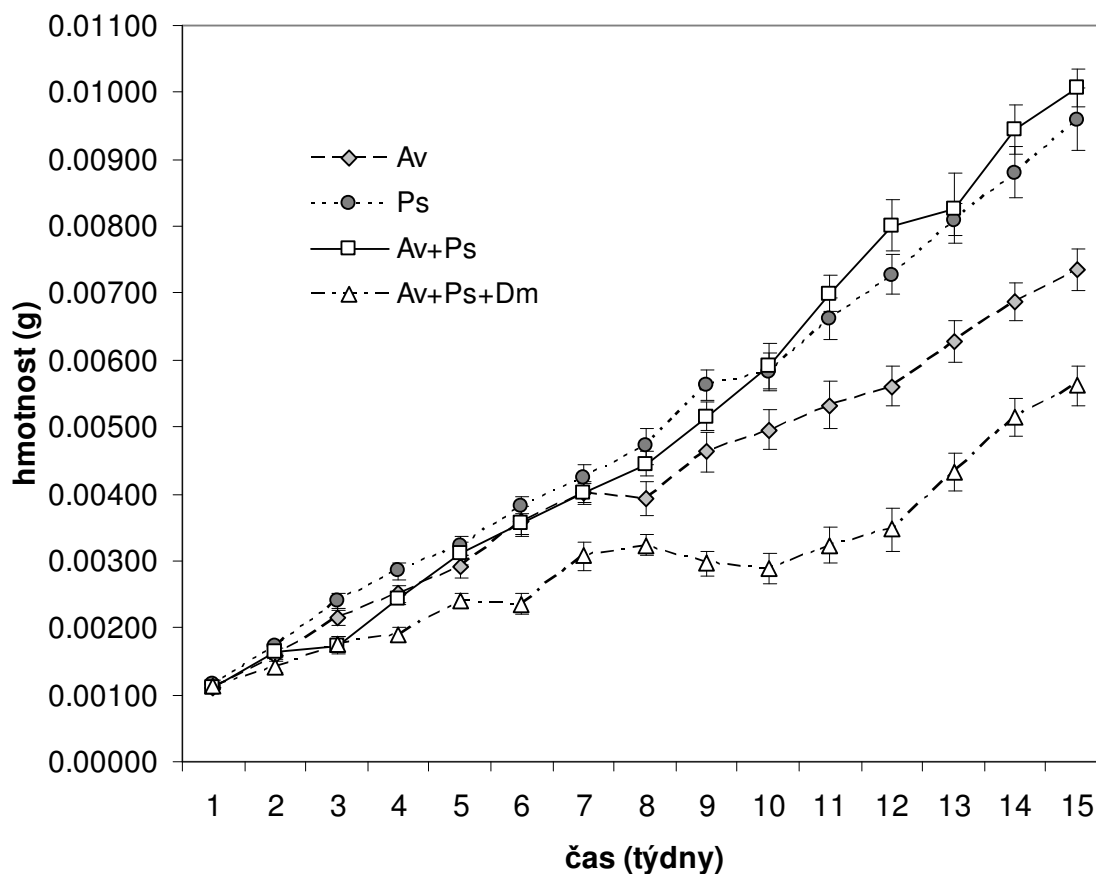
Graf 30: Růst hmotnosti juvenilů *D. erythrina* chovaných na třech dietách: Av=*A. vulgare*, Ps=*P. scaber*, Dm=*D. melanogaster*, průměr \pm SE.

Typ diety měl významný vliv na váhu pavouků u druhu *D. lantosquensis* (ANOVA, l_m , $F_{3,82}=28,15$, $P<0,001$). Signifikantně více přibírali na hmotnosti jedinci krmení *A. vulgare* ($P<0,001$), naopak signifikantně nejméně přibírali na hmotnosti jedinci krmení směsnou dietou složenou z *A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster* ($P<0,001$) (Graf 31).



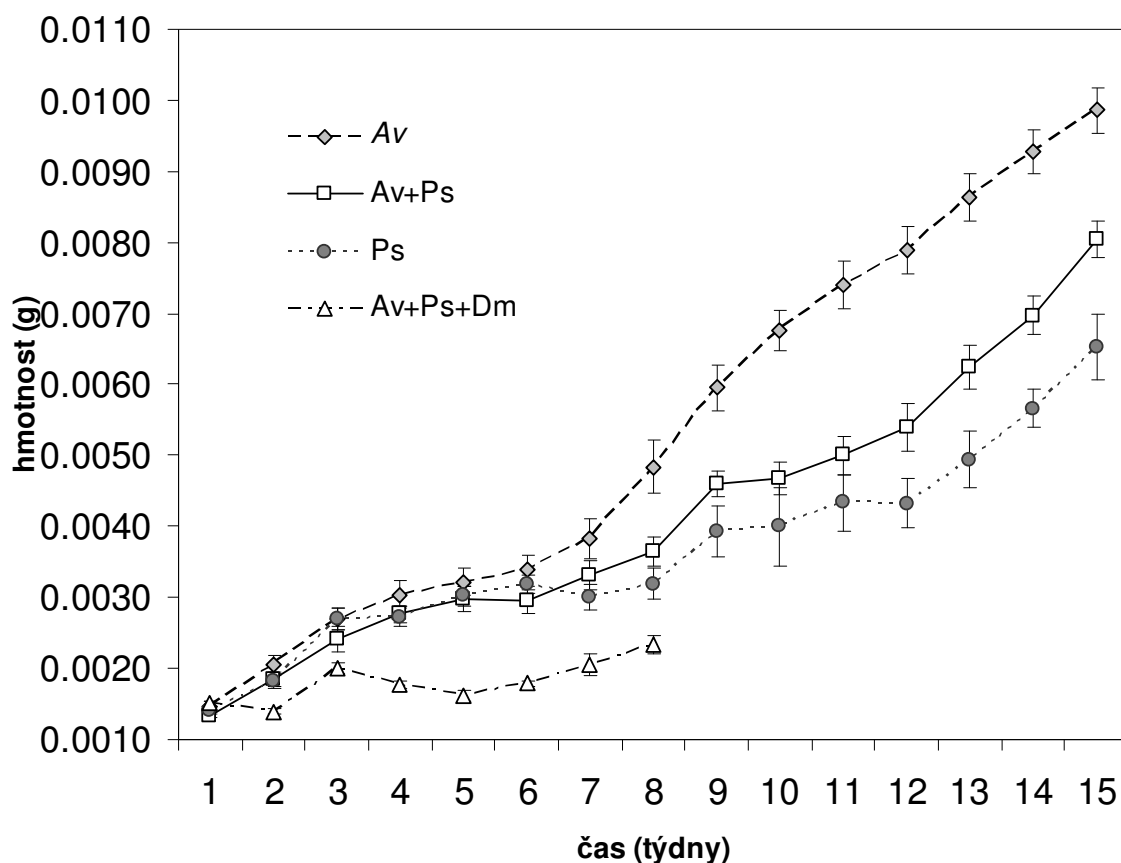
Graf 31: Růst hmotnosti juvenilů *D. lantosquensis* chovaných na třech dietách (*Av*=*A. vulgare*, *Ps*=*P. scaber*, *Av+Ps*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *Av+Ps+Dm*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster*), průměr \pm SE.

Typ diety měl významný vliv na hmotnost pavouků u druhu *D. ninnii* (ANOVA, I_m , $F_{3,75}=25,61$, $P<0,001$). Signifikantně méně přibírali na hmotnosti jedinci krmení *A. vulgare* ($P=0,03574$) a směsnou dietou složenou z *A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster* ($P=0,00136$) oproti dietám *P.scaber* a směsí *A. vulgare* a *P. scaber*, které měly pozitivní vliv na hmotnost juvenilů (Graf 32).



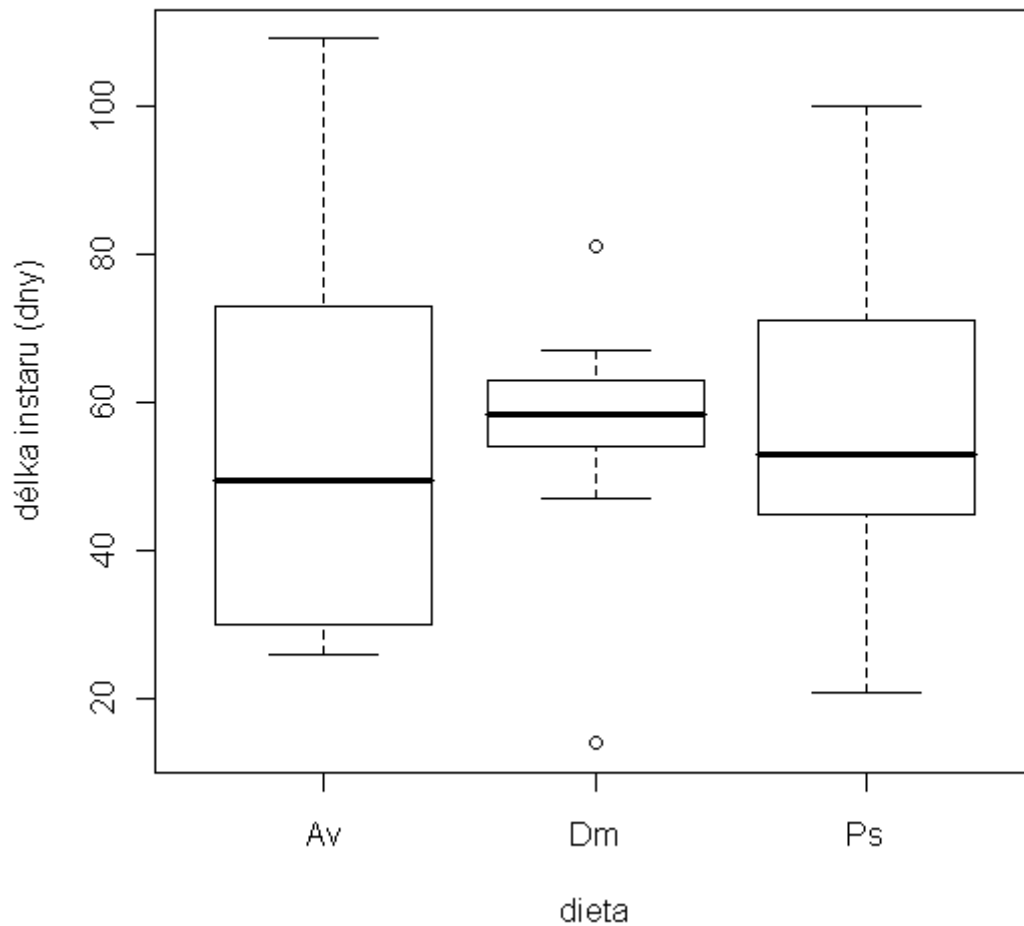
Graf 32: Růst hmotnosti juvenilů *D. ninnii* chovaných na třech dietách (*Av*=*A. vulgare*, *Ps*=*P. scaber*, *Av+Ps*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *Av+Ps+Dm*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster*), průměrná $\pm SE$.

U druhu *D. dubrovinnii* měl typ diety na hmotnost pavouků významný vliv (ANOVA, l_m , $F_{3,50}=9,803$, $P<0,001$). Signifikantně nejvíce přibírali na hmotnosti jedinci krmení *A. vulgare* ($P=0,01846$), nejméně naopak směsnou dietou složenou z *A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster* ($P<0,001$). Z Grafu 33 je dále patrné, že diety obsahující *P. scaber* nebo směs *P. scaber* a *A. vulgare* mají podobný vliv na hmotnost juvenilů, kteří ale nepřibývali na váze tolik a tak rychle jako jedinci krmení pouze *A. vulgare*.



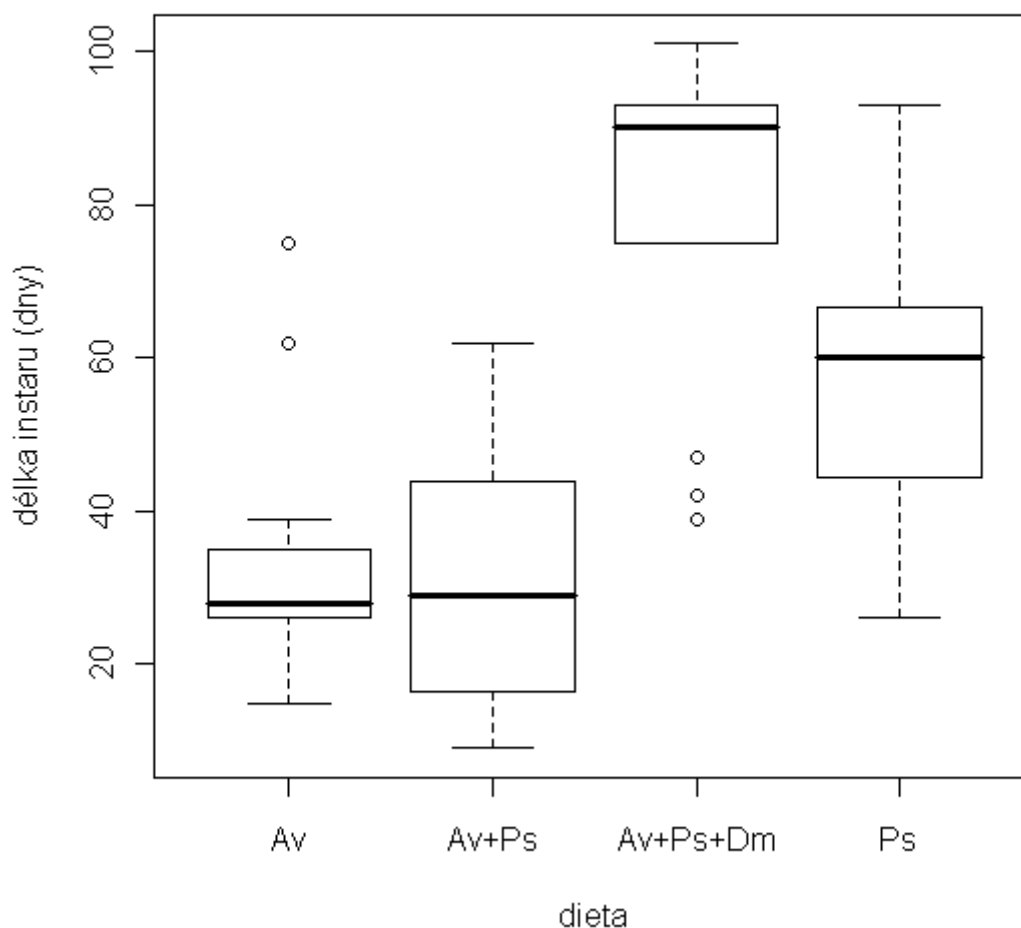
Graf 33: Růst hmotnosti juvenilů *D. dubrovinnii* chovaných na třech dietách ($Av=A.$ vulgare, $Ps=P.$ scaber, $Av+Ps=A.$ vulgare, $P.$ scaber, $Av+Ps+Dm=A.$ vulgare, $P.$ scaber, $D.$ melanogaster), průměrná $\pm SE$.

Graf 34 ukazuje, že dieta neměla vliv na rychlost vývoje u druhu *D. erythrina* (ANOVA, $F_{2,27}=0,005$, $P=0,995$).



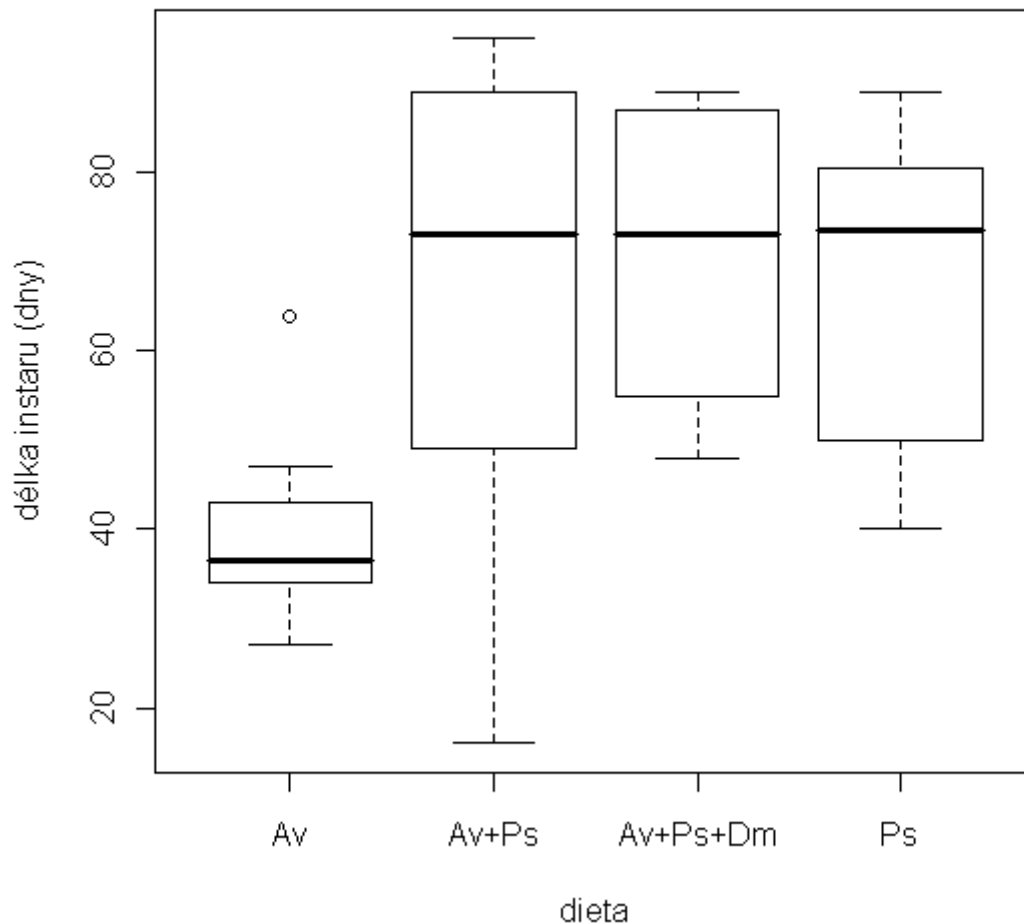
Graf 34: Délka trvání třetího instaru u juvenilů druhu *D. erythrina* krměných odlišnými dietami: Av=A. vulgare, Dm=D. melanogaster, Ps=P. scaber.

U druhu *D. lantosquensis* měla dieta signifikantní vliv na rychlost vývoje juvenilů (ANOVA, l_m , $F_{3,64}=24,72$, $P<0,001$). Směsná dieta složená z *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* signifikantně prodlužovala dobu strávenou v jednom instaru ($P<0,001$), signifikantně delší dobu trvání jednoho instaru vykazovali také jedinci chovaní na jednodruhové dietě *P. scaber* ($P<0,001$). Z Grafu 34 vyplívá, že příznivý vliv na rychlost vývoje u druhu *D. lantosquensis* mají diety obsahující *A. vulgare*, ať už podávané výhradně nebo ve směsi s *P. scaber*.



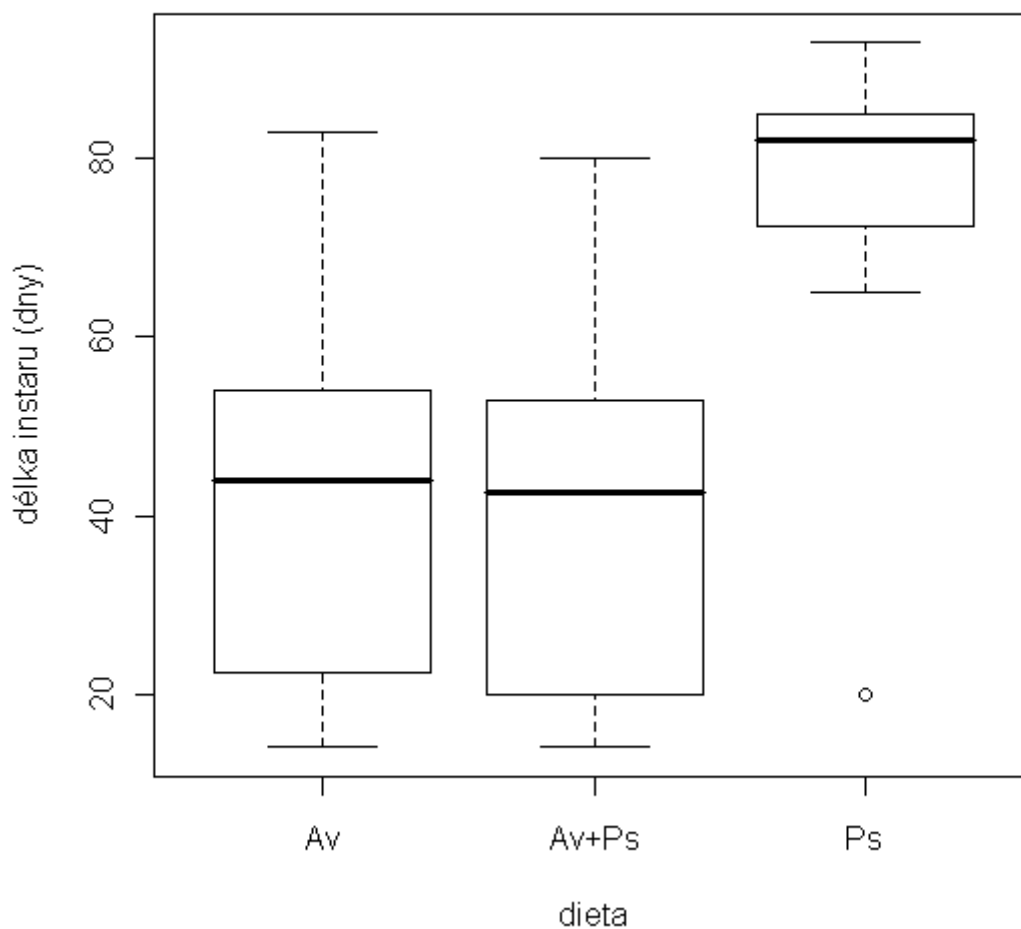
Graf 34: Délka trvání třetího instaru u juvenilů druhu *D. lantosquensis* krmených odlišnými dietami (*Av*=*A. vulgare*, *Av+Ps*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *Av+Ps+Dm*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster*, *Ps*=*P. scaber*).

U druhu *D. ninnii* měla dieta signifikantní vliv na rychlost vývoje juvenilů (ANOVA, lm , $F_{3,26}=5,22$, $P=0,00591$). Jak je patrné z grafu 35, jedinci krmení výhradně *A. vulgare* měli signifikantně kratší dobu trvání jednoho instaru ($P<0,001$). Naopak diety obsahující *P. scaber* a/nebo mouchy prodlužují dobu trvání jednoho instaru u *D. ninnii*.



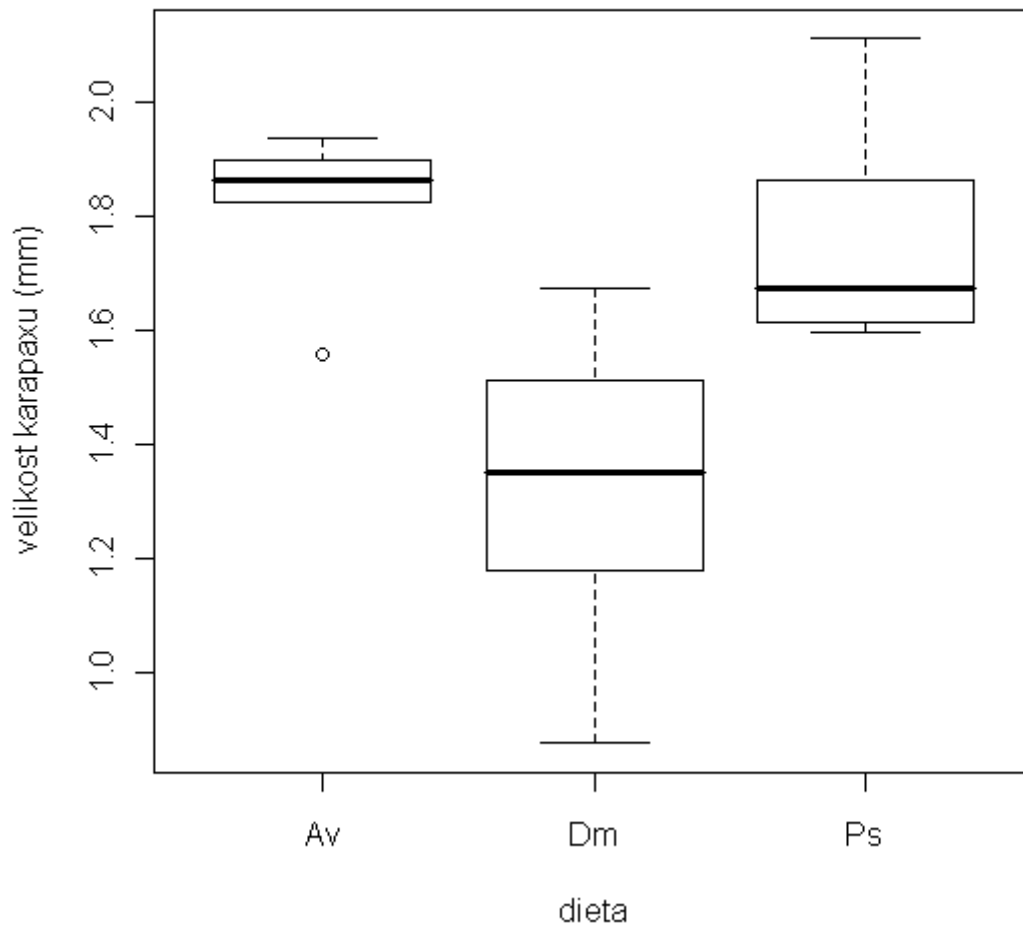
Graf 35: Délka trvání třetího instaru u juvenilů druhu *D. ninnii* krmených odlišnými dietami ($Av=A. vulgare$, $Av+Ps=A. vulgare$, *P. scaber*, $Av+Ps+Dm=A. vulgare$, *P. scaber*, *D. melanogaster*, $Ps=P. scaber$).

U druhu *D. dubrovinnii* měla dieta signifikantní vliv na rychlost vývoje juvenilů (ANOVA, I_m , $F_{2,40}=9,513$, $P<0,001$). Signifikantně nejhorší vliv měla na rychlost vývoje monotická dieta *P. scaber* ($P<0,001$). Z Grafu 36 je zřejmé, že diety s *A. vulgare* a směsí *A. vulgare* a *P. scaber* mají obdobný vliv na dobu trvání instaru. Údaje o době trvání instaru jedinců ze skupiny krmené směsí *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* nemohly být do analýzy zahrnuty, protože žádný jedinec z této skupiny se nedožil druhého svlékání.



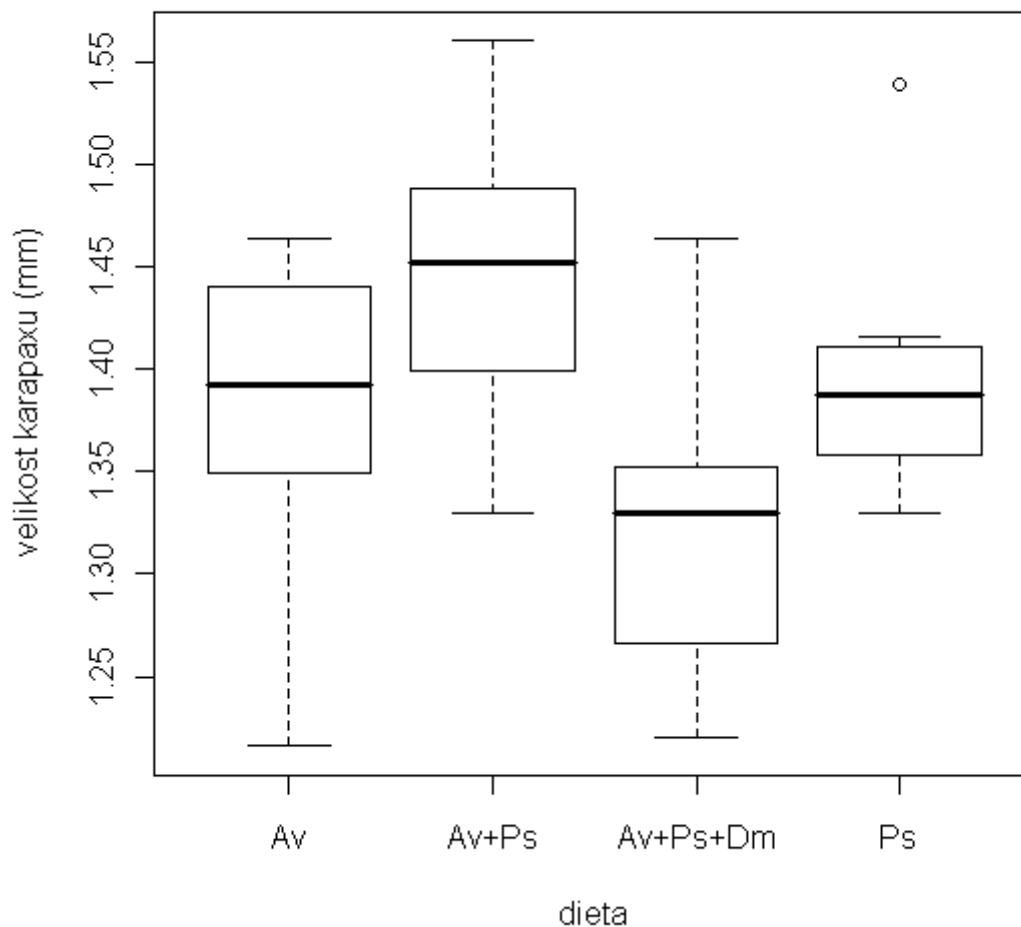
Graf 36: Délka trvání třetího instaru u juvenilů druhu *D. dubrovinnii* krmených odlišnými dietami (Av=*A. vulgare*, Av+Ps=*A. vulgare*, *P. scaber*, Ps=*P. scaber*).

U druhu *D. erythrina* byl vliv diety na velikost karapaxu signifikantní (ANOVA, I_m , $F_{2,14}=8,9$, $P=0,00321$). Graf 37 ukazuje, že největší velikosti dorostlíjedinci krmení *A. vulgare*. Velikost karapaxu u skupiny krmené *D. melanogaster* byl signifikantně menší ($P=0,00233$).



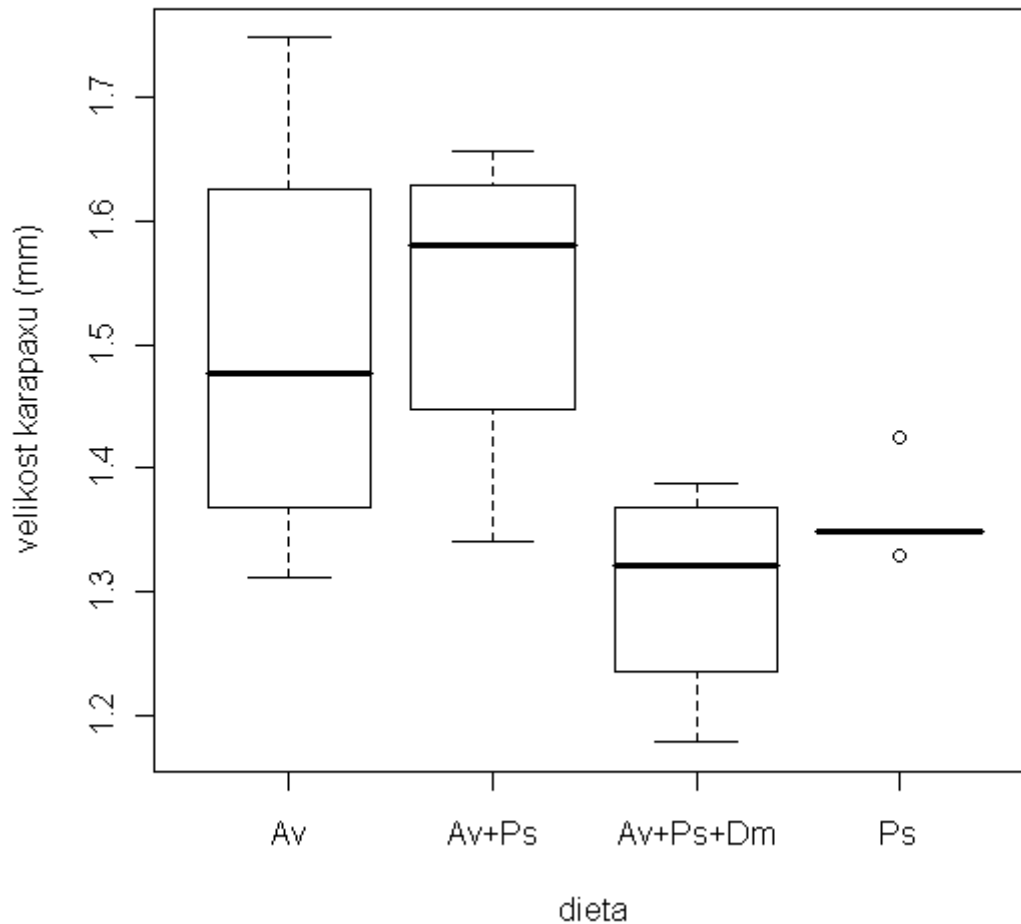
Graf 37: Délka karapaxu v podélné střední ose u juvenilů ze třetího instaru druhu *D. erythrina* chovaných na třech typech diety (Av=*A. vulgare*, Dm=*D. melanogaster*, Ps=*P. scaber*).

U druhu *D. lantosquensis* byl vliv diety na velikost karapaxu signifikantní (ANOVA, $F_{3,45}=5,798$, $P=0,0019$). Signifikantně nejdelší karapax mají jedinci chovaní na dietě složené z *A. vulgare* a *P. scaber* ($P=0,0091$). Z Grafu 38 je patrné, že naopak nejmenších rozměrů dorůstal karapax jedinců krmených směsnou dietou z *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster*.



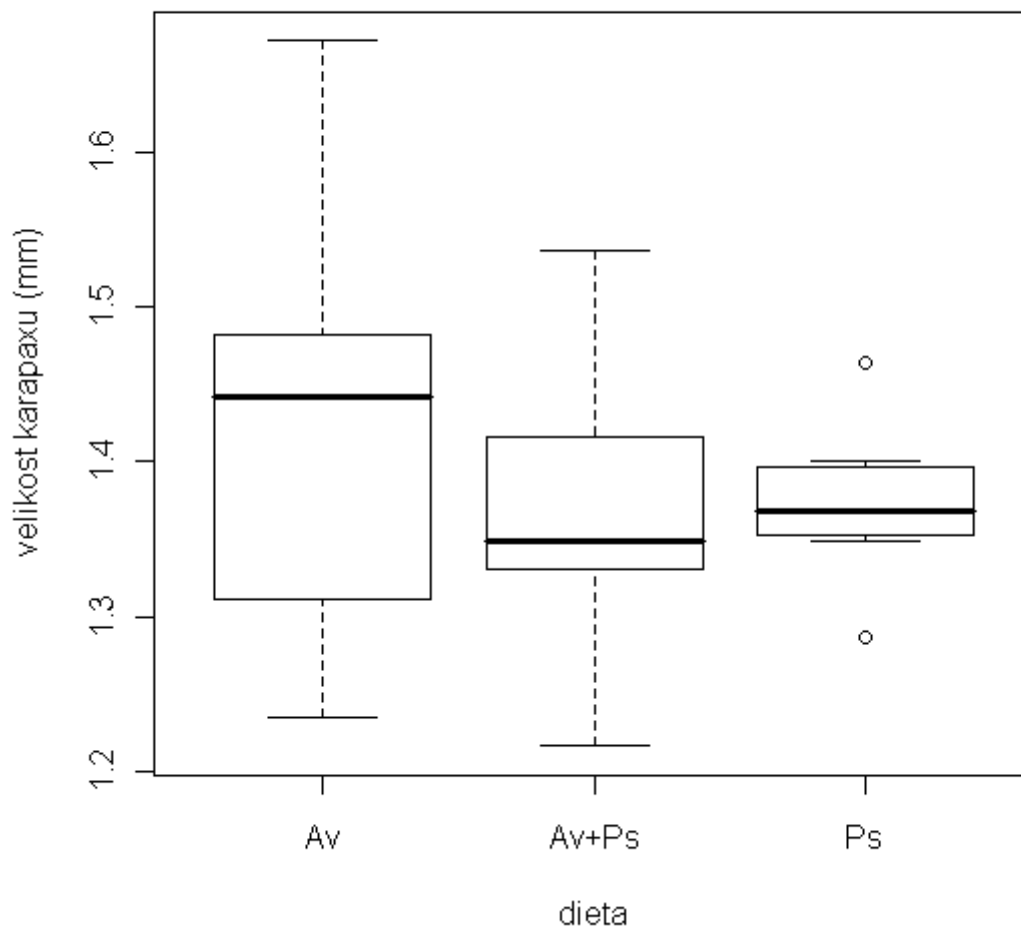
Graf 38: Délka karapaxu v podélné střední ose u juvenilů ze třetího instaru druhu *D. lantosquensis* chovaných na odlišných typech diety (*Av*=*A. vulgare*, *Av+Ps*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *Av+Ps+Dm*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster*, *Ps*=*P. scaber*).

U druhu *D. ninnii* byl vliv diety na velikost karapaxu signifikantní (ANOVA, I_m , $F_{3,17}=3,725$, $P=0,0317$). Signifikantně nejmenší karapax měli jedinci chovaní na směsné dietě složené z *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* ($P=0,0194$). Diety *A. vulgare* a směs *A. vulgare* a *P. scaber* měly podobně příznivý vliv na velikost karapaxu, jak ukazuje Graf 39 níže.



Graf 39: Délka karapaxu v podélné střední ose u juvenilů ze třetího instaru druhu *D. ninnii* chovaných na odlišných typech diety (*Av*=*A. vulgare*, *Av+Ps*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *Av+Ps+Dm*=*A. vulgare*, *P. scaber*, *D. melanogaster*, *Ps*=*P. scaber*).

U druhu *D. dubrovinnii* nebyl prokázán signifikantní vliv diety na velikost karapaxu (ANOVA, l_m , $F_{3,31}=0,9411$, $P=0,4010$). Graf 40 ukazuje, že větších rozměrů dosahovaly karapaxy u jedinců krmených výhradně *A. vulgare*. Data ze směsné diety *A. vulgare*, *P. scaber* a *D. melanogaster* nemohla být do analýzy zařazena, protože ani jeden jedinec chovaný na této dietě nedokončil sledovaný instar.



Graf 40: Délka karapaxu v podélné střední ose u juvenilů ze třetího instaru druhu *D. dubrovinnii* chovaných na odlišných typech diety ($Av=A. vulgare$, $Av+Ps=A. vulgare$, $P. scaber$, $Ps=P. scaber$).

9. Diskuze

Získaná data souhlasí se studií Řezáče *et al.* (2008), kteří popsali tři odlišné strategie lovu v závislosti na morfologické adaptaci chelicer. Druh *D. erythrina* s mírně prodlouženými chelicerami loví především strategií kleště. Tentýž výsledek jsem shledala i u druhu *D. ninnii* se stejnou morfologií chelicer. Druh *D. lantosquensis* má konkávní cheliceru a data z této diplomové práce ukazují, že loví téměř výhradně strategií kleště, jak bylo předpokládáno. Druh *D. dubrovninnii* se specifickou morfologií plochých chelicer užívá k lovu strategií klíč.

Vliv typu kořisti na použití určité strategie lovu nebyl prokázán. Strategie lovu je pravděpodobně omezena morfologií ústních orgánů (Olive 1980), které jsou u rodu *Dysdera* konzistentní pro každý druh (Řezáč *et al.* 2008).

Druhy *D. erythrina* a *D. ninnii* lovily svinky *A. vulgare* signifikantně delší dobu a s větším počtem neúspěšných pokusů. Z těchto výsledků je patrné, že strategie kleště, kterou oba druhy užívaly k lovu signifikantně nejčastěji, není efektivní pro lov svinek. Tyto výsledky mohou indikovat specializaci druhů *D. erythrina* a *D. ninnii* na stejnonožce z ekomorfologické skupiny „clingers“ (zástupce např. *P. scaber*).

Analýza ukázala, že jed druhů *D. erythrina* a *D. ninnii* působil rychleji na stejnonožce z ekomorfologické skupiny „rollers“ (zástupce *A. vulgare*) než na skupinu „clingers“ (zástupce *P. scaber*). Pokud předchozí pokusy indikovaly specializaci obou druhů na stínky (ekomorfologická skupina „clingers“), tento výsledek odporuje dosud publikovaným pozorováním (Pekár a Jackson *in prep.*), že jed pavouků by měl být nejúčinnější na kořist, na niž je predátor specializován. Výsledek může být vysvětlen faktem, že druhy *D. erythrina* i *D. ninnii* lovily menší svinky než stínky, proto jed na menší svinku působil rychleji.

Oproti předpokladům Řezáče *et al.* (2008) strategie kleště není omezena velikostí kořisti, což dokládají výsledky s druhem *D. ninnii*, který užívá k lovu téměř výhradně strategii kleště a lovil signifikantně větší kořist než ostatní druhy. Druh *D. lantosquensis* lovil naopak téměř výhradně strategií vidlička a výsledky ukazují, že lovil menší kořist než *D. ninnii*. Podle teorie MacArthura a Pianky (1966) a také Pulliama (1974) je návratnost použití této strategie menší, musí být tedy vyvážena dalšími adaptacemi - pravděpodobně metabolickými, díky nimž *D. lantosquensis* dokáže získat z menší kořisti, na niž je specializovaná, dostatek živin i energie (Partridge a Green 1985).

Data z pokusů s extrémně velkou kořistí neměla žádný průkazný výsledek, jedinou výjimku tvoří čas potřebný k ulovení stejnonožců ze dvou ekomorfologických skupin u druhu *D. ninnii*. Tento druh lovil svinky z ekomorfologické skupiny „rollers“ delší dobu

než stínky z ekomorfologické skupiny „clingers“, což může opět naznačovat specializaci na ekomorfologickou skupinu „clingers“ (zástupce *P. scaber*).

Mortalita juvenilů byla signifikantně ovlivněna typem diety u většiny sledovaných druhů. Ačkoliv jsou mouchy *D. melanogaster* chované na nutričně hodnotném živném médiu považovány za vhodnou kořist pro pavouky (Mayntz a Toft 2001) a ačkoliv variabilní dieta by pro predátora měla být výhodnější než dieta jednodruhová (Toft 1999, Bilde a Toft 2000), nejméně přežilých jedinců jsem zaznamenala u skupin krmených pouze *D. melanogaster* nebo směsnou dietou obsahující mimo stejnonožců také alternativní kořist *D. melanogaster*. To potvrzuje předpoklad, že rod *Dysdera* je metabolicky adaptovaný na suchozemské stejnonožce. Rozdíl v míře přežívání na odlišných dietách byl nejvýraznější u druhu *D. dubrovninii*, pro který byla směsná výživa s *D. melanogaster* smrtelná a druhý instar nepřežil ani jeden jedinec. Zde je metabolická adaptace na suchozemské stejnonožce zřejmá. Naopak nejvíce jedinců přežilo ve skupinách krmených dietami obsahující pouze *A. vulgare* nebo ve směsi s *P. scaber*. Tyto výsledky ukazují na možnou specializaci *D. dubrovninii* na svinky z ekomorfologické skupiny „rollers“. Druh *D. lantosquensis* signifikantně nejlépe přežíval na dietě obsahující pouze *P. scaber*, tento druh bude pravděpodobně metabolicky specializovaný na stínky z ekomorfologické skupiny „clingers“. U druhů *D. erythrina* a *D. ninnii* byl zřejmý pozitivní vliv suchozemských stejnonožců na přežívání juvenilů, rozdíl mezi dietami obsahující pouze určitou ekomorfologickou skupinu ale nebyl signifikantní, proto se domnívám, že tyto druhy nejsou metabolicky adaptované na konkrétní skupinu stejnonožců.

Všechny studované druhy šestioček z rodu *Dysdera* přibíraly méně na hmotnosti, pokud byly krmeny dietou obsahující *D. melanogaster*, ať už samostatně nebo ve směsi se stejnonožci. U všech druhů můžeme dále pozorovat, že největší hmotnosti dosáhli jedinci krmení *A. vulgare* (v případě druhu *D. ninnii* to byla skupina krmená směsí *A. vulgare* a *P. scaber*). Jelikož z předchozích výsledků mohu usuzovat, že alespoň jeden druh (*D. lantosquensis*) není metabolicky specializovaný na ekomorfologickou skupinu „rollers“, kterou v mých experimentech zastupovalo *A. vulgare*, je možné, že druh *A. vulgare* obsahuje více látek, které pavouk ukládá ve formě tuků, karbohydrátů a bílkovin do svého zadečku (Collatz a Mommsen 1974). O stejnonožcích je také známo, že obsahují těžké kovy (Sutton 1980). Pokud se množství těžkých kovů liší u různých druhů stejnonožců, mohlo toto množství ovlivnit výsledek hmotnosti pavouků. Další studie, které by ukázali nutriční prospěšnost různých druhů stejnonožců pro šestiočky rodu *Dysdera*, bude potřeba provést.

Stejně jako hmotnost i rychlost vývoje juvenilů byla pozitivně ovlivněna dietami obsahující *A. vulgare*. Druhy *D. dubrovninii*, *D. lantosquensis* a *D. ninnii* se signifikantně

rychleji vyvíjeli na dietě obsahující *A. vulgare* samostatně nebo ve směsi s *P. scaber*, u druhu *D. erythrina* nebyla rychlost vývoje jednoho instaru signifikantně ovlivněna typem diety. Zdá se, že druh *D. erythrina* není metabolicky adaptovaný na konkrétní ekomorfologickou skupinu stejnonožců. Rychlost vývoje mohla být během tohoto experimentu ovlivněna teplotou, vlhkostí a fotoperiodicitou (Nentwig *ed.* 1987).

Velikost karapaxu, stejně jako předchozí dva parametry fitness, byla významně pozitivně ovlivněna dietou obsahující *A. vulgare*. Signifikantně nejméně naopak vyrostli jedinci chovaní na dietách s obsahem *D. melanogaster*. Tyto výsledky opět potvrzují specializaci rodu *Dysdera* na suchozemské stejnonožce.

Výsledky pokusů jasně prokazují, že zatímco druhy *D. erythrina* a *D. ninnii* jsou obligátní specialisté stejnonožců, *D. dubrovninii* je monofágní druh metabolicky i behaviorálně specializovaný na svinky z ekomorfologické skupiny „rollers“. Druh *D. lantosquensis* je pravděpodobně metabolicky adaptovaný na stínky z morfologické skupiny „clingers“, nicméně výsledky ukázaly, že v některých parametrech fitness prospívá i na dietě obsahující odlišnou ekomorfologickou skupinu stejnonožců. Zde bude nutné provést další šetření zaměřená na účinnost s jakou získává tento druh živiny z obou ekomorfologických skupin.

10. Závěr

Experimenty sledující predační chování mohou odhalit potravní specializaci u druhů, u kterých jejich morfologická adaptace nedovoluje užití jiného chování (Řezáč a Pekár 2007). Z toho důvodu jsou šestiočka rodu *Dysdera* ideální ke studiu potravní specializace prostřednictvím jednoduchých pokusů, při kterých je sledován způsob lovu nebo preference určité kořisti. Oproti těmto jednoduchým pozorováním přináší studie zaměřené na metabolické adaptace predátora solidní výsledky pro potvrzení nebo vyvrácení hypotézy, že daný predátor je specializovaný na konkrétní druh kořisti (Li a Jackson 1997).

Výsledky mé diplomové práce jasně ukazují, že některé druhy šestioček rodu *Dysdera* jsou právem nazývané specialisty na suchozemské stejnonožce, ačkoliv k dalším závěrům, např. nakolik je jejich dieta úzká, je nutné provést podrobnější studie zaměřené především na jejich metabolismus a stopování živin v jejich těle.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Abrams, P. A. 1987:** Alternative models of character displacement and niche shift II. Displacement when there is competition for a single resource. *AMERICAN NATURALIST* 130: 271-282.
- Afik, D., Karasov, W. H. 1995:** The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. *ECOLOGY* 76: 2247-2257.
- Allan, R. A., Elgar, M. A., Capon, R. J. 1996:** Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walckenaer. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES* 263: 69-73.
- Bence, J.R. 1986:** Feeding rate and attack specialization: the role of predator experience and energetic tradeoffs. *ENVIRONMENTAL BIOLOGY OF FISHES* 16/1-3: 113-121.
- Bernays, E. A., Funk, D. J. 1999:** Specialists make faster decisions than generalists: Experiments with aphid. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES* 266: 151-156.
- Bilde, T., Toft, S. 2000:** Evaluation of prey for the spider *Dicymbium brevisetosum* Lockett (Araneae: Linyphiidae) in single-species and mixed-species diets. In: Gajdoš, P., Pekár, S. *Proceedings of the 18th European Colloquium of Arachnology*. *EKOLÓGIA* 19/ 3: 9-18.
- Boudewijn, H., Brunt, T. 2005:** Araneophagy and foreleg anatomy in *Walckenaeria* species (Arachnida, Araneae). *NIEUWSBRIEF SPINED* 20: 35-38.
- Breene, R.G., Sweet, M.H., Olson, J.K. 1998:** Spider predators of mosquito larvae. *JOURNAL OF ARACHNOLOGY* 16: 275-277.
- Bristowe, W.S. 1941:** The Comity of Spiders II. RAY SOCIETY, London.
- Bristowe, W.S. 1958:** The World of Spiders. COLLINS, London.
- Collatz, K.G., Mommsen, T. 1974:** Life-cycle and annual variations in body constituents of spider *Tegenaria atrica* Koch, CL (Agenelidae). *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY* 91/1: 91-109.
- Cooke, J.A.L. 1965:** Spider genus *Dysdera* (Araneae: Dysderidae). *NATURE* 205: 1027-1029.
- Cooke, J.A.L. 1967:** Factors affecting the distribution of some spiders of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae). *ENTOMOLOGIST'S MONTHLY MAGAZINE* 103: 221-225.
- Cooper, D., Williamson, A., Williamson, C. 1990:** Deadly deception. *GEO (AUSTRALIA'S GEOGRAPHICAL MAGAZINE)* 12/1: 87-95.
- Czajka, M. 1963:** Unknown facts of the biology of the spider *Ero furcata* (Villers) (Mimetidae, Araneaea). *POLSKIE PISMO ENTOMOLOGICZNE* 33/13: 229-231.
- Deeleman-Reinhold C. L. & Deeleman P. R. 1988:** Revision des Dysderinae (Araneae, Dysderidae), les especes mediterraneennes occidentales exceptees. *TIJDSCHRIFT VOOR ENTOMOLOGIE* 131: 141-269.
- Dejean, A., Evraerts, C. 1997:** Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: a comparative study. *JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR* 10/2: 177-191.

- Delucchi, V., Pschorn-Walcher, H., Zwölfer, H. 1957:** *Cnemodon*-Arten (Syrphidae) als Räuber von *Dreyfusia piceae* Ratz. (Adelgidae). ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE 41:246-259.
- Dippenaar, A.S., Mayer, M.K.P. 1980:** On the species of the african genus *Ammoxenus* (Araneae Ammoxenidae), with descriptions of 2 new species. JOURNAL OF THE ENTOMOLOGICAL SOCIETY OF SOUTHERN AFRICA 43/1: 41-49.
- Dippenaar-Schoeman, A.S., de Jager, M., van der Berg, A. 1996:** Behaviour and biology of two species of termite-eating spiders, *Ammoxenus amphalodes* and *A. pentheri* (Araneae: Ammoxenidae), in South Africa. AFRICAN PLANT PROTECTION 2/1: 15-17.
- Dušek, J., Křístek, J. 1959:** Poznámky k výskytu a bionomii larev pestřenek (Diptera: Syrphidae) v hálkách topolových dutinek. ZOOLOGICKÉ LISTY 8: 199-308.
- Dziöck, F. 2005:** Evolution of prey specialization in aphidophagous syrphids of the genera *Melanostoma* and *Platycheirus* (Diptera : Syrphidae) - 1. Body size, development and prey traits. EUROPEAN JOURNAL OF ENTOMOLOGY 102: 413-421.
- Eberhard, W.G. 1991:** *Chrosiothes tonala* (Araneae: Theridiidae): a web-building spider specializing on termites. PSYCHE 98/1: 7-19.
- Emlen, J. M. 1966:** The role of time and energy in food preference. AMERICAN NATURALIST 100: 611-617.
- Enders, F. 1975:** Change of web site in argiope spiders (Araneidae). AMERICAN MIDLAND NATURALIST 94/2: 484-490.
- Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I., Wainwright, P. C. 2002:** Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. INTERGRATIVE AND COMPARATIVE BIOLOGY 42/2: 265-277.
- Futuyma, D. J., Moreno, G. 1988:** The evolution of ecological specialization. ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 19: 207-233.
- Glatz, L. 1967:** Zur Biologie und Morphologie von *Oecobius annulipes* Lucas (Araneae, Oecobiidae). ZEITS MORPH TIERE 61/2: 225-254.
- Gorvett, H. 1956:** Tegumental glands and terrestrial life in woodlice. PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL SOCIETY OF LONDON 126: 291–314.
- Harder, L. D. 1987:** Choice of individual flowers by bumblebees: interaction of morphology, time and energy. BEHAVIOUR 104: 60-77.
- Hillyard, P. 1997:** Spiders Photoguide. HARPER COLLINS PUBLISHERS, Glasgow.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990:** The Ants. SPRINGER-VERLAG, Berlin Heidelberg.
- Homann, H. 1949:** Über das Wachstum und die Mechanischen vorgange bei der Hautung von *Tegenaria agrestis* (Araneae). ZEITSCHRIFT FÜR VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE 31/4: 413-440.
- Huseynov, E.F., Jackson, R. R., Cross, F. R. 2008:** The meaning of predatory specialization as illustrated by *Aelurillus m-nigrum*, an ant-eating jumping spider (Araneae : Salticidae) from Azerbaijan. BEHAVIOURAL PROCESSES 77/3: 389-399.

- Jackson, R.R. 1990:** Predatory versatility and interspecific interactions in *Cybra algerina* a *Cybra ocellata*, web-invading spartaeine jumping spiders (Araneae: Salticidae). NEW ZEELAND JOURNAL OF ZOOLOGY 17: 157-168.
- Jackson, R.R., Li, D., Barrion, A., Edwards, G.B. 1998:** Prey-capture techniques and prey preferences of nine species of ant-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Philippines. NEW ZELAND JOURNAL OF ZOOLOGY 25: 249-272.
- Jackson, R.R., Li, D., Robertson, M.B. 1997:** Cues by which suspended-leaf nests of *Euryattus* (Araneae: Salticidae) females are recognized by conspecific males and by aggressive-mimic salticid, *Portia fimbriata*. JOURNAL OF ZOOLOGY LONDON 243: 29-46.
- Lauder, G. V. 1983:** Functional and morphological basis of tropic specialization in sunfishes (Teleostei: Centrarchidae). JOURNAL OF MORPHOLOGY 178: 1-21.
- Li, D., Jackson, R. R. 1997:** Influence of diet on survivorship and growth in *Portia fimbriata*, an araneophagic jumping spider (Araneae: Salticidae). JOURNAL OF ZOOLOGY 75: 1652-1658.
- MacArthur, R. H., Pianka, E. R. 1966:** On optimal use of a patchy environment. AMERICAN NATURALIST 100: 603-609.
- Mathew, A.P. 1954:** Observation on the habits of two spider mimics of the red ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabr.). JOURNAL OF BOMBAY NATURAL HISTORICAL SOCIETY 52: 249-263.
- McKeown, K.C. 1952:** Australian spiders. Their lives and habitats. ANGUS AND ROBERTSON, Sydney.
- Milbrath, L. R., Tauber, M. J., Tauber, C. 1993:** Prey specificity in *Chrysopa*: an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior. ECOLOGY 75/5: 1384-1393.
- Miller, J. S. 1987:** Host-plant relationships in the Papilionidae (Lepidoptera): parallel cladogenesis or colonization? CLADISTICS 3: 105-120.
- Mizuno, M., Itioka, T., Tatematsu Y., Ito, Y. 1997:** Food utilization of aphidophagus hoverfly larvae (Diptera: Syrphidae, Chamaemyiidae) on herbaceous plants in an urban habitat. ECOLOGICAL RESEARCH 12: 239-248.
- Morrison, N.H. 1981:** Fly mimicry by a jumping spider (Salticidae). AUSTRALIAN ENTOMOLOGICAL MAGAZINE 8/2-3: 22.
- Naganuma, K. H., Roughgarden, J. D. 1990:** Optimal body size in *Lesser Antillean Anolis* lizards; a mechanistic approach. ECOLOGICAL MONOGRAPHS 60: 239-256.
- Nentwig, W. (ed.) 1987:** Ecophysiology of Spiders. SPRINGER-VERLAG, Berlin-Heidelberg.
- Nentwig, W., Wissel, C. 1986:** A comparison of prey lengths among spiders. OECOLOGIA 68/4: 595-600.
- Obrycki, J. J., Tauber M. J., Tauber, C. A., Ruberson, J. R. in prep.:** Prey Specialization in Insect Predators.
- Olive, C. W. 1980:** Foraging specializations in orb-weaving spiders. ECOLOGY 61/5: 1133-1144.

- Oliveira, P.S., Sazima, I. 1984:** The adaptive basis of ant-mimicry in a neotropical *Aphantochilid* spider (Araneae, Aphantochilidae). *BIOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY* 22/2: 145-155.
- Partridge, L., Green, P. 1985:** Intraspecific feeding specializations and population dynamics. *BEHAVIORAL ECOLOGY* 32/1: 207-226.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C. A. 1991:** Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. *OECOLOGIA* 88: 277-288.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C. A., Anderson, C. R. 1994:** Consequences and plasticity of the specialized predatory behaviour of stream-dwelling stonefly larvae. *ECOLOGY* 75/1: 166-181.
- Pekár, S., Brabec, M. 2009:** Moderní analýza biologických dat. Zobecněné lineární modely v prostředí R. SCIENTIA, Praha.
- Pekár, S., Jackson R. R. in prep.:** Diets of spiders (Arachnida: Aranea): from euryphages to stenophages.
- Pekár, S., Král, J., Malten, A., Komposch, C. 2005:** Comparison of natural histories and karyotypes of two closely related ant-eating spiders, *Zodarion hamatum* and *Z. italicum* (Araneae: Zodariidae). *JOURNAL OF NATURAL HISTORY* 39/19: 1583-1596.
- Pekár, S., Toft, S., Hrušková, M., Mayntz, D. 2008:** Dietary and prey-capture adaptations by which *Zodarion germanicum*, an ant-eating spider (Araneae: Zodariidae), specialises on the Formicinae. *NATURWISSENSCHAFTEN* 95: 233-239.
- Pianka, E. R. 1966:** Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *AMERICAN NATURALIST* 100: 33-46.
- Pianka, E. R. 1981:** *Evolutionary Ecology*. HARPER & ROW, New York.
- Platnick, N.I. 2011:** The World Spider Catalog, Version 11.5. <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/INTRO1.html> (přístup 20.4.2011). THE AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY, New York.
- Pollard, S.D., Jackson, R.R., Van Olphen A., Robertson, M.W. 1995:** Does *Dysdera crocata* (Araneae Dysderidae) prefer woodlice as prey? *ETHOLOGY ECOLOGY & EVOLUTION* 7: 271-275.
- Pulliam, H. R. 1985:** Foraging efficiency, resource partitioning, and the coexistence of sparrow species. *ECOLOGY* 66: 1829-1836.
- R Development Core Team 2011:** A language and Environment for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>. (přístup 1.4.2011). R FOUNDATION FOR STATISTICAL COMPUTING, Austria.
- Reichert, S.A., Luczak J. 1982:** Spider Foraging: Behavioral responses to prey. *In: Vit, P.N., Rovner, J.S. (eds.). Spider communication, mechanism and ecological significance*. PRINCETON UNIVERSITY PRESS, Princeton, New Jersey: 353-385.
- Robinson, M.H. 1980:** The ecology and behaviour of tropical spiders. *In: Gruber, J.W., Verlag H.E. Proceedings of the 8 th International Congress of Arachnology: ENVIRONMENTAL CONSERVATION* 7: 13-32.

- Řezáč M. in press:** Rozšíření a stanovištní nároky pavouků šestioček rodu *Dysdera* (Araneae: Dysderidae) v Česku (Distribution of the six-eyed spiders of the genus *Dysdera* (Araneae: Dysderidae) in Czechia). PŘÍRODA.
- Řezáč, M., Král, J., Pekár, S. 2007:** The spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in central Europe: Revision and natural history. THE JOURNAL OF ARACHNOLOGY 35: 432-462.
- Řezáč, M., Pekár, S. 2007:** Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. PHYSIOLOGICAL ENTOMOLOGY 32: 367-371.
- Řezáč, M., Pekár, S., Lubin, Y. 2008:** How oniscophagous spiders overcome woodlouse armour. JOURNAL OF ZOOLOGY 1: 1-8.
- Schmalzfuss, H. 1984:** Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. SYMPOSIA OF THE ZOOLOGICAL SOCIETY OF LONDON 53: 49-63.
- Schoener, T. W. 1971:** Theory of feeding strategies. ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 2: 369-403.
- Steghaus-Kovac, S., Maschwitz, U. 1993:** Predation on earwigs: a novel diet specialization within the genus *Leptogenys* (Formicidae: Ponerinae). INSECTES SOCIAUX 40: 337-340.
- Steidle, J.L.M., van Loon, J.J.A. 2003:** Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. ENTOMOLOGIA EXPERIMENTALIS ET APPLICATA 108: 133-148.
- Stephans, D.W., Krebs, J.R. 1986:** Foraging theory. PRINCETON UNIVERSITY PRESS, Princeton, New Jersey.
- Sunderland, K.D., Sutton, S.L. 1980:** A serological study of arthropod predation on woodlice in a dune grassland ecosystem. JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY 49: 987-1004.
- Sutton, S.L. 1980:** Woodlice. PERGAMON PRESS, New York.
- Tietjen, W.J., Ayyagari, L., Uetz, G.W. 1987:** Symbiosis between social spiders and yeasts: The role in prey attraction. PSYCHE 94: 151-158.
- Toft, S. 1999:** Prey choice and spider fitness. Proceedings of a symposium at the XIV International Arachnological Congress. JOURNAL OF ARACHNOLOGY 4: 301-307.
- Toft, S., Wise, D. H. 1999:** Behavioral and ecophysiological responses of a generalist predator to single- and mixed-species diets of different quality. OECOLOGIA 119/1: 198-207.