

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Jan Raška

Reakce skákavky *Evarcha arcuata* na aposematické plošnice

Reactions of the jumping spider *Evarcha arcuata* to aposematic true bugs

Diplomová práce

Školitelka: Doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konsultant: Prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Praha 2011

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 29. 8. 2011

Podpis

Poděkování:

Na prvním místě musím poděkovat své školitelce doc. Exnerové a konsultantovi prof. Štysovi za obrovské množství rad a připomínek během všech fází tvorby této práce, zvlášť pak musím ocenit jejich nezměrnou trpělivost a shovívavost. Dále děkuji Mgr. Heleně Šimůnkové a Mgr. Kateřině Hotové Svádové, Ph.D. za základní design pokusů a Doc. Mgr. Stanovi Pekárovi, Ph.D. za pomoc při optimalisaci metodiky. Panu Doležalovi jsem vděčný za poskytování krmiva pro pavouky a Petru Dolejšovi, Martině Gregorovičové, Petru Kmentovi a Petru Šípkovi patří mé díky za poskytnutí článků klíčových pro tuto práci. Poděkování samozřejmě patří i mé rodině, Pětě, spolužákům a přátelům, kterým jsem vděčný nejen za psychickou podporu, ale i za mnohdy velice fyzický podíl na této práci.

Abstrakt:

Tato práce sleduje vliv jednotlivých vlastností kořisti na prediční chování druhu *Evarcha arcuata* (Araneae: Salticidae) Přirozeně zbarvené aposematické larvy *Pyrrhocoris apterus* byly srovnávány se dvěma typy kořisti: 1) se stejně zbarvenými, ale obrannou sekrecí odlišnými larvami *Scantius aegyptius* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) a 2) s odlišně zbarvenými larvami bílých mutantů *P. apterus*. Ve srovnání *P. apterus* a *S. aegyptius* bylo zjištěno, že obranná sekrece *S. aegyptius* je méně účinná při první interakci s predátorem, ale po několika předloženích nebyl rozdíl reakcí pavouka mezi těmito dvěma druhy zřejmý. Při změně druhu kořisti *E. arcuata* symetricky a výrazně generalizovala mezi oběma druhy. V paměťovém testu byl ale prokázán výrazný rozdíl – zatímco *P. apterus* se pavouk vyhýbal i po jednom dni, na *S. aegyptius* útočil stejně, jako by byl naivní. U barevných forem *P. apterus* bylo chování pavouků v učicí sekvenci obdobné, symetrická byla i generalisace. V paměťovém testu uspěly obě dvě formy (pavouci prokázali rozdíl ve srovnání s naivními), na bílé mutanty bylo ale vedeno znatelně víc úspěšných útoků než na červené.

Klíčová slova: Aposematismus, mimikry, aversivní učení, generalisace, paměť, skákavky, *Evarcha arcuata*, ploštice, *Pyrrhocoris apterus*, *Scantius aegyptius*.

Abstract:

This paper studies the effect of qualities of a prey on predatory behaviour of *Evarcha arcuata* (Araneae: Salticidae). Naturally coloured aposematic larvae of *Pyrrhocoris apterus* have been compared to two types of prey: 1) to identically coloured but in defensive secretion different larvae of *Scantius aegyptius*, and 2) differently coloured larvae of white mutants of *P. apterus*. The defensive secretion of *S. aegyptius* has been found less effective in the first interaction with predator than that of *P. apterus*, however, after several trials the difference of reactions of the spider has not been noticeable. When changed the species of prey, *E. arcuata* has symmetrically and considerably generalised between the two species. Significant difference has been established in memory test – while *P. apterus* has been avoided even after one day, *S. aegyptius* has been attacked as though the spiders were naive. The learning sequence has been similar in both colour forms of *P. apterus*; the generalisation of the two colours has been symmetrical as well. Both colour forms succeeded in memory test (e.g. spiders have proven difference in comparison with the naive ones), however, white mutants have been successfully attacked significantly more than the red ones.

Key words: Aposematism, mimicry, avoidance learning, generalisation, memory, jumping spiders, *Evarcha arcuata*, true bugs, *Pyrrhocoris apterus*, *Scantius aegyptius*.

Obsah:

1. Úvod.....	6
2. Cíle práce.....	7
3. Literární přehled	
3.1. Mimese a aposematismus.....	8
3.2. Aversivní učení.....	9
3.3. Skákavky.....	13
3.4. Použité druhy.....	16
4. Metodika	
4.1. Chov pokusných zvířat.....	21
4.2. Celkové uspořádání pokusů.....	22
4.3. Jednotlivé fáze pokusů.....	23
4.4. Statistické vyhodnocení dat.....	26
5. Výsledky	
5.1. Celkové výsledky.....	30
5.2. <i>S. aegyptius</i> a <i>P. apterus</i> (červená forma)	32
5.3. Červená a bílá forma <i>P. apterus</i>	38
6. Diskuse	
6.1. Celkové výsledky.....	44
6.2. <i>S. aegyptius</i> a <i>P. apterus</i> (červená forma)	47
6.3. Červená a bílá forma <i>P. apterus</i>	49
7. Závěr.....	52
8. Použitá literatura.....	53

1. Úvod

Mimikry a aposematismus jsou objektem systematického zájmu vědců už téměř sto padesát let (Bates 1862, Wallace 1867), toto zkoumání ale za tu dobu přineslo víc otázek než odpovědí. Původně jasně rozdělené kategorie (např. kryptická/aposematická kořist, dobrá/špatná obrana proti predátorovi) byly relativisovány a bylo u nich zjištěno mnoho variabilních aspektů, které tuto oblast výzkumu ještě více komplikují.

Vzhledem ke složitosti celé problematiky byly zásadní otázky fungování aposematismu a mimetických vztahů zkoumány převážně umělými modely (např. Speed et Turner 1999). Ačkoliv počet prací s reálnými predátory je také dosti vysoký, málo z nich pracuje s více predátory s odlišným vztahem ke kořisti (např. Exnerová et al. 2003). I tak je ale spektrum použitých predátorů žalostně malé a je v drtivé většině omezeno na ptáky. Prací na bezobratlých predátorech je pak naprosté minimum.

V této práci byl prozkoumán vztah skákavky *Evarcha arcuata* (Clerck 1757) ke třem typům kořisti: aposematicky zbarveným larvám *Scantius aegyptius* (L. 1758), přirozeně aposematicky zbarveným larvám *Pyrrhocoris apterus* (L. 1758) a larvám bíle krypticky zbarvených mutantů *P. apterus*.

Ve srovnání *S. aegyptius* s *P. apterus* byl zjišťován mimetický vztah larev těchto dvou druhů. U obou druhů nejprve byla učicí sekvencí zjišťována jejich nepoživatelnost pro predátora a schopnost predátora naučit se jim vyhýbat, pak byla jejich testována schopnost generalisace mezi nimi a zapamatovatelnosti pro predátora.

Srovnáním barevných mutací *P. apterus* byl zjišťován význam výrazného zbarvení pro obranu před predátorem. Zkoumány byly zvláště možnosti nenaučené averse, rychlejšího učení, většího prospěchu z generalisace a lepší zapamatovatelnosti u výrazně zbarvené barevné varianty.

2. Cíle práce

- 1) Ověření schopnosti *E. arcuata* naučit se vyhýbat nevhodné kořisti.
- 2) Zjištění vlivu barvy kořisti na učení *E. arcuata*.
- 3) Srovnání míry nepoživatelnosti druhů *P. apterus* a *S. aegyptius* pro *E. arcuata*.
- 4) Otestování schopnosti *E. arcuata* generalizovat/diskriminovat mezi kořistí 1) stejného druhu, ale jiné barvy, 2) jiného druhu, ale stejné barvy.
- 5) Prozkoumání případné zrychlení či zpomalení učení po změně kořisti.
- 6) Určení vzájemné posice druhů *P. apterus* a *S. aegyptius* v batesovsko-müllerovském kontinuu.
- 7) Otestování schopnosti *E. arcuata* zapamatovat si nevhodnost kořisti.
- 8) Ověření vlivu barvy/druhu na zapamatovatelnost kořisti.

3. Literární přehled

3.1. Mimese a aposematismus

Pojem aposematismus byl původně používán výslovně pro varovné zbarvení u druhů dobře chráněných před predátory; varovně zbarvené, ale nechráněné druhy byly označovány jako pseudoaposematické (Poulton 1890). V dnešním významu může být aposematismus chápán jako spojení výstražného signálu určeného predátorovi (nápadné zbarvení, zvuk, pach nebo chování) a nevhodnosti signalizujícího jako kořisti (Mappes et al. 2005). Ani tato definice tedy nezahrnuje výstražně signalisující, ale požitelné druhy; ty jsou řazeny do specifické kategorie mimese (tzv. batesovské, viz níže).

Aposematický signál v ideálním případě u predátora zvyšuje opatrnost, urychluje aversivní učení, podporuje rozpoznávání a zapamatovatelnost (Ruxton et al. 2004). Proto má často multimodální charakter – ten slouží k zesílení výsledného účinku signalisace (Rowe et Guilford 1999), ale i jako pojistka právě pro případ, že je predátor necitlivý vůči některému ze signálů (například barvoslepý) (Rotschild 1961).

Aposematismus sám o sobě není možné prohlásit za mimesi ani ve volném slova smyslu, tedy za „povrchní podobnost dvou organismů“ (Poulton 1909). Hraje ale klíčovou roli ve dvou typech mimese, batesovské a müllerovské. O batesovskou mimesi se jedná v případě, kdy požitelný druh (mimetik) „parasituje“ na dobře chráněném druhu (modelu) tím, že tvoří jeho „mimetickou analogii“ (Bates 1862). Diametrálně odlišným případem je müllerovská mimese, kdy se nepožitelné druhy napodobují navzájem; důsledkem je snazší učení nepožitelnosti těchto druhů pro predátory (Müller 1879). Batesovská mimese obecně prospívá mimetikovi a škodí modelu, zatímco müllerovská mimese je mutualistická, prospěšná oběma stranám (Balogh et al. 2008).

Už Wallace (1882) si ale všiml, že rozlišení batesovských a müllerovských mimetiků není tak jednoduché – někteří členové těchto tzv. mimetických komplexů jsou například chráněni pouze před některými predátory, a proto napodobují komplexně chráněné modely.

Rozdělení batesovské a müllerovské mimese není ostré, navíc je velmi relativní – mimetik jednoho druhu může zároveň sloužit jako model druhu jinému (Carpenter et Ford 1933). Závisí pak také na vnějších okolnostech, zvláště na dostupnosti zdrojů potravy predátora (Carpenter et Ford 1933). Situace, kdy mírně nepoživatelný druh napodobuje dobře chráněný druh, je pak označována jako kvazi-batesovská mimese; ani jedna ze stran této interakce tedy není plně požitelná, přesto v tomto případě mimetik znevýhodňuje svůj model podobně jako při batesovské mimesi (Speed 1993). V zásadě obdobným vztahem, ale s jinými důsledky, je kvazi-müllerovská mimese (Speed et Turner 1999, Balogh et al. 2008). I v tomto případě se jedná o podobnost dobře chráněného modelu a pouze částečně chráněného mimetika, zásadním rozdílem ale je, že tento vztah poskytuje výhodu oběma stranám podobně jako müllerovská mimese (Speed et Turner 1999, Balogh et al. 2008). Výsledná relativisace rolí modelu a mimetika ještě více komplikuje definici aposematismu; lze ale říci, že kromě čistě batesovských mimetiků je možné všechny členy batesovsko-müllerovského kontinua považovat za aposematiky *sensu* Mappes et al. 2005.

Vzhledem k tomu, že pro rozlišení zmíněných typů mimese je třeba brát ohled na mnoho aspektů (generalisace či diskriminace predátorem, izolovaný vliv jednotlivých druhů na predátora), nepřekvapuje, že jejich výzkum je zpravidla omezen na teoretické modely (např. Speed et Turner 1999). Zkušenost s živými predátory (*Parus major* L. 1758) nasvědčuje tomu, že vztah částečně a plně chráněné kořisti má tendence být spíše kvazi-müllerovský než kvazi-batesovský; navíc ani batesovský mimetik neškodí modelu tak, jak by se čekalo (Rowland et al. 2007). Pro fungování vztahu model-mimetik je ale zásadní, aby model byl predátorovi dostupnější než jeho mimetik (Wallace 1867, Rowland et al. 2007).

3.2. Aversivní učení

Poznatky o aversivním učení predátorů ve vztahu k nechutné nebo nebezpečné kořisti (v angličtině *prey avoidance learning*) jsou v drtivé většině získány na obratlovcích, převážně na několika málo modelových druzích ptáků (hl. kuřata (*Gallus gallus domesticus* (L. 1758)) a sýkory koňadry (*Parus major*); pokusy na jiných predátorech pak slouží spíše k ověření širší platnosti poznatků získaných na těchto modelových druzích.

V přístupu predátora ke kořisti hraje už při prvním setkání významnou roli celá řada dalších faktorů, z nichž zde budou zmíněny pouze některé. Například už naivní kuřata projevila aversi vůči aposematicky (žluto-černě, žlutě) zbarvené kořisti, kterou konsumovala méně než kořist zbarvenou olivově či přirozeně (Schuler et Hesse 1985, Hauglund et al. 2006), podobný efekt měla na kuřata agregace kořisti (Gamberale et Sillén-Tullberg 1996a). Tato „nenaučená averse“ se vyskytuje v různé míře, od tendence mírné averse a mírně zvýšené opatrnosti až k intenzivnímu odporu (Ruxton et al. 2004). Roli v míře nenaučené averse mohou hrát různé faktory – například nepoživatelná kořist značená symetrickým vzorem byla při prvním předložení odmítána kuřaty častěji než kořist s asymetrickým vzorem (Forsman et Merilaita 1999).

Volně žijící ptáci (kos *Turdus merula* L. 1758, červenka *Erithacus rubecula* (L. 1758)) projevovali také potravní konservativismus, tedy preferenci známé potravy oproti nové – pokud jim do krmítka bylo zároveň s krměním původní barvy (červená, zelená nebo žlutá) přidáno krmění nové barvy, ptákům trvalo 3-125 opakování, než novou potravu začali konsumovat (Marples et al. 1998). Na podobném základu funguje neofobie, tedy averse k nové potravě – u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata* (L. 1758)) nepříjemná zkušenost s potravou nové barvy zvýšila aversi i vůči jiné nové potravě (Schlenoff 1984). Neofobie může být jedním z mechanismů, které umožňují počátek evoluce aposematismu (Lindström et al. 2001).

I v případě, že predátor (*P. major*) neprojevoval žádnou aversi při prvním předložení, naučil se rychleji vyhýbat aposematické než kryptické kořisti (Sillén-Tullberg 1985). Podobných výsledků bylo dosaženo i u kuřat – ta se naučila rychleji vyhýbat černo-žlutě natřeným červům než přirozeně zbarveným (Hauglund et al. 2006). Učení u kuřat podporovala hlavně samotná barva kořisti, kontrast s podkladem měl méně výrazný efekt (Gamberale-Stille et Guilford 2003). Pokles počtu útoků kuřat byl výraznější i v případě, pokud nechutná a výstražně zbarvená kořist tvořila agregaci (Gagliardo et Guilford 1993).

Při učení také hraje výraznou roli neofobie – koňadry se rychleji naučily vyhýbat nápadné nepoživatelné umělé kořisti, pokud jim předtím byla předkládána požitelná kryptická umělá kořist (Lindström et al. 2001). Podobně se kuřata mnohem rychleji naučila vyhýbat vodě obsahující chinin, pokud měla jinou barvu než voda dříve předkládaná, nekontaminovaná (Shettleworth 1972).

Zajímavý je také vliv barvy na schopnost generalisace naučené averse mezi různou kořistí. Koňadry se naučily vyhýbat se žlutým mutantům *P. apterus* stejně rychle jako červeným, přirozeně zbarveným jedincům; avšak zatímco zkušenost nabytá na žlutých ploštících byly schopny aplikovat na červeně zbarvené jedince, opačným směrem tuto schopnost neprojevíly (Svádová et al. 2009). Podobně vlhovec (*Agelaius phoeniceus* (L. 1766)) generalisoval naučenou aversi k potravě spojenou s červeným barevným signálem na více odstínů červené, zatímco u zelené byla generalisace na jiné odstíny minimální (Mason et Reidinger 1983). Obecně platí, že mechanismus generalisace zvýhodňuje nápadnou kořist – ať už je to dáno její výraznější barvou (Gamberale-Stille et Sillén-Tullberg 1999), větší velikostí či tvorbou agregací (Gamberale et Sillén-Tullberg 1996b). Vzor kresby kořisti pak měl (alespoň u kuřat) překvapivě nízký vliv na generalisaci, klíčová byla právě barva kořisti (Aronsson et Gamberale-Stille 2008).

Při *avoidance learning* může hrát významnou roli multimodální signalisace. Kuřata se rychleji naučila vyhýbat nechutné kořisti, pokud k optickému signálu bylo přidáno bzučení nebo pach (Rowe et Guilford 1999). Platí ale, že jednotlivá složka výsledného signálu může, ale nemusí posilovat aposematický efekt. Například fialová ani zelená barva zkombinované s jinou signalisací (akustickou, chemickou) nijak nepodporovaly aversivní učení predátorů, zatímco červená a žlutá barva zesilovaly výsledný signál (Rowe et Guilford 1999), obdobná situace nastala u olfaktorické složky: zatímco vůně mandlí dokázala urychlit učení kuřat a dokonce získat dominanci nad optickým signálem, vanilin tyto účinky neměl (Roper et Marples 1996).

Je vhodné poznamenat, že informace získané na modelových druzích často neplatí už u druhů blízce příbuzných: například naivní sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus* (L. 1758)) a uhelníci (*Periparus ater* (L. 1758)) vykazovaly nenaučenou aversi vůči aposematické kořisti, oproti tomu sýkory koňadry (*P. major*) a parukářky (*Lophophanes cristatus* (L. 1758)) tuto aversi neměly a musely se naučit vyhýbat této kořisti (Exnerová et al. 2007).

I jiní obratlovci samozřejmě disponují schopností *prey avoidance learning*. Není u nich ale zdaleka prozkoumána tak detailně jako u ptáků, proto zde bude zmíněna pouze zběžně. U savců je překvapivě málo údajů o srovnatelných s ostatními skupinami, důraz je kladen na zcela jiné aspekty *avoidance learning*, zvláště fyziologické a psychologické; znám je

například vliv akustického signálu nepoživatelných přástevníků (čeled' Arctiidae) na netopýry druhu *Eptesicus fuscus* (Palisot de Beauvois 1796) (Hristov et Conner 2005) a schopnost australských vakomyší (*Planigale maculata* (Gould 1851)) naučit se už po jednom předložení vyhýbat juvenilům invazní ropuchy *Bufo marinus* (L. 1758) i cvrčkům potřeným její sekrecí (Webb et al. 2008).

Ještěři (konkrétně druh *Anolis carolinensis* Voigt 1832) byli schopni se při krátkce po sobě opakovaném předkládání naučit vyhýbat nepoživatelným plošticím (*Cosmopepla bimaculata* (Thomas 1865) (Pentatomidae), *Sehirus cinctus cinctus* (Palisot de Beauvois 1811) (Cydnidae)), navíc se u nich tato schopnost výrazně projevovala ještě po 2-3 dnech (Krall et al. 1997, 1999). Tej *Cnemidophorus tigris* (Baird et Girard, 1852) se na základě odlišně zbarveného pozadí (červené/zelené) naučil rozlišovat nevhodnou kořist ve spojení s jednou z barev, aversivním stimulem zde byl elektrický šok (Benes 1969).

Australské paropuchy (*Limnodynastes convexiusculus* (Macleay 1878)) se byly schopny naučit vyhýbat nepoživatelným pulcům *B. marinus* (Greenlees et al. 2010). Stejná schopnost byla pozorována u australských ostnoploutvých ryb (*Lates calcarifer* (Bloch 1790), *Hephaestus fuliginosus* (Macleay 1883)), u nich byla navíc ověřena schopnost *avoidance learning* na krátkou (v řádu minut) i středně dlouhou (jeden den) dobu (Crossland 2001). U okounka *Micropterus salmoides* (Lacepede 1802) při opakovaném předkládání klesal počet sežraných pulců ropuch *Bufo americanus* Holbrook 1836 a *Anaxyrus woodhousei* (Girard 1854) (Kruse et Stone 1984). Ostnoploutvá ryba *Chasmodes bosquianus* (Lacepede 1800) a halančík *Fundulus heteroclitus* (L. 1766) se během dvou dnů naučili odmítat krmení vyrobené ze sépií s přidanou obrannou látkou nahožábřých plžů; první druh se pak vyhýbal jakékoliv sépiové potravě, zatímco druhý přímo rozlišoval přítomnost obranné látky (Long et Hay 2006).

Ve srovnání s obratlovci jsou údaje o *avoidance learning* bezobratlých predátorů velice kusé. Jedinými skupinami, u nichž je tato schopnost podrobněji zkoumána, jsou kudlanky (Mantodea) a skákavky (Araneae: Salticidae).

Kudlanky (*Tenodera aridifolia* (Stoll 1813)) byly schopny naučit se vyhýbat nepoživatelné plošticí *Oncopeltus fasciatus* (Dallas 1852) (Heteroptera: Lygaeidae) – k tomu většině jedinců stačilo šest předložení této plošticce (Berenbaum et Miliczky 1984). Navíc u kudlanek tato informace přetrvávala velice dlouho, u některých jedinců dokonce tři týdny

(Berenbaum et Miliczky 1984). Při manipulaci se zbarvením plošnice bylo zjištěno, že dvě kontrastní barvy podporují učení lépe než jednolitě zbarvení (Bowdish et Bultman 1993) a že podstatnou roli hraje i kontrast s podkladem (Prudic et al. 2007). Vzhledem k tomu, že kudlanky pravděpodobně nemají barevné vidění (Prudic et al. 2007), je pravděpodobné, že k procesu učení stačil pouze kontrast jasu (tedy celkového množství odraženého viditelného světla) různých barev (Prudic et al. 2007). Naučená averse ale nebyla absolutní – zatímco první dvě kola útočily skoro všechny kudlanky, od třetího kola dál jich útočila vždy přibližně třetina, s vyšší průměrnou latencí útoků než v prvních dvou kolech (Bowdish et Bultman 1993).

Ačkoliv podrobná data chybí, výsledky nasvědčující *avoidance learning* byly získány i u jiných predátorů, například u šídel (*Aeschna grandis* L. 1758) – ta se v přírodě vyhýbala černo-žlutě natřené kořisti (tou byla buď moucha, nebo kousek gumy), zatímco žlutá kořist byla napadána občas a černá pravidelně (Kauppinen et Mappes 2003). Dokonce i *Caenorhabditis elegans* (Maupas 1899) (Nematoda) se svými 302 neurony se byl schopen během čtyř hodin naučit rozpoznávat chemickou stopu toxických bakterií a vyhýbat se jim (Zhang et al. 2005).

3.3. Skákavky

Skákavky (Araneae: Salticidae) patří mezi takzvané kursoriální pavouky, kteří k lovu nevyužívají síť, ale svou kořist napadají přímo (v případě skákavek charakteristickým skokem) (Richman et Jackson 1992). Tito pavouci mívají obecně mnohem lepší zrak než síťoví pavouci (Herberstein et Wignall 2011). Zrak skákavek ale vyniká i mezi kursoriálními pavouky – ve skutečnosti je v mnoha ohledech výrazně lepší než u jakéhokoliv živočicha obdobné velikosti (Harland et Jackson, v tisku) a optická orientace se výrazně uplatňuje ve většině prvků jejich chování, zvláště v orientaci v prostoru a epigamním chování (Land 1969).

Jedním z aspektů, které dělají zrak skákavek tak unikátním, je schopnost barevného vidění. To je pravděpodobně tetrachromatické, tedy se čtyřmi typy opsinů (fotoreceptivních proteinů) citlivých na různou vlnovou délku (Land 1969, Yamashita et Takeda 1976), ačkoliv někteří autoři (DeVoe 1975, Blest et al. 1981) popisují pouze tri- nebo

dichromatické vidění; nálezy nižšího počtu opsinů byly ale pravděpodobně způsobeny buď netypickým stavem u zkoumaných skákavek (*Phidippus regius* Koch 1846, resp. *Plexippus* sp.), spíše ale chybnou metodikou (zvláště v prvním případě). Z molekulárních analýz vyplývá, že tři ze čtyř opsinů skákavek byly pravděpodobně přítomny už u původního předka členovců (Koyanagi et al. 2008); nepřekvapí proto, že spektrální citlivost skákavek je dosti podobná té známé u hmyzu, s největší citlivostí ve středních a krátkých vlnových délkách (tedy přibližně 360-540 nm) (Yamashita 1985). Navíc ale skákavky mají unikátní „žlutý“ opsin, rozšiřující jejich spektrum vidění do delších vlnových délek (Yamashita et Takeda 1976). Výsledné spektrum citlivosti je neobyčejně široké, sahající od UV (330 nm) až po temně rudou (700 nm) (Peaslee et Wilson 1989). Schopnost barevného vidění skákavek byla potvrzena i behaviorálně – pavouci (*Hasarius adansoni* (Audouin 1826)) byli schopni naučit se vyhýbat barevně odlišené horké podložce, přičemž byli schopni od sebe odlišovat i žlutou a červenou, tedy barvy s dlouhou vlnovou délkou (Nakamura et Yamashita 2000).

Ačkoliv optická orientace je u skákavek dominantní, překvapivě významná je u nich i chemorecepce. Ta se u pavouků dělí na kontaktní („chuťovou“) a olfaktorickou („čichovou“) složku (Nelson et Jackson 2011). Mnohem rozšířenější se přitom jeví být kontaktní chemorecepce, zprostředkovaná chemoreceptivními orgány na koncích nohou (Foelix 1970). Tento typ chemorecepce může být využíván při predaci – pavouk díky ní například rozpozná nechutnou kořist (Holden 1975), nebo je schopen identifikovat kořist podle chemických stop na substrátu (Clark et al. 2000, Hoefler et al. 2002). U skákavek je využití chemických stop diskutabilní – zatímco u myrmekofágní skákavky *Habrocestum pulex* Hentz 1846 spouštěla chemická stopa mravenců predáční chování (Clark et al. 2000), u generalistického predátora *Phidippus audax* (Hentz 1845) byly výsledky na cvrčky pošlapaném filtračním papíru výrazně negativní (ačkoliv u slíďáků tento papír spouštěl predáční chování – často se do něj dokonce zakusovali) (Hoefler et al. 2002).

Významná je i role kontaktních feromonů ve vnitrodruhové, zvláště epigamní komunikaci. Feromony jsou zpravidla vypouštěny samicemi a slouží k přilákání samců, signalisaci vlastní identity a stimulaci pářicího chování samců (Gaskett 2007). Tyto feromony jsou zpravidla umístěovány na pavoučí vlákno (Gaskett 2007), které je díky svým vlastnostem a neustálé produkci takřka ideálním substrátem. Kontaktní feromony byly nalezeny mimo jiné u několika desítek druhů skákavek (Gaskett 2007), jako komunikační prostředek u nich tedy pravděpodobně hrají podstatnou roli.

Zatímco u kontaktní chemorecepce je úroveň poznání poměrně dobrá, u olfaktorické chemorecepce je mnoho zásadních aspektů prozkoumáno málo nebo vůbec. Předně není spolehlivě známo, kde přesně se nachází čichové orgány (Foelix 1996) – předpokládá se, že jsou spolu s kontaktními chemoreceptory přítomny na koncích nohou, u samců pak mohou být i na pedipalpech (Gaskett 2007). Olfaktorické smysly jsou u pavouků prozkoumány zvláště skrze epigamní funkci. Na dálku působící feromony byly nalezeny u deseti čeledí pavouků, prozkoumány byly zvláště u křížáků (čeleď Araneidae) a snovaček (čeleď Theridiidae) (Gaskett 2007). Vzhledem k tomu, že u většiny čeledí bylo studováno jen několik zástupců využívajících tento způsob komunikace (Gaskett 2007), lze očekávat, že její význam bude ve skutečnosti mnohem větší. Skákavky jsou v otázce využití feromonů vcelku důkladně prozkoumanou skupinou, přesto byly vzduchem přenášené feromony nalezeny jen u několika druhů (Gaskett 2007, Cross et Jackson 2009); jejich význam tedy pravděpodobně bude nižší než u jiných skupin pavouků.

Teprve nedávno bylo zjištěno, že pavouci mohou využívat čich i při získávání potravy. Schopnost orientovat se v Y-bludišti směrem k pachu kořisti byla spolehlivě potvrzena u potravně specializovaných skákavek, jejichž kořisti byli mravenci (Clark et al. 2000), jiné skákavky (Jackson et al. 2002) a komáři (Jackson et al. 2005). Vzhledem ke specialisaci těchto pavouků by bylo možno očekávat úzkou specifitu jejich receptorů. Bylo ale prokázáno, že pavouci nektarivorního druhu *Hibana futilis* (Banks 1898) (čeleď Anyphaenidae, šplhalkovití) nejenže dokázali nalézt nektar podle jeho přirozeného pachu, ale byli schopni se i naučit asociovat přítomnost nektaru s vůní vanilinu (Patt et Pfannenstiel 2008); pavouci tedy rozpoznávali pach látky, která pro ně v přirozeném prostředí neměla žádnou funkci. Zdá se tedy, že i u predace bude funkce čichu významnější, než se dosud soudilo; na druhou stranu, vzhledem k tomu, že tato funkce byla zatím prokázána u více či méně atypických druhů, nelze celkovou úroveň využití čichu při predaci u pavouků spolehlivě předjímat.

Kromě zrakových schopností vynikají skákavky mezi pavouky zvláště v komplexitě svého chování. Při lovu kupříkladu využívají terénu k snazšímu připlížení se ke kořisti; při tomto plížení se pohybují různými směry a často ztrácí kořist z dohledu, přesto si stále pamatují, že je kořist přítomna a kde se nachází (Hill 1979). U araneofágních skákavek byly také pozorovány Peckhamovské („predátorské“) mimikry, když vibracemi napodobovaly partnera své kořisti (Richman et Jackson 1992), drobnou kořist nebo pouhý list zachycený v pavučině (Jackson et Pollard 1996). Unikátní je u skákavek schopnost učení, které jim

pomáhá zvyšovat úspěšnost lovu a tvořit nové lovecké strategie (Edwards et Jackson 1994, Jackson et Pollard 1996).

Schopnost učení umožňuje skákavkám při opakovaném předložení rozpoznat nepoživatelnou kořist a vyhnout se jí. Už při druhém předložení ploštice *Oncopeltus fasciatus* u skákavek (*Phidippus spp.*) znatelně klesl počet útoků (Hill 2006), v osmém kole už nebyl zaznamenán žádný útok (Skow et Jakob 2006). Na druhou stranu se frekvence útoků už druhý den po učení vracela téměř na původní úroveň a během deseti dnů byla jakákoliv naučená averse zcela ztracena (Hill 2006). Naučená averse byla navíc spojena s kontextem prostředí – při jeho změně se počet útoků výrazně zvýšil (Skow et Jakob 2006).

3.4. Použité druhy

Pavouci

Skákavka černá (*Evarcha arcuata*, Araneae: Salticidae, tab. I-a,b) je hojným druhem vlhkých luk a nezastíněných palouků (Buchar et Kůrka 2001). Samice dosahují tělesné délky přibližně 7 mm, samec je o málo menší (Buchar et Kůrka 2001). Patří mezi generalistické predátory, což se mimo jiné projevuje na relativně nízké úspěšnosti jejich útoků (Dobroruka 1997). Ve srovnání s pavoukem bývá kořist o něco menší nebo přibližně stejně velká (Nentwig et Wissel 1986), na příliš velkou kořist *Evarcha* reaguje obranným výpadem – sice přiskočí ke kořisti, ale ihned se stáhne (Dobroruka 1997).

V laboratorních podmínkách loví *E. arcuata* nejvíce Diptera, dále Orthoptera, dospělé Lepidoptera, některá Hemiptera a dokonce i jiné pavouky (Nentwig 1986); vyskytovat se může i kanibalismus (osobní pozorování). Je zajímavé, nakolik je taxonomicky specifická predace ploštic – zatímco klopušky (čeleď Miridae) *E. arcuata* běžně loví a konzumuje, kněžicím (čeleď Pentatomidae) a lovčicím (čeleď Nabidae) se vyhýbá (Nentwig 1986). Tato averse se ukázala být oprávněnou, jelikož neopatrní jedinci, kteří sežrali larvu 3. instaru druhu *Graphosoma lineatum* (L. 1758) (Pentatomidae), zpravidla uhynuli do několika dnů (nepublikovaná data). Vysvětlení lze nalézt v odlišném složení sekrece metathorakálních žláz těchto skupin – zatímco žlázy Miridae produkují převážně estery

sloužící jako feromony, výrazně větší žlázy Pentatomidae produkují směs aldehydů a alkanů, sloužící k obraně proti širokému spektru predátorů (Raška 2009).

Častá predace ploštic byla pozorována u jiných druhů skákavek: při pozorování v přírodě tvořil druh *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois 1818) (Miridae) 22% kořisti *Phidippus audax* (Young 1989), ploštice tvořily po řádu Diptera druhou nejčastější kořist středoevropské skákavky *Yllenus arenarius* Menge 1868 (nejvíce přítom byla zastoupena čeled' podkornicovitých, Aradidae) (Bartos 2004).

Ploštice

Čeled' Pyrrhocoridae je v Evropě zastoupena pěti druhy, z nichž pouze tři mají širší areál rozšíření – *Pyrrhocoris apterus*, *Pyrrhocoris marginatus* (Kolenati 1845) a *Scantius aegyptius* (Moulet 1995, Aukema et Rieger 2001). *Pyrrhocoris niger* Reuter 1888 je pak endemitem Kréty a *Scantius forsteri* (F. 1781) je původně africký a asijský druh zavlečený na Sicílii (Moulet 1995, Aukema et Rieger 2001).

Zástupci této čeledi jsou převážně fytofágní, jejich potravu tvoří hlavně slézetvaré rostliny (Malvales) (Socha 1993, Schuh et Slater 1995); v Evropě často žijí v hrabance, kde se živí zralými semeny (Schuh et Slater 1995). Druhy *P. apterus* a *S. aegyptius* jsou černo-červeně aposematicky zbarveny, v dospělosti s podobnou kresbou na dorsální straně; oba druhy je díky tomu možno zařadit (spolu s více druhy z několika čeledí) do hypotetického mimetického komplexu evropských černo-červených aposematických ploštic (Schuh et Slater 1995, Hotová Svádová et al. 2010).

P. apterus (tab. I-c,d,f,g) je široce rozšířený druh západního Palearktu, často využívaný v laboratorních pokusech (Socha 1993). Jeho areál rozšíření sahá od západní a severní Evropy až do Číny (Moulet 1995, Aukema et Rieger 2001), navíc se tento druh dostává s rostlinným materiálem i za hranice svého areálu, takže bývá nalézán i v Anglii (Štys, osobní sdělení) a dokonce v severní a střední Americe (Pučkov 1974). Dosahuje velikosti 7-12 mm (Pučkov 1974). Ve středoevropských podmínkách se živí hlavně semeny lípy (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*), jiných Malvaceae s.str. a akátu (*Robinia pseudacacia*, Fabaceae) (Kristenová, v tisku). Pod živnými rostlinami běžně tvoří agregace (Socha 1993).

Areál druhu *S. aegyptius* (tab. I-e,h) je menší než u předchozího druhu, omezený na Středomoří a okolí Černého moře, zasahující do Střední Asie a Indie (Pučkov 1974, Aukema et Rieger 2001); jakožto invazní druh byl nalezen i v Kalifornii (Bryant 2009). Tento druh také vytváří početné agregace (Kiričenko 1952, Gidajatov 1967 ex Pučkov 1974) a může se vyskytovat na stejných stanovištích s *P. apterus* (Exnerová et Štys, osobní sdělení). *S. aegyptius* je se svou délkou 6-10 mm o něco menší než předešlý druh a živí se převážně semeny slézu (*Malva neglecta*, Malvaceae) (Pučkov 1974) a jiných bylinných Malvaceae s.str. (Exnerová a Štys, osobní sdělení).

Zatímco chemické složení sekrece *S. aegyptius* je prakticky neznámé (nebyly v ní ale nalezeny žádné látky obvyklé v obranné sekreci ploštic) (Farine, nepublikovaná data), u *P. apterus* je prozkoumáno vcelku dobře, a to jak v otázce složení, tak funkce. V sekreci metathorakálních žláz dospělců *P. apterus* převažuje *trans*-2-hexenal, zatímco larvální sekrece dorsoabdominálních žláz obsahuje hlavně 4-*oxo-trans*-2-oktenal (Farine et al. 1992a); u *P. marginatus* je pak složení sekrece téměř shodné (Farine, nepublikovaná data).

Sekrece obdobného složení jako u *P. apterus*, obsahující aldehydy, oxo-aldehydy a alkany, se vyskytuje u více skupin ploštic (zvláště nadčeledi Pentatomoidea) a je účinná v přímé obraně proti predátorům (review v Raška 2009); 4-*oxo-trans*-2-alkenaly by navíc mohly napodobovat mravenčí feromony (patřící často mezi ketony) a chránit svého producenta před těmito častými predátory ploštic (Aldrich 1988). Složením blízka (Farine et al. 1992b) sekrece jak larev, tak dospělců příbuzného druhu *Dysdercus cingulatus* (F. 1775) (Pyrrhocoridae) účinkuje jako repelent a kontaktní jed proti mravencům, navíc má efekt poplašného feromonu (Farine et al. 1987, 1988).

Imaga *P. apterus* jsou do značné míry nepoživatelný pro časté predátory hmyzu, pěvce. Z devíti testovaných, v Evropě běžných druhů projevíly aversi vůči dospělcům zvláště sýkory (např. *Parus major*, *Cyanistes caeruleus*), jiné druhy projevovaly nižší (např. zvonek zelený, *Carduelis chloris* (L. 1758)), výjimečně skoro žádnou (*Turdus merula*) aversi (Exnerová et al. 2003). Při pokusech s naivními sýkorami byla u některých druhů (např. *C. caeruleus*) pozorována neofobie vůči dospělcům *P. apterus* již při prvním předložení; druhy, u nichž se neofobie neprojevila (např. *P. major*), se během několika předložení naučily této plošticí vyhýbat (Exnerová et al. 2007, Svádová et al. 2009).

Larvy *P. apterus* byly pro sýkory (*P. major*, *C. caeruleus*) požitelnější než dospělci, hlavní příčinou přitom pravděpodobně byla menší velikost kořisti (Prokopová et al. 2010). *S. aegyptius* se pro pěvce projevil pouze jako mírně nepoživatelný, přesto se mu díky jeho podobnosti s *P. apterus* vyhýbali jak pěvci, kteří mohli mít zkušenost s oběma druhy (*Erithacus rubecula* a *Sylvia atricapilla* (L. 1758), oba přezimující v Mediteránu), tak ti, kteří se mohli setkat pouze s *P. apterus* (*P. major*, *C. caeruleus*) (Exnerová et al. 2005).

Zajímavý výzkum požitelnosti dospělců *P. apterus* obratlovci provedl Ullrich (1953): ryby (např. kapr *Cyprinus caprio* L. 1758, úhoř *Anguilla vulgaris* (L. 1758)) ploštice bez váhání konsumovaly; více jedinců pozřely i ropuchy (*Bufo bufo* (L. 1758), *B. viridis* Laurenti 1768), zato skokani (*Rana temporaria* L. 1758, *Pelophylax esculentus* (L. 1758)) se plošticím vyhýbali už po jednom předložení; ještěrka (*Lacerta agilis agilis* L. 1758) ploštici zkoumala, ale nesežrala ji; reakce ptáků byly dosti variabilní, zvláště u pěvců, ploštici sežral okamžitě například tukan (*Ramphastos toco* Müller 1776); co se savců týče, byl *P. apterus* bez problému požírán myší (*Mus musculus* L. 1758), pouze jeden kus sežral nosál (*Nasua rufa* L. 1766), primáti (např. makak *Macaca mulatta* (Zimmermann 1780), šimpanz *Pan troglodytes* Blumenbach 1775) ploštici většinou pouze očichali a nechali být, medvěd (*Helarctos malayanus* Raffles 1821) žral *P. apterus* ihned a bez zaváhání.



a)



b)



c)



d)



e)



f)



g)



h)

Tabule I: Druhy použité v pokusech: samice (a) a samec (b) *Evarcha arcuata*; dospělci červené (c) a bílé (d) formy *Pyrrhocoris apterus* a *Scantius aegyptius* (e); larvy červené (f) a bílé (g) formy *P. apterus* a *S. aegyptius* (h). Měřítko = 1 mm.

4. Metodika

4.1. Chov pokusných zvířat

Pavouci byli získáváni od května do srpna 2010 a od dubna do července roku 2011 v lokalitě Dalejského údolí (Praha, Česká republika), pokusy samotné probíhaly od července do poloviny září roku 2010 a od května do začátku srpna roku 2011. Mezi odchytom a pokusem uběhly vždy minimálně dva týdny. Během této doby byli pavouci chováni při teplotě 27°C a přirozeném světelném režimu v průhledných plastových nádobkách o objemu 40-60 ml (výška 70 mm, vnitřní průměr 30-33 mm). Pavouci měli k dispozici vodu dle libosti a dvakrát týdně jim byla podávána potrava (mikropterní *Drosophila melanogaster* v počtu 6-8 kusů týdně v závislosti na stadiu, pohlaví a velikosti pavouka); poslední krmení proběhlo přesně sedm dní před započítáním pokusu, každý pavouk byl v zajetí krmen minimálně třikrát.

Přirozeně zbarvené larvy 3. instaru *Pyrrhocoris apterus* byly získány buď z chovů (23-27°C, světelný režim 14h:10h světlo:tma), nebo odchyceny v přírodě (Dalejské údolí) několik dní před pokusy. Bílí mutanti 3. instaru *P. apterus* (popis viz Sláma 1998) byli získáni z chovu pocházejícího od R. Sochy z Entomologického ústavu AV ČR, chov byl veden za teploty 23°C a světelného režimu 16h:8h světlo:tma. Larvy 3. instaru *Scantius aegyptius* byly získány z chovů (27°C, světelný režim 16h:8h světlo:tma), ploštice pro tyto chovy byly odchyceny v Řecku na ostrově Kós. Ploštice *P. apterus* byly krmeny mírně nadrcenými semeny lípy malolisté (*Tilia cordata*), ploštice *S. aegyptius* byly krmeny semeny *Alcea rosea* a *Hybiscus syriacus*; všechny ploštice měly vodu dostupnou dle libosti. Mikropterní *D. melanogaster* byla odchovávána na živném substrátu při pokojové teplotě (20-25°C).

4.2. Celkové uspořádání pokusů

Průběh pokusů byl rozdělen na tři části, testující schopnost predátora 1) učit se vyhýbat nevhodné kořisti, 2) generalisovat mezi různými typy kořisti a 3) pamatovat si získanou informaci o kořisti. První fáze trvala pět kol, druhá fáze trvala tři kola a bezprostředně následovala po první fázi; třetí fáze pak byla započata až druhý den a trvala tři kola. Schéma uspořádání pokusů je uvedeno v tabulce 1. Pavouci byli rozděleni do pokusných skupin tak, aby mezi nimi nebyly výrazné rozdíly v zastoupení pohlaví a věku. Ideální poměr byl 35% samců, 35% samic a 30% juvenilů; výsledný poměr byl 60 samců, 53 samic a 47 juvenilů.

Pokusy byly provedeny v Petriho miskách o průměru 90 mm a výšce 13-17 mm, jejichž dno bylo vyloženo filtračním papírem s načrtnutou čtvercovou sítí o straně 1 cm pro snazší odhad vzdáleností při analýze. Kvůli aklimatisaci byl pavouk do misky umístěn vždy 60 minut před samotným pokusem. Samotné pokusy začínaly mezi 9:00 a 10:00 SELČ. V každém kole pokusů byla pavoukovi předložena kořist po dobu 10 minut, mezi jednotlivými koly byla přestávka 50 minut.

Pokud pavouk v prvním kole nezaútočil na kořist, ani se jí jiným způsobem nedotkl, byl vyřazen z pokusů. Aby se zabránilo nasycení pavouků během pokusů, byla jim po úspěšném útoku vždy po 2-3 minutách (tedy ve chvíli, kdy bylo prakticky jisté, že útok byl úspěšný) kořist odebrána. U *D. melanogaster* byla tato doba zkrácena na 1 minutu.

Kontrolní kolo proběhlo ihned po ukončení pokusů (po třetím kole druhého dne u testu učení, resp. po osmém kole prvního dne, pokud pavouk neabsolvoval paměťový test), pavoukům v něm byla předložena *D. melanogaster* pro ověření případné nasycenosti. Pokud pavouk nesežral kořist během pěti minut, byla mu do misky dodána druhá *D. melanogaster* (kvůli snížení možnosti neúspěchu z důvodu nízké aktivity kořisti); pokud nezaútočil ani na jednu kořist během dalších pěti minut, byl vyřazen a jeho výsledky nebyly použity. Pokud pavouk uhynul před ukončením pokusů (např. mezi prvním a druhým dnem pokusů), nebyly použity žádné jeho výsledky. Vyřazení jedinci byli později nahrazeni tak, aby ve všech skupinách bylo přibližně stejné množství pavouků.

Tab. 1: Schéma celkového uspořádání pokusů. Pavouci, jimž byla v šestém kole kořist změněna, nebyli použiti v testu paměti druhého dne.

1. den, kolo 1-5	1. den, kolo 6-8	1. den, kontrola	2. den, kolo 1-3	2. den, kontrola
<i>S. aegyptius</i> (S) (N = 40)	→ R (N = 20) → → S (N = 20) →	→	→ S (N = 20) →	→
<i>P. apterus</i> , bílá var. (W) (N = 40)	→ R (N = 20) → → W (N = 20) →	→	→ W (N = 20) →	→
<i>P. apterus</i> , červ. var. (R) (N = 60)	→ S (N = 20) → → W (N = 20) → → R (N = 20) →	→	→ R (N = 20) →	→
<i>D. melanogaster</i> (D) (N = 20)	→ D (N = 20) →	→	→ D (N = 20) →	→

4.3. Jednotlivé fáze pokusů

Učení

Pavoukům byla v pěti kolech předkládána vždy stejná kořist (přírodní larva 3. instaru *P. apterus*, larva 3. instaru bílé mutace *P. apterus*, larva 3. instaru *S. aegyptius* a *D. melanogaster* jakožto kontrolní požitelná kořist. Byl sledován rozdíl reakce na různou kořist při prvním předložení. Dále byl srovnáván vývoj počtu, latence a úspěšnosti útoků mezi prvním a pátým kolem a během všech pěti kol učicí sekvence. Z těchto srovnání byla zjišťována míra nepoživatelnosti kořisti pro predátora a schopnost učení predátora vzhledem ke zkušenosti s kořistí.

Generalisace

Po pěti kolech předkládání stejné kořisti byla pavoukům tato kořist buď změněna, pak byla sledována schopnost generalisace mezi původní a novou kořistí, nebo zůstala stále stejná a výsledky byly použity jako standard pro kontrolu generalizačních skupin; v obou případech se generalizační sekvence skládala ze tří kol. Porovnávány byly rozdíly v reakci na novou/nezměněnou kořist v šestém kole (tedy při prvním/šestém předložení) a osmém kole (třetím/osmém předložení) a na základě těchto informací byla odvozena míra a symetrie generalisace mezi jednotlivými barvami/druhy.

U pavouků, kterým byla kořist změněna, proběhlo bezprostředně po generalizačních testech kontrolní kolo.

Paměť

U pavouků poučených osmi koly předkládání stejné kořisti (viz Skow et Jakob 2006) bylo otestováno, nakolik si jsou schopni tuto zkušenost zapamatovat. Po osmém kole prvního dne jim bylo podáno několik kapek vody a byli v Petriho misce ponecháni přes noc. Druhý den jim byla ve třech kolech předložena stejná kořist jako předchozí den. První kolo druhého dne přitom proběhlo přibližně 24 hodin po prvním kole prvního dne. Srovnáním posledního kola prvního dne a prvního kola bylo ověřováno, zda a do jaké míry si pavouci z předcházejícího dne pamatují informace o vhodnosti/nevhodnosti dané kořisti. Srovnáním tří kol druhého dne s odpovídajícími koly prvního dne bylo zjišťováno, nakolik se reakce pavouků, kteří se s danou kořistí nesetkali jeden den, liší od naivních pavouků.

Ihned po ukončení paměťového testu následovalo u použitých pavouků kontrolní kolo.

U všech pokusů byl pořízen videozáznam (kamery Canon HG 20, Canon Legria FS22), který byl poté analyzován formou kontinuálního záznamu v programu Observer 3.0 (Noldus Information Technology, 1992). Hodnocené prvky chování pavouků i kořisti jsou uvedeny v tabulce 2.

Tab. 2: Prvky chování zaznamenávané při analýze videozáznamu.

prvek chování	český překlad	význam
calm*	klid	pavouk se nepohybuje, je klidný, maximálně se otáčí na místě
exploring	explorace	pavouk se pohybuje po misce, jeho pohyb přitom není orientovaný ke kořisti
interested >2 cm	zájem >2 cm	pavouk sleduje kořist ze vzdálenosti větší než 2 cm, na její pohyb reaguje otáčením hlavohrudí nebo celého těla
approach	přibližování	pavouk se pohybuje směrem ke kořisti, této činnosti předchází zájem o kořist
interested <2 cm	zájem <2 cm	pavouk sleduje kořist ze vzdálenosti menší než 2 cm, nerozhoduje, zda se k ní přiblížil on, nebo ona k němu
attack	útok	pavouk se pokouší zabořit chelicery do kořisti, tomu většinou předchází skok
contact	kontakt	pavouk se zlehka dotýká kořisti chemoreceptivními konci nohou, není přítomen ani náznak útoku
threat	hrozba	pavouk zvedá přední nohy směrem ke kořisti ve výstražné pozici, případně na ní doráží nohama nebo hlavohrudí
retreat	útek	pavouk se náhle, rychle a bez přípravy pohybuje směrem od kořisti
wiping	otírání	pavouk otírá ústní ústrojí o filtrační papír pohyby ze strany na stranu po střetu s kořistí
holding	držení	pavouk drží ulovenou kořist, ta nevykazuje známky života (tento prvek při úspěšném útoku běží do konce kola, i když byla pavoukovi kořist už odebrána)
calm bug	klidná kořist	kořist se nepohybuje, ani se nehýbe na místě
exploring bug	explorující kořist	kořist se pohybuje, stačí pohyb na místě
held bug	držená kořist	kořist je držena pavoukem (odpovídá „holding“ u pavouka)

4.4 Statistické vyhodnocení dat

Výsledná data byla analyzována pomocí programů R 2.12.2. (R Foundation for Statistical Computing, 2010) a Statistica 8 (Statsoft, Inc., 2006).

Použité závislé proměnné, jejich případné transformace a výsledné rozložení dat jsou uvedeny v tabulce 3.

Celkové závislosti proměnných

Byl srovnáván celkový vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných na počet útoků v jednom kole, latenci prvního útoku a přítomnost úspěšného útoku. Použitými závislými proměnnými byly kolo pokusu, typ kořisti, pohlaví/věk pavouka a explorační kořisti, zahrnuty byly i interakce prvního řádu těchto proměnných. U dat transformovaných na normální rozdělení (počet útoků, latence) byla pro testování použita vícecestná ANCOVA, pro zjištění vlivu proměnných na binomicky rozdělená data (přítomnost úspěšného útoku) byl použit χ^2 -test.

Tab. 3: Použité závislé proměnné, jejich transformace a rozdělení výsledných dat.

závislá proměnná	transformace	rozdělení dat
latence prvního útoku	$(\log x)^{0.5}$	normální rozdělení
počet útoků v jednom kole	$x^{0.5}$	normální rozdělení
přítomnost úspěšného útoku		binomické rozdělení
součet útoků v prvních pěti kolech		gama rozdělení
součet kol s přítomností útoku z prvních pěti		normální rozdělení
součet kol s úspěšným útokem z prvních pěti		Poissonovo rozdělení
počet neúspěšných interakcí v jednom kole		negativně binomické rozdělení
úspěšný útok v prvních 5 minutách kontr. kola		binomické rozdělení

Úspěšnost kontrolního kola byla kvůli nízké informační hodnotě vyloučena z celkové analýzy a byla testována samostatně. K analýze vlivu úspěšnosti kontrolního kola na počet útoků a latenci útoků byla použita jednocestná ANOVA, k analýze jeho vlivu na podíl úspěšně útočících pavouků pak χ^2 -test.

Kategorie „neútočných interakcí“ (contact, retreat, threat) byly pro účely analýzy sloučeny. Rozdělení výsledných dat bylo negativně binomické a pro analýzu vlivu vysvětlujících proměnných byl použit χ^2 -test. Data byla analyzována zvlášť pro celý datový soubor a zvlášť pro *P. apterus*.

Úvodní kolo

K testování závislých proměnných počtu útoků a latence prvního útoku byla použita vícefaktorová ANCOVA, použitými vysvětlujícími proměnnými byly typ kořisti, pohlaví/věk pavouka a explorační plošnice, stejný postup byl zvolen i u latence útoků; pro testování obou závislých proměnných byla použita vícefaktorová ANCOVA. Přítomnost úspěšného útoku pak byla testována χ^2 -testem, vysvětlující proměnné byly stejné jako u předchozích závislých proměnných. Ve všech třech případech byly vyloučeny interakce mezi vysvětlujícími proměnnými z důvodu vyšší úspěšnosti výsledných modelů (úspěšnost jednotlivých modelů byla srovnávána na základě hodnoty Akaikeho informačního kritéria).

Učení

Pro srovnání změny počtu útoků mezi prvním a pátým kolem byl použit párový t-test. Pro analýzu rozdílu latence mezi prvním a pátým kolem byla použita ANCOVA, v modelu byly použity vysvětlující proměnné typ kořisti, pohlaví/věk pavouka a explorační plošnice, bez interakce vysvětlujících proměnných. Rozdíl počtu pavouků s úspěšným útokem mezi koly byl analyzován χ^2 -testem, použité vysvětlující proměnné byly stejné jako u latence, i zde byly vyloučeny interakce proměnných.

Součet útoků během prvních pěti kol vykazoval bez započtení kontrolní kořisti (*D. melanogaster*) gama rozdělení (z analýzy ale musel být vyloučen jeden pavouk, který za celou dobu nezaútočil ani jednou), pro analýzu byla použita ANODEV (analog

ANOVA/ANCOVA použitelný pro gama rozdělení). Vysvětlujícími proměnnými byly typ kořisti a pohlaví/věk pavouka.

Součet kol (z prvních pěti), ve kterých proběhl útok, vykazoval normální rozdělení a k vlivu vysvětlujících proměnných (barva, pohlaví) byla použita ANOVA. Vysvětlujícími proměnnými byly typ kořisti a pohlaví/věk pavouka.

Součet kol (z prvních pěti), ve kterých proběhl úspěšný útok, vykazoval bez započtení kontrolní kořisti Poissonovo rozdělení a pro analýzu vlivu proměnných (barva, pohlaví) byl použit χ^2 -test. Vysvětlujícími proměnnými byly typ kořisti a pohlaví/věk pavouka.

Generalisace

V šestém kole byly reakce pavouků na novou kořist srovnávány s reakcemi pavouků, kteří dostávali stejnou kořist předchozích pět kol. Pro analýzu rozdílu počtu útoků byla použita ANCOVA, pro analýzu rozdílu podílu pavouků s úspěšným útokem χ^2 -test; použitými vysvětlujícími proměnnými byly typ kořisti, pohlaví/věk pavouka a explorace kořisti, bez interakcí těchto proměnných.

Paměť

Rozdíl počtu útoků mezi prvním a druhým dnem byl počítán párovým t-testem, srovnání proběhla dvě: mezi osmým kolem prvního dne a prvním kolem druhého dne a mezi prvními koly prvního a druhého dne. Analýza byla pro všechny typy kořisti provedena zvlášť.



Rozdíl počtu pavouků s úspěšným útokem byl analysován χ^2 -testem. Srovnávání proběhla dvě: mezi osmým kolem prvního dne a prvním kolem druhého dne a mezi prvními koly prvního a druhého dne. Použitými vysvětlujícími proměnnými byly den, pohlaví/věk pavouka a explorace kořisti. Analýza byla pro všechny typy kořisti provedena zvlášť.


Grafy

Všechny grafy použité v této práci byly vytvořeny v programu Statistica 8 (Statsoft, Inc., 2006). Všechny závislé proměnné (kromě podílu pavouků s úspěšnými útoky, který měl binomické rozdělení) byly znázorněny v krabicových grafech (Box Plot). Podíl pavouků s úspěšnými útoky byl znázorněn ve sloupcových grafech, zobrazujících průměr a 95% interval spolehlivosti (Means with Error Plot). Podíl úspěšně útočících pavouků byl znázorněn jako průměrný počet úspěšných útoků – vzhledem k binárnímu rozdělení byly tyto údaje ekvivalentní.

Legenda k použitým grafům je uvedena v tabulce 4.

Tab.4: Legenda k použitým grafům, zvláště pro Box Plot (většina proměnných) a pro Means with Error Plot (podíl úspěšně útočících pavouků).

Box Plot	
symbol	význam
■	medián
	25-75% kvantil
	neodlehle hodnoty
○	odlehle hodnoty
+	extrémní hodnoty

Means with Error Plot	
symbol	význam
■	průměr
	95% int. spolehlivosti

5. Výsledky

5.1. Celkové výsledky

Pro počet útoků byla klíčovou vysvětlující proměnnou explorace kořisti (ANCOVA, $F_{1,1201} = 74.058$, $p < 0.001$), vliv měl ale i věk/pohlaví pavouka (ANCOVA, $F_{2,1201} = 2.365$, $p = 0.094$) – samci útočili častěji než samice a juvenilové.

Podobně významný vliv měla explorace kořisti na podíl úspěšně útočících pavouků (tedy podíl předložení, která skončila úspěšným útokem) (χ^2 -test, $p < 0.001$), ten ale na rozdíl od počtu útoků pohlavím ani věkem ovlivněn nebyl (χ^2 -test, $p = 0.807$).

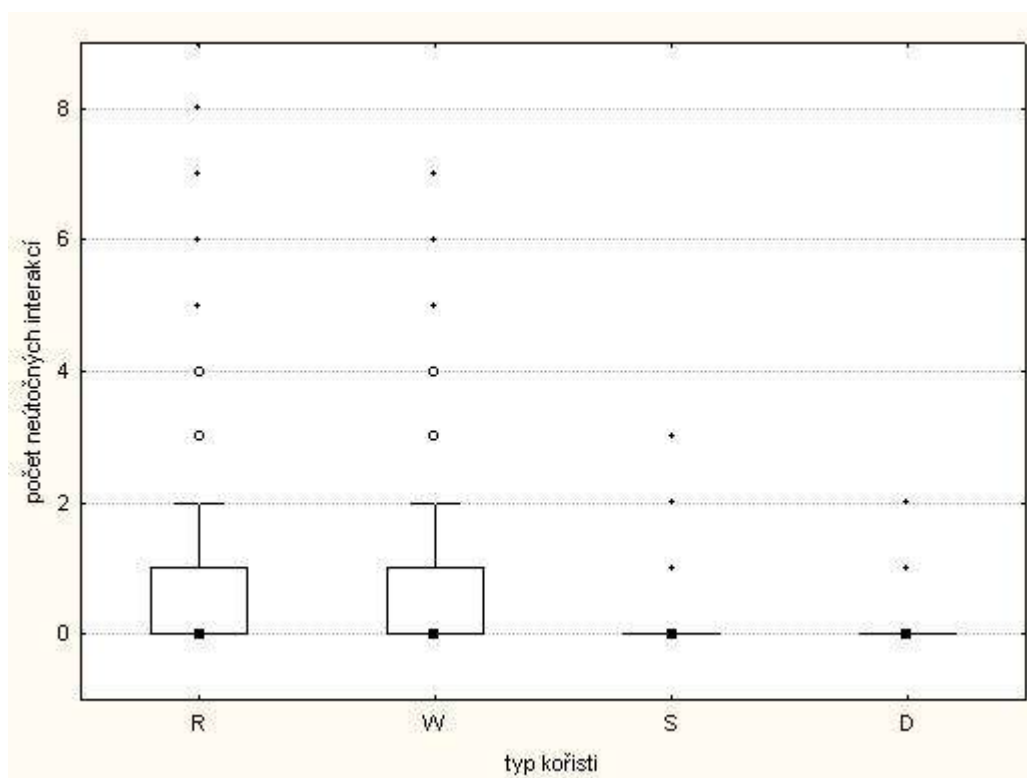
Explorace kořisti měla vliv i na latenci útoků (ANCOVA, $F_{1,842} = 32.63$, $p < 0.001$). Vliv v tomto případě měl i věk/pohlaví pavouků (ANCOVA, $F_{2,842} = 3.27$, $p = 0.0385$) – latence útoků byla překvapivě kratší u samic než u samců a juvenilů. V jednotlivých srovnáních ale pohlaví ani věk pavouků většinou nehrály výraznou roli. Pokud ano, budou tyto případy zmíněny v příslušných kapitolách.

Otestován byl i vztah výsledku kontrolního kola a celkového chování během pokusů. Byly porovnány dvě kategorie: pavouci, kteří úspěšně zaútočili na kontrolní *D. melanogaster* během pěti minut, a pavouci, kteří buď útočili až po této době, nebo útočili dříve, ale neúspěšně.

Nižší úspěšnost kontrolního kola průkazně souvisela s celkově delší latencí útoků (ANCOVA, $F_{1,1205} = 11.279$, $p < 0.001$) a nižším podílem úspěšně útočících pavouků (χ^2 -test, $p = 0.102$). Překvapivě ale nebyl ovlivněn celkový počet útoků (ANOVA, $F_{1,1678} = 0.885$, $p = 0.347$). Úspěšnost v kontrolním kole se lišila u jednotlivých typů kořisti, u červené formy *P. apterus* byla nižší než u bílé formy *P. apterus* a *S. aegyptius* (χ^2 -test, $p < 0.001$). V dílčích analýzách ale tato proměnná nebyla používána pro svou nízkou vypovídací hodnotu.

Přítomnost jiných interakcí než útoku (tedy dotyk kořisti, hrozba kořisti a útěk před kořistí) se omezovala téměř výhradně na *P. apterus* (obr. 1.1); u tohoto druhu pak byla častější u přirozeně zbarvených larev (χ^2 -test, $p < 0.001$); výrazný byl vliv explorační kořisti (Chí-kvadrát test, $p < 0.001$) i kola (χ^2 -test, $p < 0.001$) – počet neútočných interakcí se časem zvyšoval. Stimulem těchto aktivit ale zpravidla bylo přiblížení kořisti na příliš krátkou vzdálenost a pavouk v nich většinou hrál pasivní roli; v dílčích analýzách proto nebyly použity.

Z pokusů bylo vyloučeno celkem 37 pavouků: 19 nereagovalo na kořist v prvním kole, 12 nesežralo kořist v kontrolním kole a 6 uhynulo v průběhu pokusů. Vzhledem k rovnoměrnému rozdělení podle typů kořisti (i při započtení *D. melanogaster*) a k nízkému počtu vzorků nebyly tyto údaje dále statisticky zpracovávány.



Obr. 1.1: Počet neútočných interakcí (útěk, hrozba, kontakt) během jednoho kola v závislosti na předložené kořisti. R – červená forma *P. apterus* ($n = 60$), W – bílá forma *P. apterus* ($n = 40$), S – *S. aegyptius* ($n = 40$), D – kontrolní *D. melanogaster* ($n = 20$).

5.2. *S. aegyptius* a *P. apterus* (červená forma)

Úvodní reakce

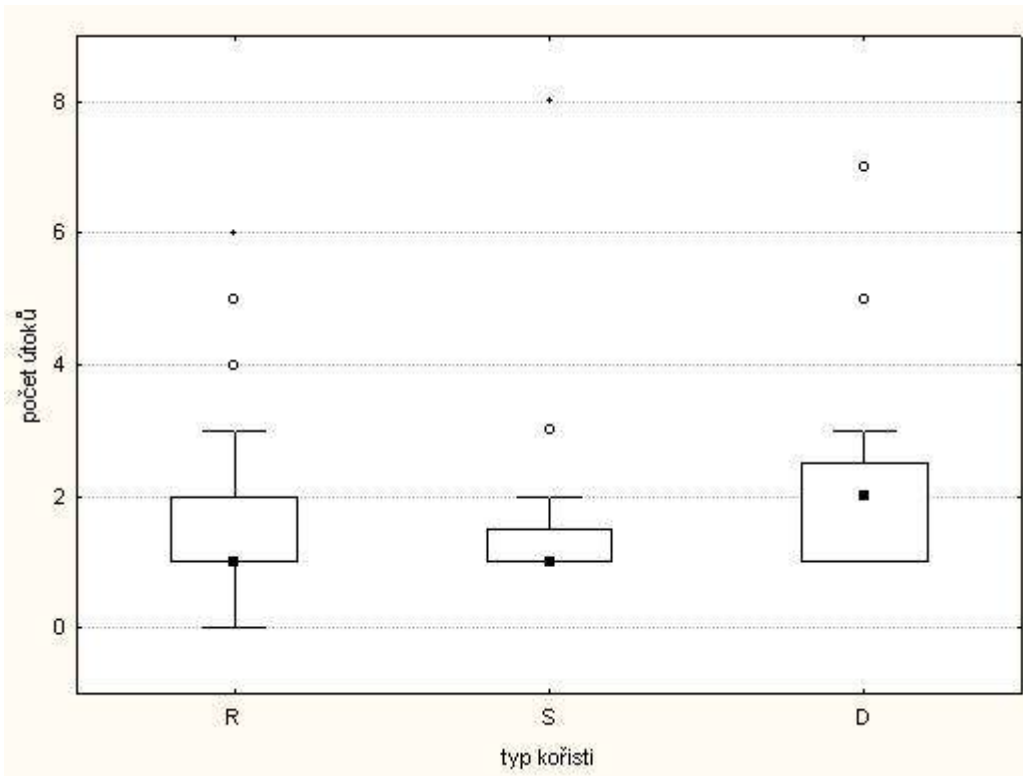
Počet útoků v prvním kole výrazně souvisel s pohlavím/věkem pavouků (ANCOVA, $F_{2,74} = 4.445$, $p = 0.015$), u dospělých samců byl výrazně vyšší než u juvenilů a samic.

Počet útoků na *P. apterus* a *S. aegyptius* se od sebe v prvním kole prakticky nelišil (ANCOVA, $F_{1,74} < 0.001$, $p = 0.987$) (obr. 2.1), rozdíl oproti kontrolní *D. melanogaster* byl ale znatelnější u *P. apterus* (ANCOVA, $F_{1,56} = 4.412$, $p = 0.043$) než u *S. aegyptius* (ANCOVA, $Df = 1,35$, $F_{1,35} = 2.328$, $p = 0.136$)

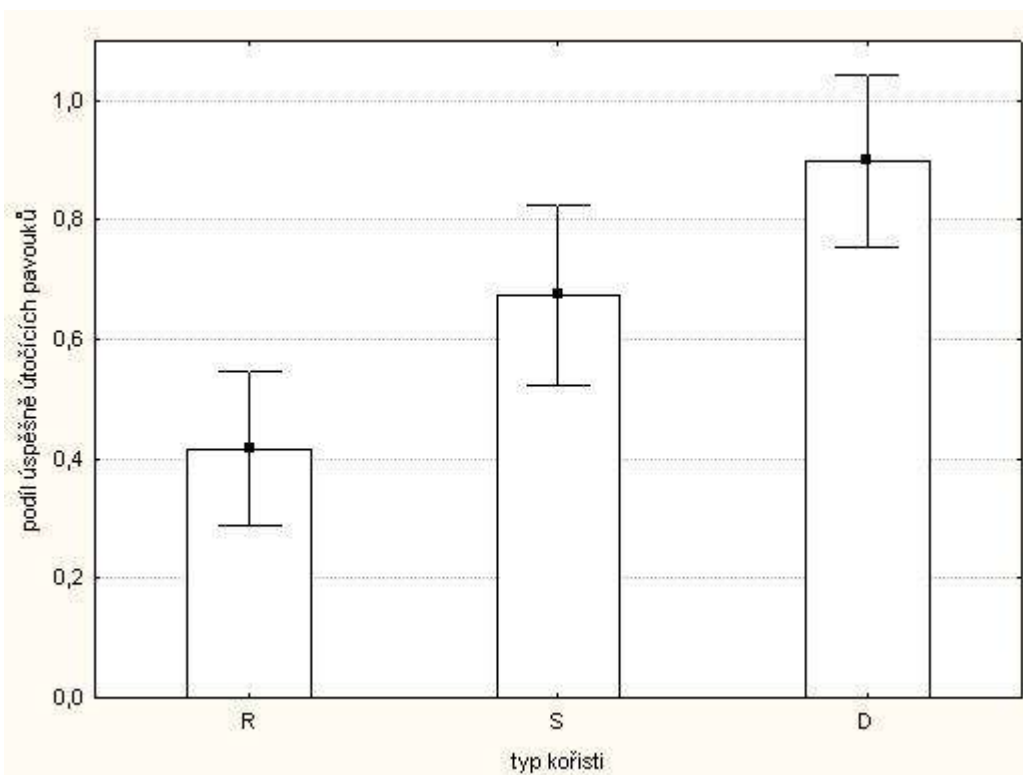
Už při prvním setkání ale pavouci výrazně častěji žrali *S. aegyptius* než *P. apterus* (χ^2 -test, $p = 0.02$), u *S. aegyptius* pak podíl úspěšně útočících pavouků nebyl průkazně odlišný od kontrolní *D. melanogaster* (χ^2 -test, $p = 0.403$), narozdíl od *P. apterus*, kde byl rozdíl oproti kontrole značný (χ^2 -test, $p = 0.013$) (obr. 2.2). Latence útoků nebyla u obou druhů ploštic průkazně odlišná (ANCOVA, $F_{1,74} = 1.477$, $p = 0.228$).

Učení

Mezi prvním a pátým kolem došlo k výraznému poklesu počtu útoků jak u *P. apterus* (párový t-test, $n = 60$, $t = 9.152$, $p < 0.001$), tak u *S. aegyptius* (párový t-test, $n = 40$, $t = 4.111$, $p < 0.001$); u kontrolní kořisti přitom nebyla zaznamenána prakticky žádná změna (párový t-test, $n = 20$, $t = 0.0224$, $p = 0.982$) (obr. 2.3). Zaznamenán byl i značný pokles podílu úspěšně útočících pavouků jak u *P. apterus* (χ^2 -test, $p = 0.002$), tak u *S. aegyptius* (χ^2 -test, $p < 0.001$); kontrola opět neukázala výrazný trend (χ^2 -test, $p = 0.531$) (obr. 2.4). Latence útoků překvapivě neprodělala výraznou změnu u žádného typu kořisti (ANCOVA, *P. apterus* $F_{1,69} = 0.1823$, $p = 0.671$; *S. aegyptius* $F_{1,39} = 0.99$, $p = 0.326$; *D. melanogaster* $F_{1,17} = 0.092$, $p = 0.765$).



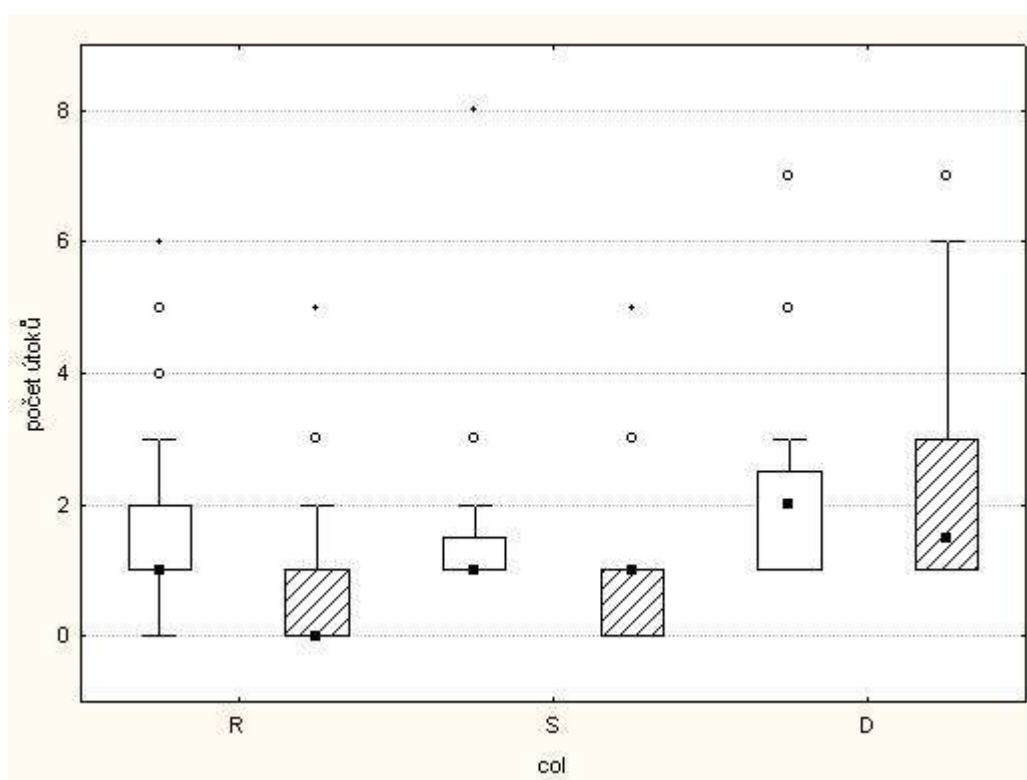
Obr. 2.1: Závislost počtu útoků při prvním předložení na typu kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), S – *S. aegyptius* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).



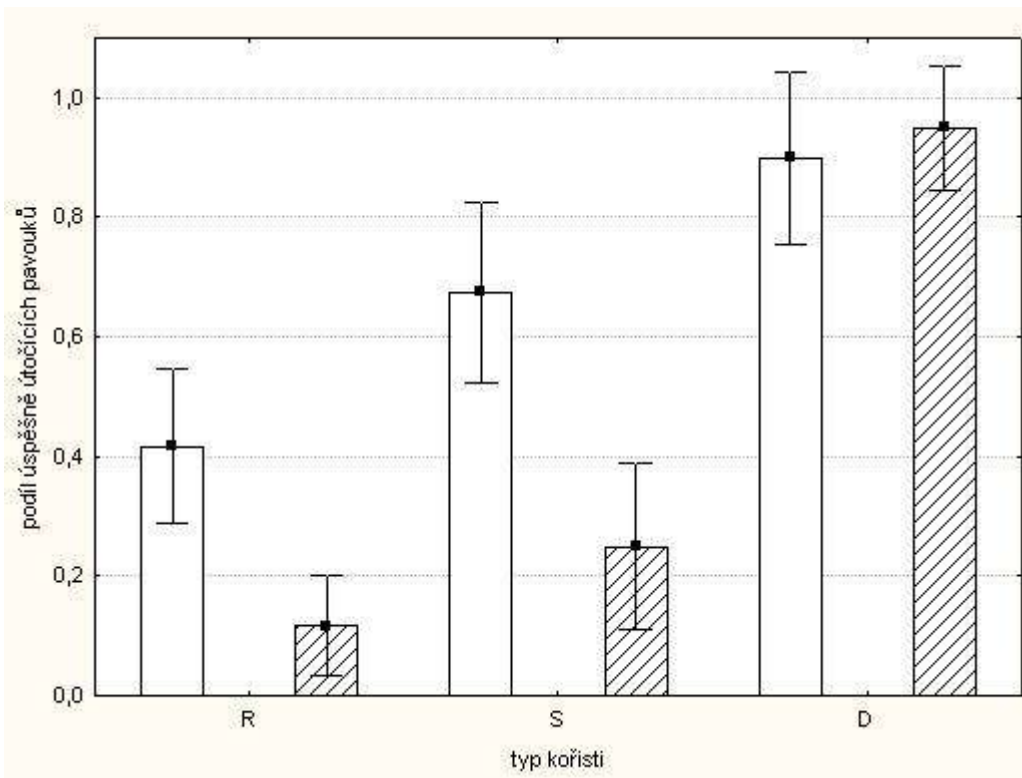
Obr. 2.2: Podíl úspěšně útočících pavouků při prvním předložení u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), S – *S. aegyptius* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).

Během pěti kol proběhlo na *S. aegyptius* jen o málo vyšší počet útoků než na *P. apterus* (ANODEV, Df = 1, F = 2.157, p = 0.145). Stejně tak porovnání počtu kol, ve kterých pavouci útočili na kořist, ukázalo opět jen o něco vyšší počet u *S. aegyptius* než u *P. apterus* (ANOVA, $F_{1,96} = 2.047$, p = 0.156) (obr. 2.5).

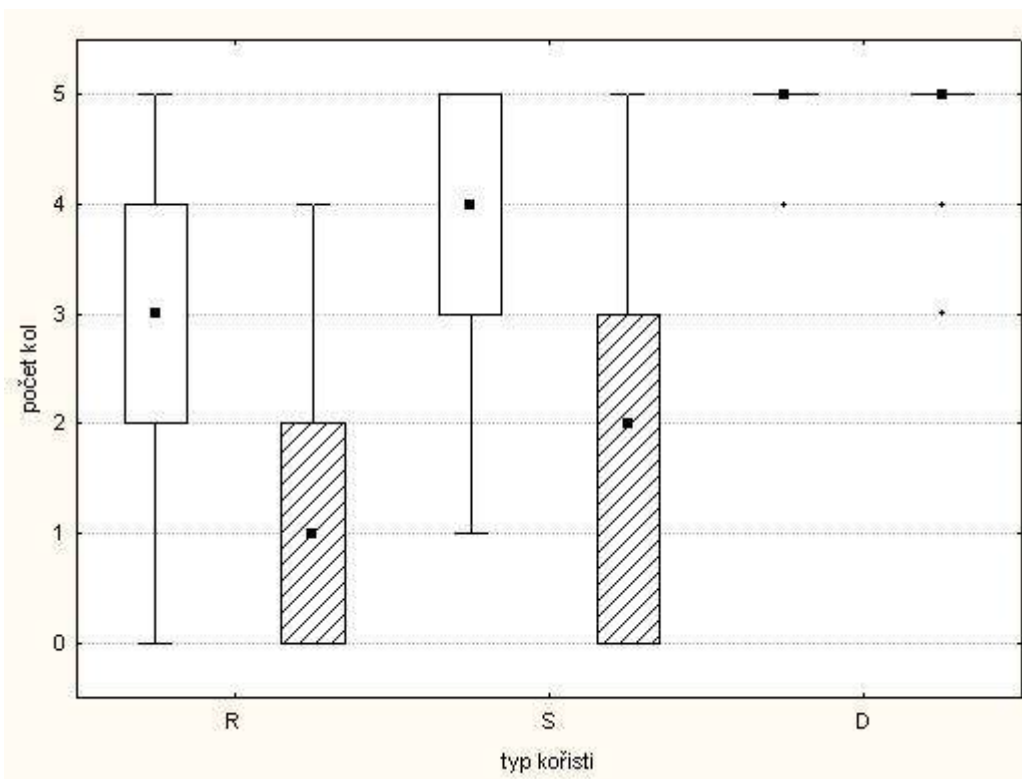
Mnohem výraznější byl rozdíl počtu kol, ve kterých došlo k úspěšnému útoku – *S. aegyptius* byl úspěšně napadán mnohem častěji než *P. apterus* (χ^2 -test, p = 0.002) (obr. 2.5). Navíc zatímco u *P. apterus* se pohlaví/věk nelišily v počtu úspěšných útoků, u *S. aegyptius* juvenilové úspěšně útočili výrazně častěji než dospělci (χ^2 -test, p = 0.006).



Obr. 2.3: Srovnání počtu útoků v prvním (bílý graf) a pátém (šrafovaný graf) kole u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), S – *S. aegyptius* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).



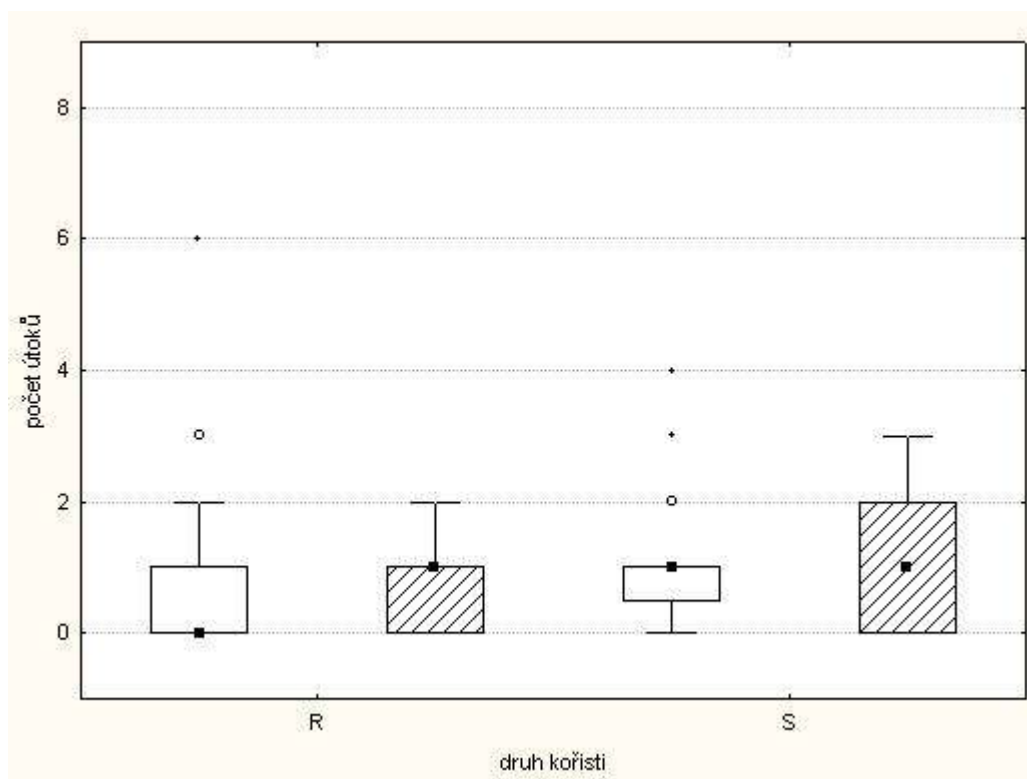
Obr. 2.4: Srovnání podílu úspěšně útočících pavouků v prvním (bílý graf) a pátém (šrafovaný graf) kole u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), S – *S. aegyptius* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).



Obr. 2.5: Počet kol z prvních pěti s přítomností alespoň jednoho útoku (bílý graf) a úspěšného útoku (šrafovaný graf) jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), S – *S. aegyptius* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).

Generalisace

Po pěti kolech učení nechutnosti kořisti byli pavouci schopni generalisovat mezi *P. apterus* a *S. aegyptius* v obou směrech – při předložení nové kořisti v šestém kole nebyl počet útoků průkazně vyšší, než když byla tato kořist předkládána už od začátku (ANCOVA, *P. apterus* $F_{1,26} = 0.769$, $p = 0.389$; *S. aegyptius* $F_{1,33} = 0.072$, $p = 0.79$). Výrazný rozdíl nebyl pozorován ani v počtu úspěšných útoků (χ^2 -test, *P. apterus* $p = 0.221$, *S. aegyptius* $p = 0.572$) (obr. 2.6).



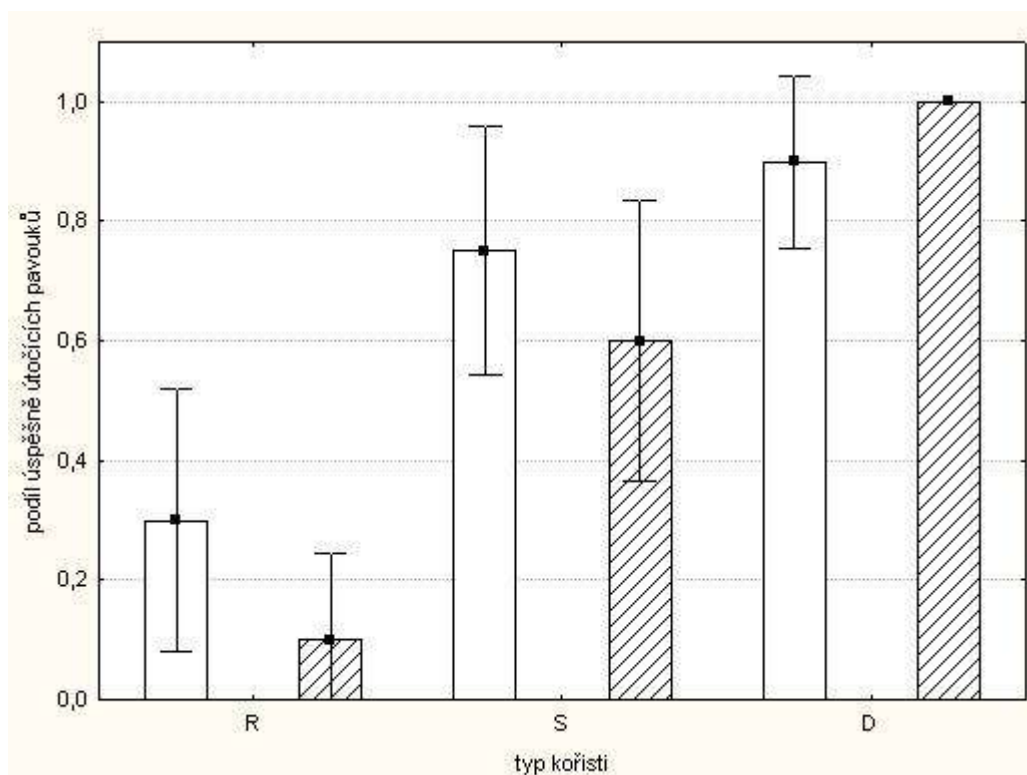
Obr. 2.6: Srovnání počtu útoků v šestém kole na „starou“ (předchozích pět kol předkládanou) kořist (bílý graf) a „novou“, poprvé předloženou kořist (předchozích pět kol byl předkládán druhý druh plošnice) (šrafovaný graf). R – červená forma *P. apterus* ($n_1 = n_2 = 20$), S – *S. aegyptius* ($n_1 = n_2 = 20$).

Paměť

Mezi posledním kolem prvního dne a prvním kolem druhého dne byl výrazný nárůst počtu útoků jak u *P. apterus* (párový t-test, $n = 20$, $t = -3.409$, $p = 0.003$), tak u *S. aegyptius* (párový t-test, $n = 20$, $t = -3.19$, $p = 0.005$); podíl úspěšně útočících pavouků ale znatelně nevzrostl ani u jednoho druhu (χ^2 -test, *P. apterus* $p = 0.515$; *S. aegyptius* $p = 0.319$) (obr. 2.7). U kontrolní kořisti byl přítom počet úspěšných útoků stejný (χ^2 -test, $p = 1$), o něco se ale zvýšil počet útoků nutný k ulovení kořisti (párový t-test, $n = 20$, $t = -1.532$, $p = 0.142$).

Srovnání prvních kol prvního a druhého dne ukázalo, že na začátku druhého dne pavouci nepřístupují k *P. apterus* jako k nové kořisti – rozdíl mezi srovnávanými koly byl značný (párový t-test, $n = 20$, $t = 3.315$, $p = 0.004$). Týmž efekt je vidět i v podílu úspěšně útočících pavouků: při srovnání prvních kol byl mnohem nižší ve druhém dni (χ^2 -test, $p = 0.005$).

U *S. aegyptius* byla situace odlišná. Počet útoků v prvním kole druhého dne se výrazně nelišil od prvního kola prvního dne (párový t-test, $n = 20$, $t = 0.942$, $p = 0.358$), podíl úspěšně útočících pavouků se pak lišil ještě méně (χ^2 -test, $p = 0.568$).

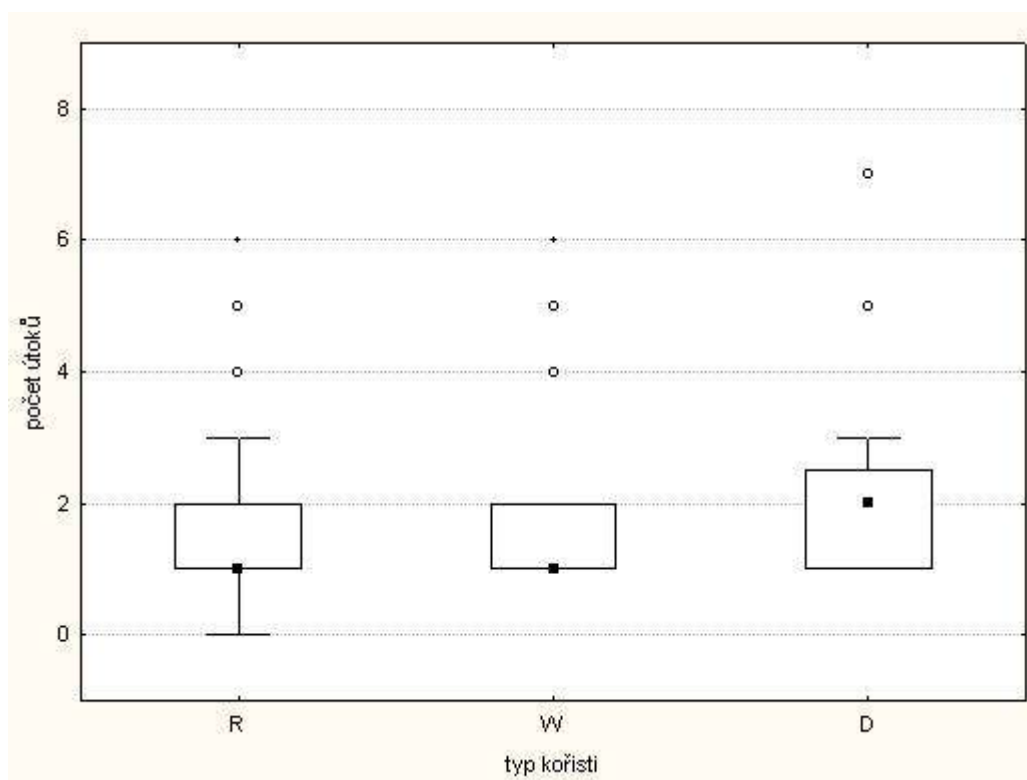


Obr. 2.7: Srovnání podílu úspěšně útočících pavouků v prvním kole prvního (bílý graf) a druhého (šrafovaný graf) dne (po 24 hodinách a po osmi kolech předkládání předchozího dne). R – červená forma *P. apterus* ($n = 20$), S – *S. aegyptius* ($n = 20$) D – kontrolní *D. melanogaster* ($n = 20$).

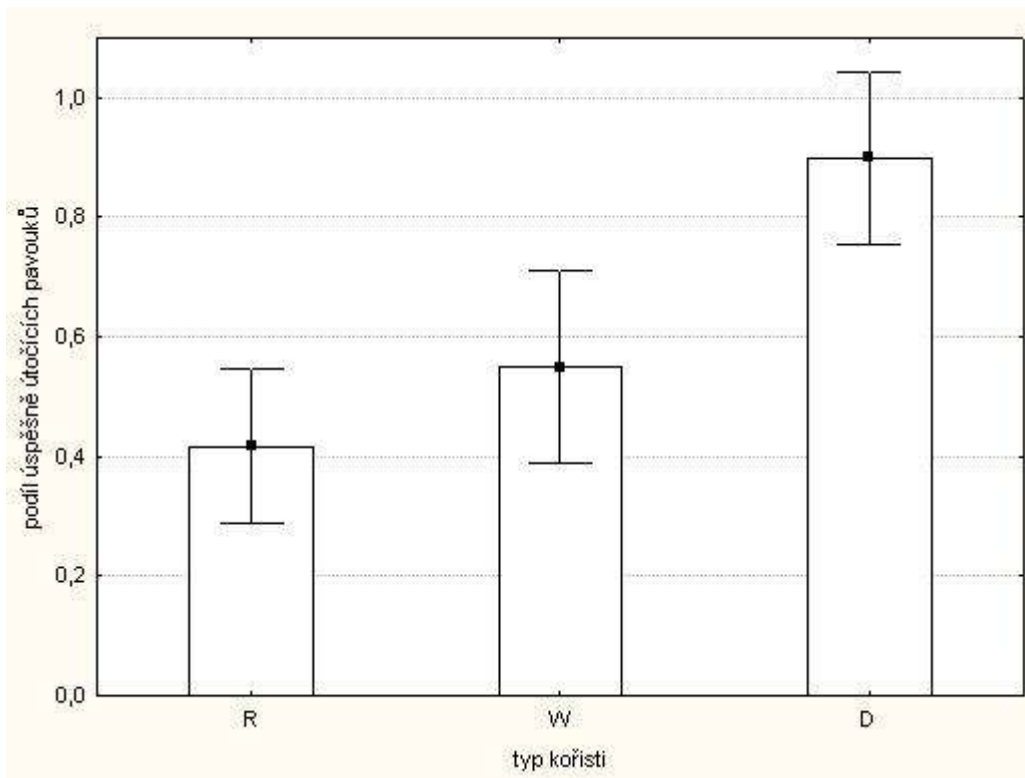
5.3. Červená a bílá forma *P. apterus*

Úvodní reakce

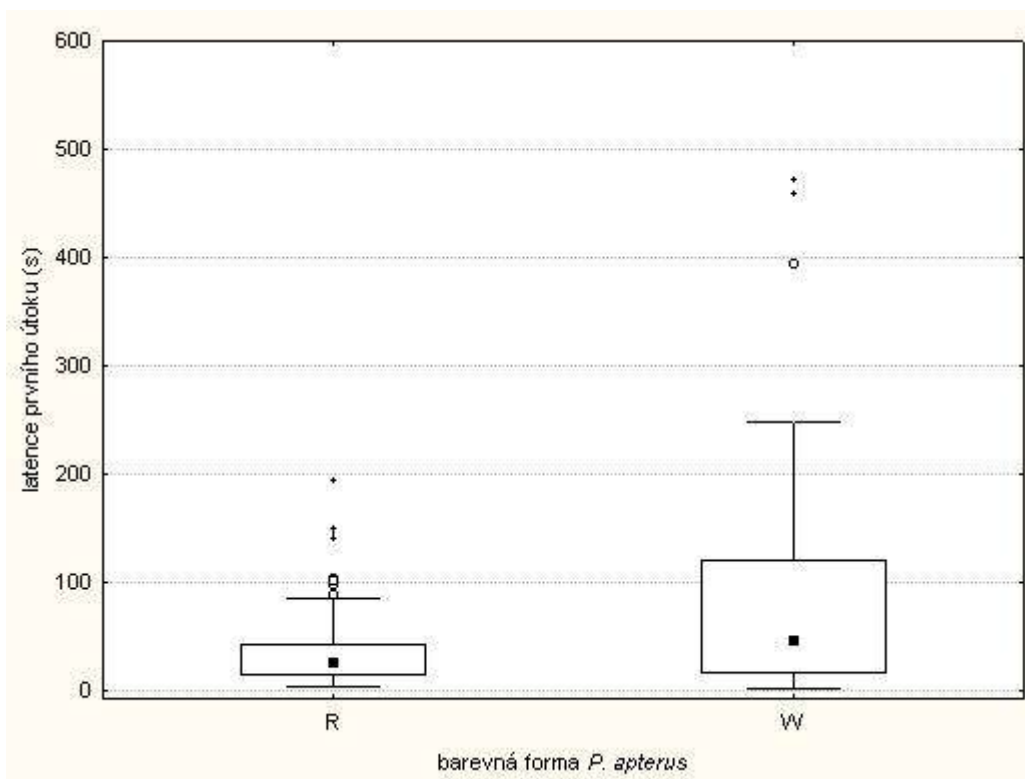
V prvním kole pavouci útočili na červenou a bílou formu *P. apterus* srovnatelně (ANCOVA, $F_{1,75} = 0.215$, $p = 0.644$), znatelný byl i rozdíl oproti kontrole (ANCOVA, červená $F_{1,56} = 4.605$, $p = 0.036$; bílá $F_{1,36} = 4.412$, $p = 0.043$) (obr. 3.1). Ani v podílu kol s úspěšným útokem se od sebe obě barevné formy průkazně nelišily (χ^2 -test, $p = 0.487$), i zde byl výrazný rozdíl oproti kontrole (χ^2 -test, červená $p = 0.014$; bílá $p = 0.057$) (obr. 3.2). Významný byl ale vliv barvy kořisti na latenci prvního útoku - na červené plošnice útočili pavouci dříve než na bílé (ANCOVA, $F_{1,75} = 4.471$, $p = 0.038$) (obr. 3.3).



Obr. 3.1: Závislost počtu útoků při prvním předložení na typu kořisti. R – červená forma *P. apterus* ($n = 60$), W – bílá forma *P. apterus* ($n = 40$), D – kontrolní *D. melanogaster* ($n = 20$).



Obr. 3.2: Podíl úspěšně útočících pavouků při prvním předložení u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), W – bílá forma *P. apterus* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).

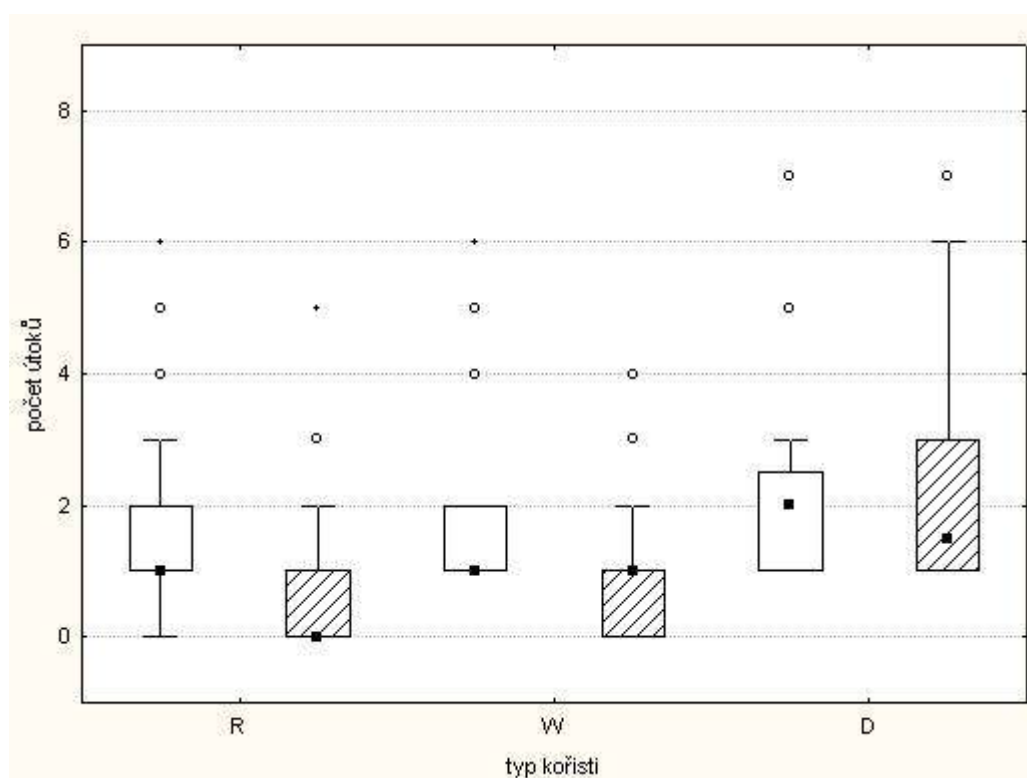


Obr. 3.3: Srovnání latence prvního útoku u barevných forem *P. apterus*. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), W – bílá forma *P. apterus* (n = 40).

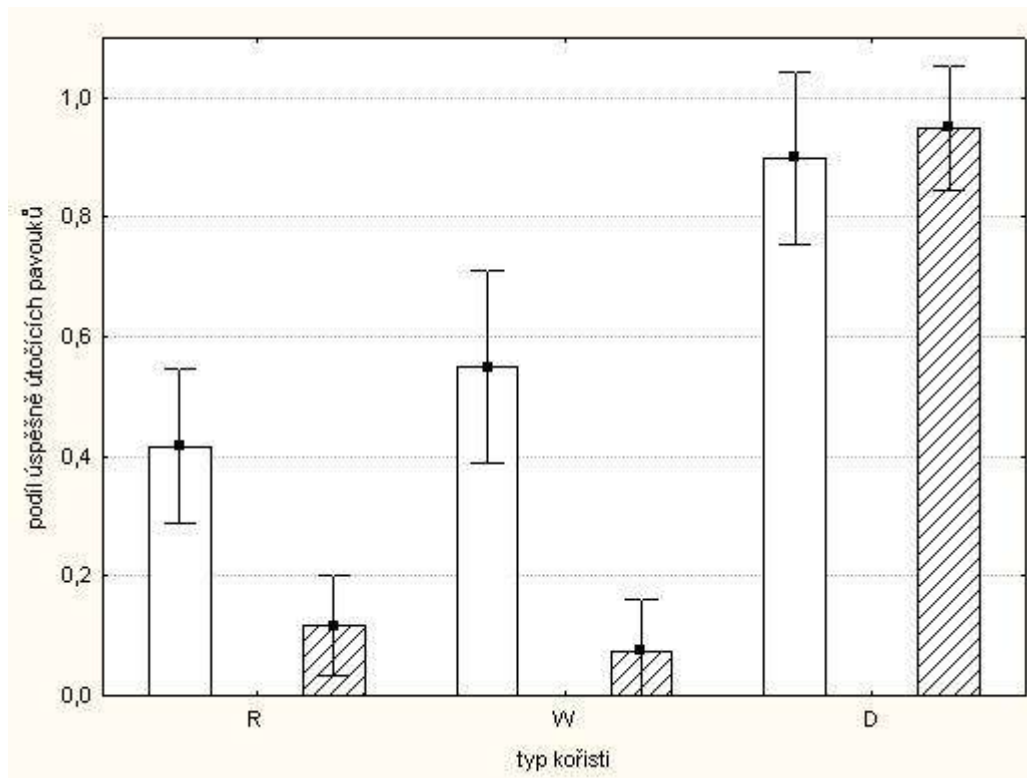
Učení

Při srovnání prvního a pátého kola byl zaznamenán markantní pokles útoků u červené (párový t-test, $n = 60$, $t = 9.152$, $p < 0.001$) i bílé (párový t-test, $n = 40$, $t = 4.752$, $p < 0.001$) formy *P. apterus*; u kontrolní *D. melanogaster* přitom nebyl zaznamenán pokles útoků (párový t-test, $n = 20$, $t < 0.001$, $p = 1$) (obr.3.4). Podobně výrazný byl i pokles počtu úspěšných útoků (χ^2 -test, červená $p = 0.002$; bílá $p < 0.001$), který opět nebyl pozorován u kontrolní *D. melanogaster* (χ^2 -test, $p = 0.531$) (obr. 3.5). Latence útoků oproti tomu zůstala prakticky stejná (ANCOVA, červená $F_{1,69} = 0.182$, $p = 0.671$; bílá $F_{1,41} = 0.23$, $p = 0.634$).

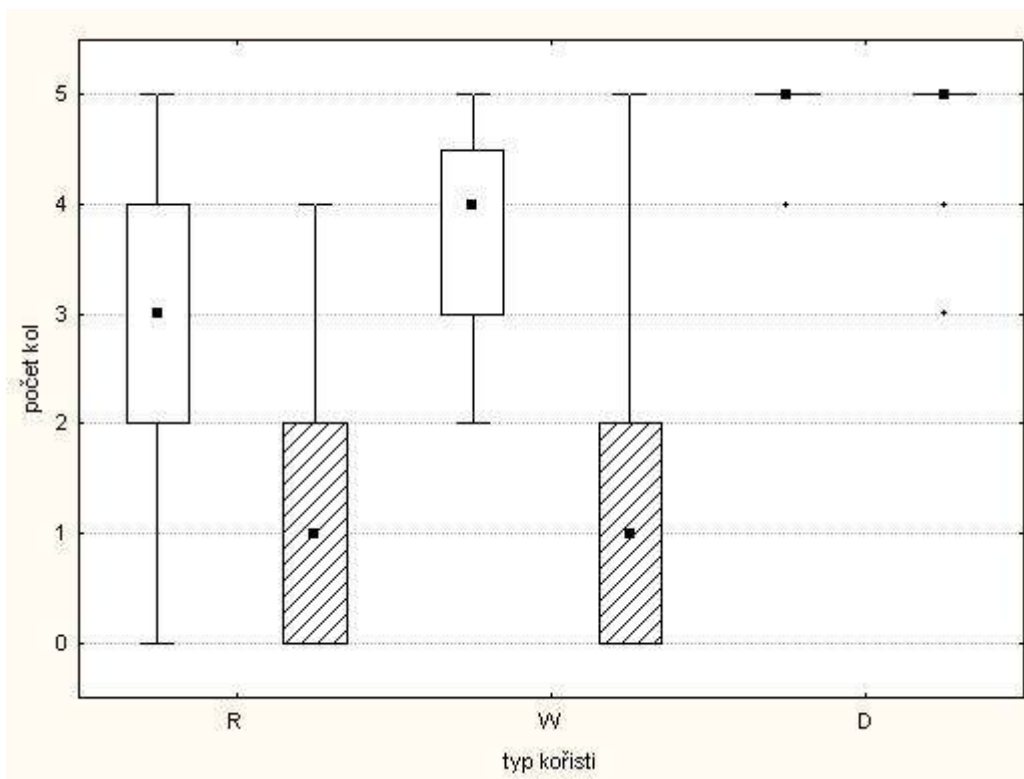
Rozdíl součtu útoků během pěti kol nebyl mezi barevnými formami *P. apterus* průkazný (ANODEV, $Df = 1$, $F = 0.878$, $p = 0.351$). Rozdílný ale byl počet kol, ve kterých došlo alespoň k jednomu útoku – u bílé formy byl vyšší než u červené (ANOVA, $F_{1,96} = 3.84$, $p = 0.053$) (obr. 3.6). Podíl úspěšně útočících pavouků bylo ale zhruba stejný u obou barevných forem (χ^2 -test, $p = 0.938$) (obr. 3.6).



Obr. 3.4: Srovnání počtu útoků v prvním (bílý graf) a pátém (šrafovaný graf) kole u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* ($n = 60$), W – bílá forma *P. apterus* ($n = 40$), D – kontrolní *D. melanogaster* ($n = 20$).



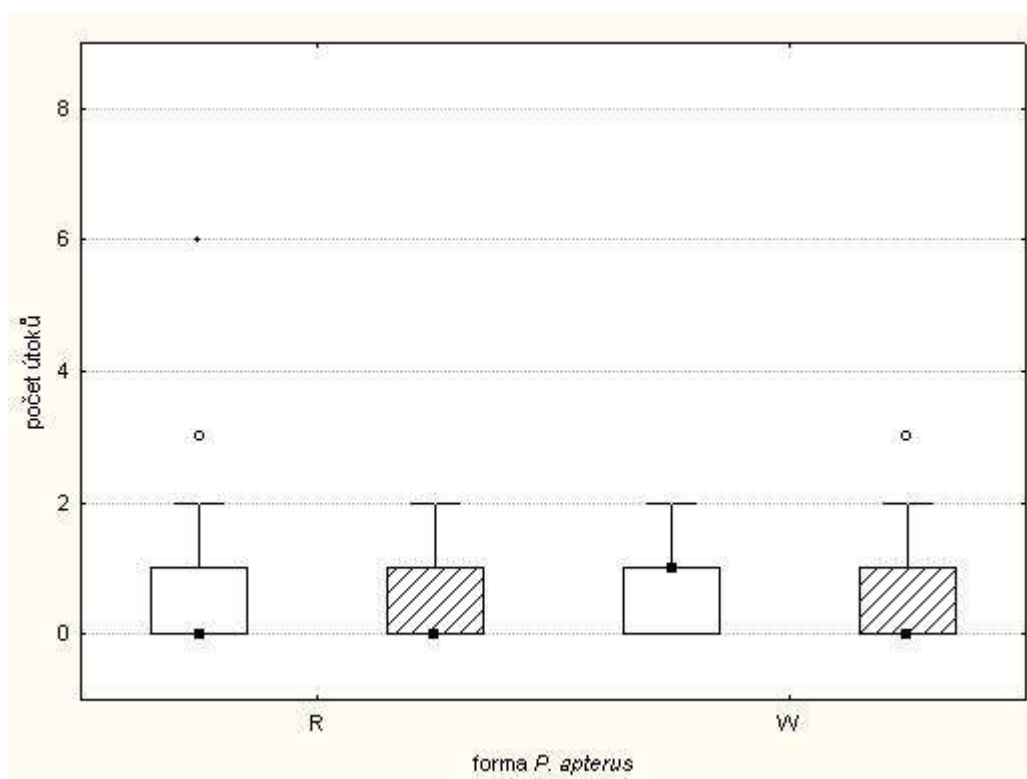
Obr. 3.5: Srovnání podílu úspěšně útočících pavouků v prvním (bílý graf) a pátém (šrafovaný graf) kole u jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), W – bílá forma *P. apterus* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).



Obr. 3.6: Počet kol z prvních pěti s přítomností alespoň jednoho útoku (bílý graf) a úspěšného útoku (šrafovaný graf) jednotlivých typů kořisti. R – červená forma *P. apterus* (n = 60), W – bílá forma *P. apterus* (n = 40), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).

Generalisace

Při srovnání závislosti počtu útoků v šestém kole na změně barvy kořisti nebyl ani v jednom směru zjištěn výrazný rozdíl mezi reakcemi pavouků, kteří dostávali stejně zbarvenou kořist už od prvního kola, a pavouků, kterým byla barevná forma kořisti změněna (ANCOVA, červená $Df = 1,29$, $F_{1,29} = 0.463$, $p = 0.502$; bílá $Df = 1,21$, $F_{1,21} = 0.193$, $p = 0.665$) (obr.3.6). Obdobné výsledky byly získány při srovnání podílu úspěšně útočících pavouků (χ^2 -test, červená $p = 0.358$; bílá $p = 0.73$).



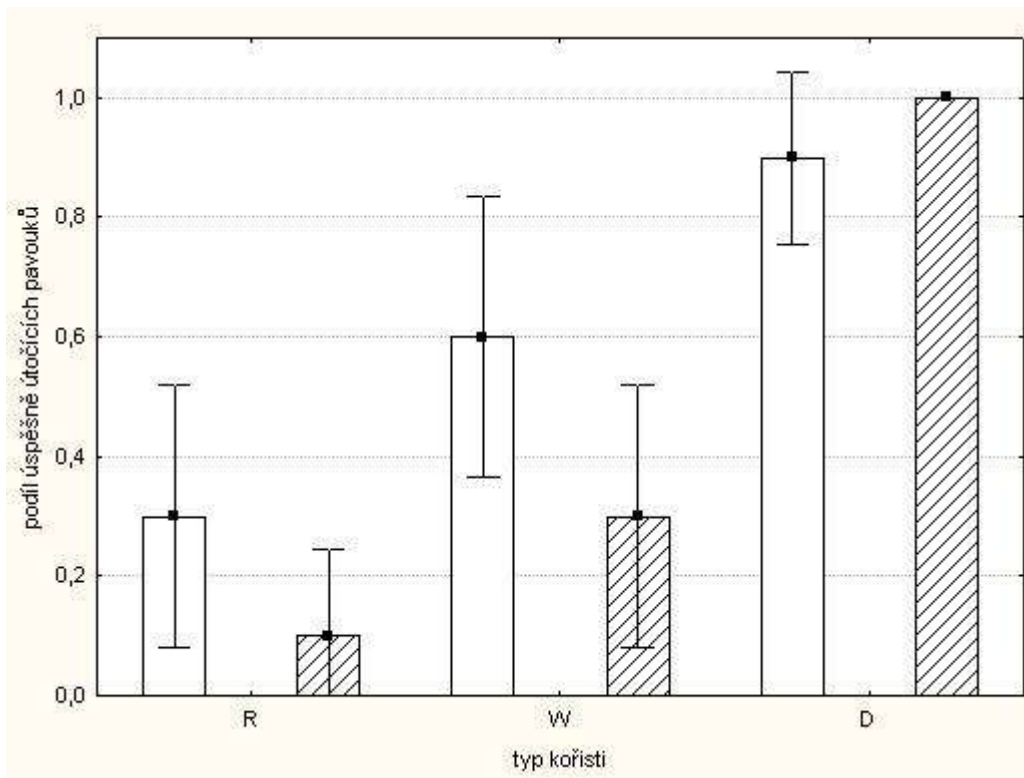
Obr. 3.7: Srovnání počtu útoků v šestém kole na „starou“ (předchozích pět kol předkládanou) kořist (bílý graf) a „novou“, poprvé předloženou kořist (předchozích pět kol byl předkládán druhý druh plošnice) (šrafovaný graf). R – červená forma *P. apterus* ($n_1 = n_2 = 20$), W – bílá forma *P. apterus* ($n_1 = n_2 = 20$).

Paměť

Počet útoků mezi posledním kolem prvního dne a prvním kolem druhého dne se signifikantně zvýšil u červené (párový t-test, $n = 20$, $t = -3.409$, $p = 0.003$) i bílé (párový t-test, $n = 20$, $t = -2.094$, $p = 0.05$) formy. I u kontrolní *D. melanogaster* se počet útoků mírně zvýšil (párový t-test, $n = 20$, $t = -1.532$, $p = 0.142$), podíl úspěšně útočících u ní ale zůstal stejný (χ^2 -test, $p = 1$).

Rozdílné výsledky ale přineslo srovnání podílu úspěšně útočících pavouků u *P. apterus*: zatímco u červené formy nedošlo k výrazné změně (χ^2 -test, $p = 0.515$), u bílé podíl úspěšně útočících pavouků výrazně stoupl (χ^2 -test, $p = 0.001$). Tento výsledek byl do značné míry ovlivněn absencí úspěšných útoků v osmém kole prvního dne. Avšak vzhledem k tomu, že podíl úspěšně útočících pavouků byl v prvním kole druhého dne u bílé formy o něco vyšší než u červené (χ^2 -test, $p = 0.108$), je nutno brát rozdíl mezi prvním a druhým dnem u bílé formy v potaz.

Srovnání prvních kol prvního a druhého dne ukázalo významný rozdíl v počtu útoků u červené (párový t-test, $n = 20$, $t = 3.315$, $p = 0.004$) i bílé (párový t-test, $n = 20$, $t = 2.423$, $p = 0.026$) formy. I zde se ale barevné formy lišily v podílu úspěšně útočících pavouků – zatímco u červené formy byl v prvním kole druhého dne výrazně nižší než v prvním kole předchozího dne (χ^2 -test, $p = 0.005$), u bílé formy tento rozdíl nebyl průkazný (χ^2 -test, $p = 0.236$) (obr. 3.8).



Obr. 3.8: Srovnání podílu úspěšně útočících pavouků v prvním kole prvního (bílý graf) a druhého (šrafovaný graf) dne (po 24 hodinách a po osmi kolech předkládání předchozího dne). R – červená forma *P. apterus* (n = 20), W – bílá forma *P. apterus* (n = 20), D – kontrolní *D. melanogaster* (n = 20).

6. Diskuse

6.1. Celkové výsledky

Latence útoků po předložení kořisti byla celkově velmi krátká a relativně neměnná. Tato „náhlá aktivace“ byla u *E. arcuata* pozorována již dříve (Dobroruka 1997) a nastávala často po delší chvíli (až 10 minut), během které pavouk plošticí ignoroval. Tak vysoká latence spuštění predatorního chování byla pravděpodobně způsobena větší nasyceností pavouka a tomu odpovídajícím prahovým podnětem (dobu hladovění autor neuvádí, ale vzhledem k tomu, že pokusné krmení opakoval u každého pavouka průměrně čtrnáctkrát a jinou potravu jim neposkytoval, nebyla doba mezi krmením pravděpodobně delší než sedm dní, spíše mnohem kratší).

Stabilní a krátká latence útoků nasvědčuje tomu, že skákavky druhu *E. arcuata* nevěnují příliš času zhodnocení vhodnosti kořisti; úspěšnost útoků navíc nebyla vysoká – i u *D. melanogaster*, která v Petriho misce neměla možnost úniku ani jiné obrany, potřebovali někteří pavouci až deset útoků, než se jim jí podařilo zmocnit. Komplikované plížení ke kořisti, pozorované u jiných druhů (např. Hill 1979), zde nebylo zaznamenáno. To mohlo být způsobeno jinou loveckou strategií *E. arcuata*, vliv mohly mít i malé rozměry a jednoduchost použité arény. Dobroruka (1997) pozoroval v poměrně jednoduché aréně u čtyř druhů rodu *Evarcha* pouze přímý pohyb ke kořisti s krátkými pauzami. Toto chování bylo naprosto typické před útokem na *P. apterus*, *S. aegyptius* i kontrolní *D. melanogaster*. Malý vklad do přípravy útoku může být také příčinou, proč je u *E. arcuata* tak nízký podíl úspěšných útoků (Dobroruka 1997).

Výrazná závislost reakce pavouků na aktivitě kořisti doplňuje data získaná na nehybné kořisti (Jackson et Tarsitano 1993). V citované práci bohužel chybí kontrolní skupina (tedy počet útoků na pohyblivou kořist), tu je ale možno doplnit výsledky z této práce: zatímco nehybná *D. melanogaster* byla různými druhy skákavek atakována v 6-24% případů (Jackson et Tarsitano 1993), *E. arcuata* útočila na pohyblivou *D. melanogaster* v drtivé většině předložení. Mrtvá kořist byla úspěšně použita i u *Phidippus spp.* (Hill 1979), avšak komplexní analýza vlivu aktivity kořisti na predatorní chování skákavky chybí. Pro pokusy

s nepoživatelnou kořistí, ve kterých je počet (úspěšných) útoků už tak poměrně nízký, se nehybná kořist příliš nehodí, jelikož by mohla znesnadnit interpretaci výsledných dat.

V pokusech bylo nakonec použito víc samců (N = 60) než samic (N = 53). Ačkoliv v dílčích analýzách se vliv pohlaví (příp. věku u juvenilů/dospělců) mohl projevit, celkově nebyl průkazný, takže toto odchýlení se od ideálního poměru velmi pravděpodobně nemělo vliv na celkové výsledky. U skákavek mají samci často nižší potravní nároky než samice (Jackson et Pollard 1996), proto byli před pokusy krmeni méně než samice a stejně jako juvenilové. Nízká závislost celkového predáčního chování na pohlaví během pokusů naznačuje vhodnosti tohoto postupu.

Značná část prací na skákavkách (např. Taylor et al. 1998, Jackson et al. 2002, Hill 2006) či přímo na *E. arcuata* (Nentwig et Wissel 1985, Nentwig 1986) vyřazovala z pokusů dospělé samce a používá pouze samice (případně i juvenilily); takový přístup se tedy neukázal být nutným. Vliv pohlaví na predáční chování navíc nebyl zaznamenán ani v mnoha dalších experimentech pracujících s oběma pohlavími *E. arcuata* (Dobroruka 1997) nebo jiných druhů skákavek (např. Clark et Jackson 2000, Jackson et al. 2005, Skow et Jakob 2006).

Samci *E. arcuata* mají navíc zvlášť vhodné vlastnosti pro to, aby byli používáni zároveň se samicemi. Dosahují skoro stejné velikosti jako samice (Buchar et Kůrka 2001), což u pavouků není obvyklý stav – většinou je samec ve srovnání se samicí znatelně menší (Prenter et al. 1997). Navíc hojný výskyt dospělých samců už v dubnu (osobní pozorování) nasvědčuje tomu, že jsou schopni i zdárně přezimovat; tato schopnost je přitom u středoevropských pavouků celkově spíše výjimkou (Buchar et Kůrka 2001).

Látky obsažené v sekreci *P. apterus* fungují na členovce jako kontaktní jed (Farine 1987, 1988), což mohlo v průběhu pokusů potlačovat predáční chování pavouků. Možný vliv intoxikace lze ale do značné míry eliminovat na základě výsledků z druhého dne – ačkoliv pavouci před prvním kolem nepřišli do styku s plošticí zhruba 16 hodin, jejich reakce byly výrazně slabší ve srovnání s prvním předložením, podobně jako v pokročilých kolech prvního dne. Plně vyloučit vliv otravy pavouka ale nelze, jelikož není dobře možné odlišit vliv zapominání a detoxikace mezi prvním a druhým dnem. U několika pavouků, kteří prvních několik kol pravidelně žrali ploštice (dva pavouci *P. apterus*, dva *S. aegyptius*), ale pak se stali značně apatickými, lze dokonce intoxikaci přímo očekávat. Tito pavouci ale

nikdy nesežrali kontrolní kořist, a proto jejich výsledky nejsou zahrnuty v konečné sadě dat; jiní pavouci ale mohli být pouze mírně přiotráveni a jejich výsledky zahrnuty byly.

6.2. *S. aegyptius* a *P. apterus* (červená forma)

Úvodní reakce

Ačkoliv počet útoků byl v prvním kole u obou druhů ploštic srovnatelný, útoky na *S. aegyptius* byly úspěšné mnohem častěji než na *P. apterus*. Z toho lze usuzovat, že sekrece *S. aegyptius* nemá výrazný repelentní účinek ve srovnání s *P. apterus*. Vyrovnaný počet útoků u obou druhů nasvědčuje jiné vlastnosti: že sama o sobě nemá olfaktorický repelentní účinek na *E. arcuata*. To může být způsobeno možnou nepřítomností nebo úzkou specialisovaností pavoučích olfaktorických chemoreceptorů, nebo chybějící asociací mezi nechutností kořisti a jejím pachem. Existuje možnost, že v dalších kolech už pavouci tuto asociaci měli vytvořenou a i díky ní se vyhýbali plošticím, tuto možnost ale z dostupných výsledků nelze ověřit.

Učení

Srovnání prvního a pátého kola ukázalo prakticky stejný pokles počtu útoků i podílu úspěšně útočících pavouků u obou druhů kořisti; tento trend dělá z *P. apterus* i *S. aegyptius* pravé aposematiky *sensu* Mappes et al. 2005 (přínejmenším ve vztahu k *E. arcuata*). Výsledek učicí sekvence byl tedy stejný, to ale neznamená, že byl stejný i průběh. Ve skutečnosti muselo být zabito výrazně více jedinců *S. aegyptius*, aby došlo ke srovnatelnému poučení predátora jako u *P. apterus*. Tento „bolestný“ průběh učení u částečně chráněného aposematika může být obecně jedním z hlavních důvodů, proč napodobovat lépe chráněný model.

Ačkoliv počet úspěšných útoků byl u *S. aegyptius* mnohem vyšší, součtem všech útoků se tento druh výrazně nelišil od *P. apterus*. To může nasvědčovat důležitosti kontaktní chemické signalisace predátorovi v případě, že se nenechal odradit signalisací optickou (či

akustickou apod.); zároveň to podporuje hypotézu, že olfaktorická chemorecepce nemá vliv na predační chování *E. arcuata*.

Pozoruhodný ale je dvojnásobný počet úspěšných útoků juvenilů na *S. aegyptius* ve srovnání s dospělci, přičemž u *P. apterus* tento trend nebyl vůbec pozorován. Je možné, že obranná sekrece *S. aegyptius* působí na receptory, které u juvenilů nejsou vyvinuty. Například pokud by sekrece působila na pavoučí chemoreceptory primárně určené k vnímání pohlavních feromonů, nebylo by překvapivé, kdyby u juvenilů nebyla přítomna vnímavost tohoto signálu. Bohužel, vzhledem k tomu, že složení sekrece *S. aegyptius* i chemorecepční schopnosti *E. arcuata* jsou prozkoumány jen minimálně, nelze z tohoto jevu vyvozovat žádné konkrétní závěry.

Generalisace

Schopnost generalisace predátorem, symetricky či asymetricky, je hlavní podmínkou mimetického vztahu dvou a více druhů. Tuto podmínku vztah *P. apterus* a *S. aegyptius* bezesporu splnil. Navíc, ačkoliv je *S. aegyptius* chráněn méně dokonale, zkušenost s ním způsobovala aversi i k *P. apterus*. To nasvědčuje tomu, že ve vztahu těchto dvou druhů za přítomnosti predátora *E. arcuata* funguje *S. aegyptius* jako kvazi-müllerovský mimetik *P. apterus*.

Pokud bychom brali v potaz pouze výsledky generalisace, bylo by dokonce možné prohlásit *S. aegyptius* za čistě müllerovského mimetika – zvýhodnění obou druhů bylo víceméně symetrické. Vzhledem k mnohem komplikovanější učicí sekvenci u *S. aegyptius* mezi prvním a pátým kolem je ale možné usuzovat, že při změně kořisti dříve než v šestém kole by vztah tak symetrický nebyl. Pro spolehlivý odhad mimetického vztahu dvou druhů by navíc bylo nutné jiné uspořádání experimentu, se společným výskytem kořisti (viz např. Rowland et al. 2007).

Paměť

Zvyšování zapamatovatelnosti predátorem je jednou z hlavních funkcí aposematismu (Ruxton et al. 2004). Ačkoliv ne dokonale, byla u *P. apterus* tato funkce splněna – rozdíl mezi prvními koly prvního a druhého dne byl naprosto přesvědčivý. U *S. aegyptius* byla

situace odlišná – pavouci na něj sice útočili průkazně méně často ve srovnání s odpovídajícími koly prvního dne, počet úspěšných útoků byl ale prakticky stejný, jako by šlo o novou kořist.

Špatná zapamatovatelnost mimetika snižuje jeho výhodnost pro model. Pokud bychom po prvním dni předkládání *S. aegyptius* předložili druhý den pavoukovi *P. apterus*, dalo by se očekávat, že by se i k této kořisti pavouk choval jako naivní; ale pokud bychom pořadí obrátili, byl by *S. aegyptius* pravděpodobně chráněn lépe, než kdyby byl vystaven plně naivnímu predátorovi. Tato vlastnost *S. aegyptius* tedy zvyšuje asymetrii v mimetickém vztahu těchto dvou druhů a posouvá tento druh k batesovské části batesovsko-müllerovského kontinua.

6.3. Červená a bílá forma *P. apterus*

Úvodní reakce

Ze srovnatelného počtu útoků a jejich úspěšnosti v prvním kole lze usuzovat, že u naivních pavouků není přítomna žádná nenaučená averse vůči červené barvě; navíc v kombinaci s výsledky *S. aegyptius* nic nenasvědčuje tomu, že by pavouci aplikovali zkušenost s červenou formou *P. apterus* z přírody. To odpovídá výsledkům získaným na *Phidippus spp.* a *Oncopeltus fasciatus* – i když byla silně nepoživatelná ploštice skákavkám předkládána 32 dnů v řadě, po deseti dnech bez předložení se u nich plně obnovila frekvence útoků (Hill 2006).

Výrazně kratší latence u červené formy by dobře poukazovala na její větší nápadnost, upoutávající predátora a zvyšující pravděpodobnost toho, že si s ní predátor vytvoří zkušenost.

Učení

Srovnání prvního a pátého kola ukázalo u obou barevných forem téměř stejný trend výrazného poklesu útoků. Celková symetrie byla narušena pouze vyšším počtem kol s přítomností útoku u bílé formy.

Tato situace může být analogická té pozorované u srovnání *S. aegyptius* a *P. apterus*: predátor, který se nenechal odradit optickým signálem, zaútočí, přitom přijme ještě chemický signál, na jehož základě útok přeruší nebo dokončí. U bílé formy byl optický signál méně výrazný, proto pavouci útočili častěji; chemický signál ale byl stejný u obou forem, takže počet úspěšných útoků odlišný nebyl. Naopak u *S. aegyptius* byl optický signál stejně výrazný jako u červené *P. apterus*, proto byl počet útoků podobný; chemická signalisace ale byla u *S. aegyptius* méně efektivní, proto větší podíl útoků skončil úspěšně.

Barva kořisti tedy měla částečný vliv na učení predátora; oproti tomu u dospělců *P. apterus* a ptačích predátorů (*P. major*) neměla barevná forma kořisti (červená, žlutá, hnědá) významný vliv na učení ptáků (Svádová et al. 2009). Vliv barvy kořisti na rychlost učení není plně objasněn ani v rámci dobře prozkoumaného druhu *P. major* – zatímco v některých pracích byl prokázán (např. Sillén-Tullberg 1985), jiné ho nezaznamenaly (Ham et al. 2006). Výsledky získané na *E. arcuata* tedy mohou být přínosem pro zkoumání této problematiky.

Generalisace

Generalisace u barevných forem *P. apterus* byla vysoce efektivní v obou směrech. Tento výsledek nekoresponduje s výsledky experimentů na barevných mutacích dospělců *P. apterus* a koňadrách (*Parus major*) (Svádová et al. 2009). V nich byli ptáci schopni generalisovat naučený odpor ke žluté kořisti i na červenou, ale ne z červené na žlutou či bílou. Příčinu pravděpodobně není třeba hledat v rozdílném vlivu žluté a bílé barvy, ale spíše ve způsobu vnímání kořisti – pták pravděpodobně u kořisti vnímá hlavně barvu, zatímco skákavka bere v potaz i jiné vlastnosti kořisti.

Paměť

Ačkoliv se počet útoků mezi posledním kolem prvního dne a prvním kolem druhého dne zvýšil, stále byl nižší, než při prvním předložení naivnímu pavoukovi. Překvapivé ale bylo velmi výrazné zvýšení počtu úspěšných útoků u bílé formy oproti málo znatelnému posunu u červené formy. Ačkoliv roli v tomto případě nepochybně hrála i nepřítomnost úspěšných útoků v posledním kole prvního dne, další srovnání (s prvním kolem prvního dne ($p > 0.05$) a s červenou v prvním kole druhého dne) naznačují, že roli hrály i jiné vlivy.

Vliv barvy *P. apterus* na paměť *Parus major* testovala Svádová et al. (2009). Sýkory si dobře pamatovaly červené plošnice a druhý den se jim vyhýbaly, žlutou barevnou formu ale napadaly stejně. Tato data tedy vykazují podobný trend jako u *E. arcuata*, zvláštní ale je, že počet úspěšných útoků se zvýšil výrazně víc, než celkový počet útoků. Vzhledem k výše zmíněné hypotéze dvojí signalisace by se dal očekávat pravý opak – slabší a hůř zapamatovatelný optický signál způsobí výraznější zvýšení počtu útoků, ale stejný chemický signál vyrovná počet úspěšných útoků s opticky lépe signalisující formou. Je ale možné, že bílá barva nezvyšuje opatrnost predátora (v kontrastu s aposematickým zbarvením (Ruxton et al. 2004)), takže jeho útoky spíše směřují k ulovení kořisti (nejsou „váhavé“). Mechanismus vlivu barvy na paměť tedy u *E. arcuata* není jasný, lze ale říct, že aposematické zbarvení pomáhá posilovat paměť ve srovnání se zbarvením kryptickým.

7. Závěr

Srovnání reakcí *E. arcuata* na *P. apterus* a *S. aegyptius* ukázalo, že mezi těmito dvěma druhy existuje mimetický vztah. *S. aegyptius* je v tomto vztahu nepochybně méně chráněným druhem – vykazoval vyšší úmrtnost během prvního předložení, během učení měl vyšší mortalitu a poučení s ním bylo velmi špatně zapamatovatelné. To vše jsou důvody, proč je pro něj výhodné napodobovat lépe chráněný model – *P. apterus* se mu pro tuto roli přímo nabízí, protože oba druhy žijí na stejných biotopech a jejich areály se výrazně překrývají. *P. apterus* ale není tímto vztahem znevýhodněn, naopak – pokud se pavouk poučil na *S. aegyptius*, vyhýbal se pak i *P. apterus*. Vzhledem k tomu lze mimetický vztah těchto dvou druhů předběžně zařadit do müllerovské části batesovsko-müllerovského kontinua.

Bílá i červená varianta *P. apterus* dopadly v testech učení vcelku podobně, oboustranně velmi úspěšná pak byla generalisace. U bílé varianty ale v paměťových testech byla výrazně vyšší mortalita, což může nasvědčovat slabší zapamatovatelnosti této krypticky zbarvené kořisti. Jinak ale vliv zbarvení kořisti nebyl u *E. arcuata* zdaleka tak významný, jako v pracích zabývajících se ptačími predátory.

8. Použitá literatura

Sekundární citace jsou označeny *.

Práce psané v azbuce jsou označeny ^A a transliterovány podle normy ČSN 01 0185.

Aldrich, JR. 1988. Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual review of entomology* **33**, 211-238.

Aukema B, Rieger C. 2001. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region, Volume 4. Wageningen: Netherlands Entomological Society.

Balogh ACV, Gamberale-Stille G, Leimar O. 2008. Learning and the mimicry spectrum: from quasi-Bates to super-Muller. *Animal Behaviour* **76**, 1591-1599.

Bartos M. 2004. The prey of *Yllenus arenarius* (Araneae, Salticidae). Vol. 13. Bulletin of the British Arachnological Society, 83-85.

Bates HW. 1862. XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidæ. Vol. 23. Transactions of the Linnean Society of London, 495-566.

Benes ES. 1969. BEHAVIORAL EVIDENCE FOR COLOR DISCRIMINATION BY WHIPTAIL LIZARD, CNEMIDOPHORUS TIGRIS. *Copeia*, 707-&.

Berenbaum MR, Miliczky E. 1984. MANTIDS AND MILKWEED BUGS - EFFICIACY OF APOSEMATIC COLORATION AGAINST INVERTEBRATE PREDATORS. *American Midland Naturalist* **111**, 64-68.

Blest AD, Hardie RC, McIntyre P, Williams DS. 1981. THE SPECTRAL SENSITIVITIES OF IDENTIFIED RECEPTORS AND THE FUNCTION OF RETINAL TIERING IN THE PRINCIPAL EYES OF A JUMPING SPIDER. *Journal of Comparative Physiology* **145**, 227-239.

Bowdish TI, Bultman TL. 1993. VISUAL CUES USED BY MANTIDS IN LEARNING AVERSION TO APOSEMATIALLY COLORED PREY. *American Midland Naturalist* **129**, 215-222.

Bryant PJ. 2009. Invasion of Southern California by the Palearctic pyrrhocorid *Scantius aegyptius* (Hemiptera: Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Pan-Pacific Entomologist* **85**, 190-193.

Buchar J, Kůrka A. 2001. Naši pavouci. Praha: Academia.

Carpenter GDH, Ford EB. 1933. Mimicry. London: Methuen, 134.

Clark RJ, Jackson RR, Cutler B. 2000. Chemical cues from ants influence predatory

behavior in *Habrocestum pulex*, an ant-eating jumping spider (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology* **28**, 309-318.

Cross FR, Jackson RR. 2009. Cross-modality priming of visual and olfactory selective attention by a spider that feeds indirectly on vertebrate blood. *Journal of Experimental Biology* **212**, 1869-1875.

Crossland MR. 2001. Ability of predatory native Australian fishes to learn to avoid toxic larvae of the introduced toad *Bufo marinus*. *Journal of Fish Biology* **59**, 319-329.

DeVoe RD. 1975. Ultraviolet and green receptors in the principal eyes of jumping spiders. Vol. 66. *Journal of General Physiology*, 193-207.

Dobroruka LJ. 1997. Predatory behaviour of four species of jumping spiders of the genus *Evarcha* (Araneae: Salticidae). Vol. 61. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 279-285.

Edwards GB, Jackson RR. 1994. THE ROLE OF EXPERIENCE IN THE DEVELOPMENT OF PREDATORY BEHAVIOR IN PHIDIPPUS-REGIUS, A JUMPING SPIDER (ARANEAE, SALTICIDAE) FROM FLORIDA. *New Zealand Journal of Zoology* **21**, 269-277.

A. E, K. S, Kopečková M, Štys P. 2005. Warning coloration in *Pyrrhocoris* and *Scantius* (Heteroptera): evolution and function against avian predators (poster). 10th Congress of European Society for Evolutionary Biology, Krakow, Poland, 15 - 20 August 2005, Abstracts, 138.

Exnerova A, Landova E, Stys P, Fuchs R, Prokopova M, Cehlarikova P. 2003. Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 517-525.

Exnerova A, Stys P, Fucikova E, Vesela S, Svadova K, Prokopova M, Jarosik V, Fuchs R, Landova E. 2007. Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate? *Behavioral Ecology* **18**, 148-156.

Farine JP. 1987. THE EXOCRINE GLANDS OF *DYSDERCUS CINGULATUS* (HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE) - MORPHOLOGY AND FUNCTION OF NYMPHAL GLANDS. *Journal of Morphology* **194**, 195-207.

Farine JP. 1988. THE EXOCRINE GLANDS OF *DYSDERCUS CINGULATUS* F (HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE) - MORPHOLOGY AND FUNCTION OF ADULTS GLANDS. *Annales De La Societe Entomologique De France* **24**, 241-256.

Farine JP, Bonnard O, Brossut R, Lequere JL. 1992a. CHEMISTRY OF DEFENSIVE SECRETIONS IN NYMPHS AND ADULTS OF FIRE BUG, *PYRRHOCORIS APTERUS* L (HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE). *Journal of Chemical Ecology* **18**,

1673-1682.

Farine JP, Bonnard O, Brossut R, Lequere JL. 1992b. CHEMISTRY OF PHEROMONAL AND DEFENSIVE SECRETIONS IN THE NYMPHS AND THE ADULTS OF *DYSDERCUS CINGULATUS* FABR (HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE). *Journal of Chemical Ecology* **18**, 65-76.

Foelix R. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford: Oxford University Press, 330.

Foelix RF. 1970. CHEMOSENSITIVE HAIRS IN SPIDERS. *Journal of Morphology* **132**, 313-&.

Forsman A, Merilaita S. 1999. Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* **13**, 131-140.

Gagliardo A, Guilford T. 1993. WHY DO WARNING-COLORED PREY LIVE GREGARIOUSLY. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **251**, 69-74.

Gamberale G, Tullberg BS. 1996a. Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour* **52**, 597-601.

Gamberale G, Tullberg BS. 1996b. Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **263**, 1329-1334.

Gamberale-Stille G, Guilford T. 2003. Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour* **65**, 1021-1026.

Gamberale-Stille G, Tullberg BS. 1999. Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* **13**, 579-589.

Gaskett AC. 2007. Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological Reviews* **82**, 26-48.

*^A**Gidajatov DA.** 1967. Nastojaščije polužestkokrylyje (Hemiptera - Heteroptera) Lenkoranskoj zony (Tališ) Azerbajdžana. Vol. 26. Tr. In-ta zool. AN AzSSR, 94-156.

Greenlees MJ, Phillips BL, Shine R. 2010. Adjusting to a toxic invader: native Australian frogs learn not to prey on cane toads. *Behavioral Ecology* **21**, 966-971.

Ham AD, Ihalainen E, Lindstrom L, Mappes J. 2006. Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 482-491.

Harland DP, Jackson RR. in press. How jumping spiders see the world. In: Lazareva O, Shimizu T, Wasserman E, eds. *How Animals See the World: Behavior, Biology and*

Evolution of Vision. New York: Oxford University Press.

Hauglund K, Hagen SB, Lampe HM. 2006. Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* **17**, 392-398.

Herberstein ME, Wignall A. 2011. Introduction: spider biology. In: Herberstein ME, ed. *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*. Cambridge: Cambridge University Press, 391.

Hill DE. 1979. ORIENTATION BY JUMPING SPIDERS OF THE GENUS PHIDIPPUS (ARANEAE, SALTICIDAE) DURING THE PURSUIT OF PREY. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **5**, 301-322.

Hill DE. 2006. Learned avoidance of the large milkweed bug (Hemiptera, Lygaeidae, *Oncopeltus fasciatus*) by jumping spiders (Araneae, Salticidae, *Phidippus*) (Version 1).

Hoefler CD, Taylor M, Jakob EM. 2002. Chemosensory response to prey in *Phidippus audax* (Araneae, Salticidae) and *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology* **30**, 155-158.

Holden W. 1975. Behavioral Evidence of Chemoreception on the Legs of the Spider *Araneus diadematus* Cl., Vol. 3. *Journal of Arachnology*, 207-210.

Hristov N, Conner WE. 2005. Effectiveness of tiger moth (Lepidoptera, Arctiidae) chemical defenses against an insectivorous bat (*Eptesicus fuscus*). *Chemoecology* **15**, 105-113.

Jackson RR, Clark RJ, Harlan DP. 2002. Behavioural and cognitive influences of kairomones on an araneophagic jumping spider. *Behaviour* **139**, 749-775.

Jackson RR, Nelson XJ, Sune GO. 2005. A spider that feeds indirectly on vertebrate blood by choosing female mosquitoes as prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 15155-15160.

Jackson RR, Pollard SD. Predatory Behavior of Jumping Spiders. Vol. 41. *Annual Review of Entomology*, 287-308.

Jackson RR, Tarsitano MS. 1993. Responses of jumping spiders to motionless prey. Vol. 9. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 105-109.

Kauppinen J, Mappes J. 2003. Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata : *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour* **66**, 505-511.

*^A**Kiričenko AN.** 1952. Obščije čerty fauny nastojaščich polužestkokrylych Priural'ja v svjazi s osobennostjami ich pitaniija. Vol. 11. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR*, 126-132.

Koyanagi M, Nagata T, Katoh K, Yamashita S, Tokunaga F. 2008. Molecular evolution of arthropod color vision deduced from multiple opsin genes of jumping spiders.

Journal of Molecular Evolution **66**, 130-137.

Krall BS, Bartelt RJ, Lewis CJ, Whitman DW. 1999. Chemical defense in the stink bug *Cosmopepla bimaculata*. *Journal of Chemical Ecology* **25**, 2477-2494.

Krall BS, Zilkowski BW, Kight SL, Bartelt RJ, Whitman DW. 1997. Chemistry and defensive efficacy of secretion of burrowing bug (*Sehirus cinctus cinctus*). *Journal of Chemical Ecology* **23**, 1951-1962.

Kristenová M, Exnerová A, Štys P. in press. Seed preferences of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae): Are there specialized trophic populations? , Vol. 108. European Journal of Entomology.

Kruse KC, Stone BM. 1984. LARGEMOUTH BASS (*MICROPTERUS SALMOIDES*) LEARN TO AVOID FEEDING ON TOAD (*BUFO*) TADPOLES. *Animal Behaviour* **32**, 1035-1039.

Land MF. 1969. STRUCTURE OF RETINAE OF PRINCIPAL EYES OF JUMPING SPIDERS (*SALTICIDAE* - *DENDRYPHANTINAE*) IN RELATION TO VISUAL OPTICS. *Journal of Experimental Biology* **51**, 443-&.

Lindstrom L, Alatalo RV, Lyytinen A, Mappes J. 2001. Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**, 357-361.

Long JD, Hay ME. 2006. Fishes learn aversions to a nudibranch's chemical defense. *Marine Ecology-Progress Series* **307**, 199-208.

Mappes J, Marples N, Endler JA. 2005. The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution* **20**, 598-603.

Marples NM, Roper TJ. 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour* **51**, 1417-1424.

Marples NM, Roper TJ, Harper DGC. 1998. Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* **83**, 161-165.

Mason JR, Reidinger RF. 1983. GENERALIZATION OF AND EFFECTS OF PREEXPOSURE ON COLOR-AVOIDANCE LEARNING BY RED-WINGED BLACKBIRDS (*AGELAIUS PHOENICEUS*). *Auk* **100**, 461-468.

Moulet P. 1995. Hemiptères Coreoidea Euro-méditerranéens (Faune de France 81). Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, 336.

Müller F. 1879. Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. Trans. Entomol. Soc. London, xx-xxix.

Nakamura T, Yamashita S. 2000. Learning and discrimination of colored papers in

jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* **186**, 897-901.

Nelson XJ, Jackson RR. 2011. Flexibility in the foraging strategies of spiders. In: Herberstein ME, ed. *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*. Cambridge: Cambridge University Press.

Nentwig W. 1986. NON-WEBBUILDING SPIDERS - PREY SPECIALISTS OR GENERALISTS. *Oecologia* **69**, 571-576.

Nentwig W, Wissel C. 1986. A COMPARISON OF PREY LENGTHS AMONG SPIDERS. *Oecologia* **68**, 595-600.

Patt JM, Pfannenstiel RS. 2008. Odor-based recognition of nectar in cursorial spiders. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **127**, 64-71.

Peaslee AG, Wilson G. 1989. SPECTRAL SENSITIVITY IN JUMPING SPIDERS (ARANEAE, SALTICIDAE). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* **164**, 359-363.

Poulton EB. 1890. The Colours of Animals. London: Kegan Paul, Trench & Trübner, 360.

Poulton EB. 1909. Mimicry in the butterflies of North America. Vol. 2. Annals of the Entomological Society of America, 203-242.

Prokopova M, Vesely P, Fuchs R, Zrzavy J. 2010. The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**, 890-898.

Prudic KL, Skemp AK, Papaj DR. 2007. Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology* **18**, 41-46.

^A**Pučkov VG.** 1974. Fauna Ukrajiny, Tom 21, Vypusk 4. Berytydi, Červonoklopy, Piezmatidy, Pidkornyky i Tyngidy. Kyjiv: Naukova Dumka, 331.

Raška J. 2009. Function of Metathoracic Scent Glands in Terrestrial Heteroptera. Bakalářská práce.

Richman DB, Jackson RR. 1992. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). Vol. 9. Bulletin of the British Arachnological Society, 33-37.

Rotschild M. 1961. Defensive odours and Müllerian mimicry among insects. Vol. 113. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 101-102.

Rowe C, Guilford T. 1999. The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology* **13**, 655-671.

Rowland HM, Ihalainen E, Lindstrom L, Mappes J, Speed MP. 2007. Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. *Nature* **448**, 64-67.

- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP.** 2004. Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. Oxford: Oxford University Press, 249.
- Schlenoff DH.** 1984. NOVELTY - A BASIS FOR GENERALIZATION IN PREY SELECTION. *Animal Behaviour* **32**, 919-921.
- Schuh RT, Slater JA.** 1995. True bugs of the world (Hemiptera:Heteroptera): classification and natural history. Ithaca, NY: Cornell University Press, 336.
- Schuler W, Hesse E.** 1985. ON THE FUNCTION OF WARNING COLORATION - A BLACK AND YELLOW PATTERN INHIBITS PREY-ATTACK BY NAIVE DOMESTIC CHICKS. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**, 249-255.
- Shettlew.Sj.** 1972. ROLE OF NOVELTY IN LEARNED AVOIDANCE OF UNPALATABLE PREY BY DOMESTIC CHICKS(GALLUS-GALLUS). *Animal Behaviour* **20**, 29-&.
- Sillentullberg B.** 1985. HIGHER SURVIVAL OF AN APOSEMATIC THAN OF A CRYPTIC FORM OF A DISTASTEFUL BUG. *Oecologia* **67**, 411-415.
- Skow CD, Jakob EM.** 2006. Jumping spiders attend to context during learned avoidance of aposematic prey. *Behavioral Ecology* **17**, 34-40.
- Slama K.** 1998. Autosomal recessive mutations affecting body colour in *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera : Pyrrhocoridae). *European Journal of Entomology* **95**, 17-26.
- Socha R.** 1993. PYRRHOCORIS APTERUS (HETEROPTERA) - AN EXPERIMENTAL MODEL SPECIES - A REVIEW. *European Journal of Entomology* **90**, 241-286.
- Speed MP.** 1993. MUELLERIAN MIMICRY AND THE PSYCHOLOGY OF PREDATION. *Animal Behaviour* **45**, 571-580.
- Speed MP, Turner JRG.** 1999. Learning and memory in mimicry: II. Do we understand the mimicry spectrum? *Biological Journal of the Linnean Society* **67**, 281-312.
- Svadova KH, Exnerova A, Kopeckova M, Stys P.** 2010. Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology* **107**, 349-355.
- Svadova K, Exnerova A, Stys P, Landova E, Valenta J, Fucikova A, Socha R.** 2009. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* **77**, 327-336.
- Taylor PW, Jackson RR, Robertson MW.** 1998. A case of blind spider's buff? Prey-capture by jumping spiders (Araneae, Salticidae) in the absence of visual cues. *Journal of Arachnology* **26**, 369-381.
- Ullrich W.** 1953. Beobachtung zur Frage der Schutztracht der Feuerwanze, *Pyrrhocoris*

apterus L., Vol. 3. Beiträge zur Entomologie, 406-411.

Wallace AR. 1867. Mimicry and other protective resemblances among animals. Vol. 32. Westminster Foreign Q. Rev., 1-43.

Wallace AR. 1882. Dr. Fritz Muller on some difficult cases of mimicry. Vol. 26. Nature, 86-87.

Webb JK, Brown GP, Child T, Greenlees MJ, Phillips BL, Shine R. 2008. A native dasyurid predator (common planigale, *Planigale maculata*) rapidly learns to avoid a toxic invader. *Austral Ecology* **33**, 821-829.

Yamashita S. 1985. Photoreceptor Cells in the Spider Eye: Spectral Sensitivity and Efferent Control. In: Barth FG, ed. *Neurobiology of Arachnids*. Heidelberg: Springer Verlag, 385.

Yamashita S, Takeda H. 1976. Spectral sensitivities of jumping spider eyes. Vol. 105. *Journal of Comparative Physiology*, 29-41.

Young OP. 1989. Field observations of predation by *Phidippus audax* (Araneae: Salticidae) on arthropods associated with cotton. Vol. 24. *Journal of Entomological Science*, 266-273.

Zhang Y, Lu H, Bargmann CI. 2005. Pathogenic bacteria induce aversive olfactory learning in *Caenorhabditis elegans*. *Nature* **438**, 179-184.