



Diffflugia a *Pontigulasia*. Když se podíváme blíž na známé ekologické nároky jednotlivých druhů, zjistíme, že jde o různorodou směs, protože např. druh *Centropyxis aculeata* vyžaduje nízký obsah organického bahna v sedimentu, zatímco druh *Diffflugia oblonga* zase prostředí s hojným organickým bahnem. Taková pestrá společenost se vyskytuje v tekoucích vodách, kde vzniká druhotně smíšením schránek z více původních společenstev. Z předcházejícího výzkumu už víme, že proměnlivost prostředí v tekoucích vodách způsobuje, že rozdílná společenstva mohou žít v potoce velice blízko u sebe.

A jak se tyto druhy ocitly v Lipně? Podívá-

me se na místo výkopu sondy. Dnes teče několik metrů od sondy malý potůček — přítok Lipna. Před několika lety, kdy vznikla studovaná vrstva, byla jeho intenzita právě vhodná na to, aby přinesl s sebou krytenky typické pro tekoucí vody. Ty se pak v sedimentu smísily s místními krytenkami, které žily v Lipně. Potřebná intenzita přitékajícího potůčku nebyla tak silná jako za povodní v r. 2002, kdy velká voda vymlela písek a štěrky i mimo původní koryta potoků a nemohla tedy schránky krytenek přinést. Na druhé straně nebyla ani tak slabá jako v r. 2003, kdy nebyly naplaveny žádné schránky krytenek z horních částí toku. Rok, ve kterém se usadila tato vrstva, byl tedy

Proměnlivost společenstva krytenek na malé ploše. Naboře Kvildský potok (1 056 m n. m.), dole jezírko u cesty na Bučinu (1 154 m n. m.). Čísla 1–7 značí místa odběrů vzorků. Bližší vysvětlení v textu. Orig. K. Holcové

srážkově průměrný a srážky byly v jeho průběhu rovnoměrné. Následuje vrstva hrubého písku až štěrku, která připomíná vrstvu z povodní, ale je méně mocná. Podobně jako ve vrstvě z r. 2002 jsou krytenky i zde velice vzácné. Tato vrstva tedy odpovídá období silných srážek a velkého přínosu písku až štěrku přítokem Lipna. Třetinová mocnost polohy oproti vrstvě z r. 2002 však ukazuje, že srážky byly menší než ty v r. 2002. Nejspodnější studovaná vrstva obsahuje krytenky poměrně hojně. Patří k rodům *Bulinaria* a *Trigonopyxis* typickým pro stojaté vody. Znamená to zase sušší období, kdy se do Lipna nedostaly krytenky tekoucích vod z přítoku, ani donesený materiál příliš „nezředil“ jejich původní množství.

Popsaná cesta do nedávné minulosti Lipna prostřednictvím jedné ze sond vykopaných nedaleko obce Černá v Pošumaví ukazuje, jak je možné poznatky získané aktuálně ekologickým výzkumem využít. Zatím byly na jejich základě zrekonstruovány jen události z doby před několika lety. Podobně to však funguje i v sedimentech o hodně starších. Jenom poznání změn, které profil zachycuje, bývá komplikovanější. Avšak i cesta do minulosti bývá spojená s větší námahou a nejistotou, čím víc se vzdalujeme od dobře známých míst. Ale o to je dobrodružnější a zajímavější.

Tento výzkum se realizuje s finančním příspěvkem Grantové agentury Akademie věd ČR (Grantový projekt č. A6111201 Aktuální ekologické sladkovodních krytenek Šumavy).

O symetrii sítí križiakov

Pavol Prokop

Siete pavúkov križiakov (*Araneae: Araneidae*) sú všeobecne známe dvojrozmerné útvary utkané z jemných, ale pevných vlákien. Ich stavba závisí predovšetkým od fyzického stavu pavúka, energetických potrieb súvisiacich s prežitím, vývinom a reprodukciou. Z vonkajších podmienok ovplyvňujúcich tvar sietí sú to napr. svetlo, vietor, prítomnosť a typ koristi a vnútro-druhová kompetícia. Pre život sieťových pavúkov zohrávajú siete významnú úlohu pri získavaní koristi alebo pri rozmnožovaní (Živa 1992, 6: 265–269; 2001, 5: 220–223; 2003, 4: 175–176). Tvar sietí je pre mnohých súčasných autorov odborných aj populárnych publikácií symbolom symetrie. Množstvo najnovších výskumov v odboroch etológia a behaviorálna ekológia však prináša trochu odlišný pohľad na pavúčie siete. Sú skutočne symetrické?

Naše vedomosti o správaní pavúkov pri stavbe sietí prekonalí niekoľko paradigiem: predpokladalo sa, že stavba sietí je výlučne geneticky podmienená a variácie v podobe sietí sa vyskytujú iba na úrovni druhov. Nasledovalo pripustenie vnútro-druhových variácií a ich vplyvu na lov hmyzu. Napr. sklon, veľkosť siete a ok významne vplyva na množstvo i veľkosť koristi. Množstvo súčasných prác vysvetľuje individuálne variácie v stavbe sietí na základe mechanistického prístupu založeného na algoritmickej zákonoch, t.j. vplyve gravitácie, dĺžky končatín pavúkov, vplyve regenerovaných končatín, atď. Iné moderné prístupy akceptujú zistenia predchádzajúcich, ale hlavným rozdielom je skúmanie vplyvu niektorých foriem adaptívneho učenia vznikajúceho zo skúseností pavúkov.

Nervová sústava mnohých preskúmaných bezstavovcov (česky bezobratlí) má prítomné štruktúry umožňujúce asociačné učenie. Navyše aj nové poznatky v molekulovej biológii učenia a pamäte naznačujú, že učenie je základným neurálnym procesom, ktorý nevyžaduje výlučne vysoko vyvinutý nervový systém. Pokusy jasne dokazujú jeho prítomnosť u včiel, lariev drozofíl a fytofágneho hmyzu. Ako je vyvinuté u pavúkov, odhaľujú niektoré novšie štúdie.

Sieťoví pavúci sú obyčajne usadlí samotársky predátori a na rozdiel od aktívne loviacich druhov (napr. *Lycosidae*, *Salticidae*) investujú menej energie do hľadania koristi. Na rozdiel od mobilných druhov, používajúcich pri love iba tzv. istiace vlákno, investujú energiu do syntézy väčšieho množstva vlákien a stavby sietí. Vo všeobecnosti ich orientujú križiaky vertikálne, pričom však nie sú úplne kolmé, aby mali možnosť v prípade nebezpečenstva odskočiť zo stredu siete na poistnom vlákne na zem. Siete pozostávajú z niekoľkých lúčovitých vlákien zbiehajúcich sa v nelepka-vom strede, ďalej z lepkavých špirál, na ktoré sa chytá hmyz a z obvodových nosných vlákien. Schopnosť siete chytat hmyz je okrem iného podmienená množstvom vlákien a ich rozmiestnením.

Typickou ústou sietí križiakov je ich symetria u mladých pavúkov a asymetria u starších jedincov (napr. Heiling a Her-

berstein 1998). Asymetria sa prejavuje zväčšovaním spodnej časti siete, t.j. zvyšovaním investícií energie pri budovaní vlákní spodnej časti a znižovaním investícií do hornej časti. Niektorým druhom, ako napr. rodov *Nephila* a *Phonognatha*, slúži silne zredukovaná horná časť iba na podporu siete. Skôr však, kým odpovieme na otázku, ako asymetria vzniká, priblížime, načo je pre svojho majiteľa užitočná.

Behaviorálna ekológia sa pokúša vysvetliť zmeny v stavbe sietí, resp. potravného správania ako reakcie na zmeny v potravných ponukách. Jedným z príkladov je stratégia zmeny veľkosti ôk siete (presnejšie vzdialeností medzi lepkavými špirálami).

Malé oká umožňujú prísnejšiu selekciu letiaceho hmyzu a vyššiu absorpciu jeho kinetickej energie. Nevýhodou sú vysoké investície do vlákní a zvýšená viditeľnosť siete. Veľké oká naopak znižujú viditeľnosť siete, ale nie sú schopné zachytiť menšie druhy hmyzu. Druhým spôsobom regulácie lovu koristi je veľkosť siete. Veľká plocha zvyšuje pravdepodobnosť úspešného lovu, s menšími sieťami je to naopak. Viaceré štúdie dokázali, že pavúky žijúce v miestach s nižšou početnosťou koristi pradu väčšie siete a naopak. Laboratórne experimenty túto hypotézu potvrdili úpravou stravovacích režimov križiakov: hladní stavali väčšie siete ako nasýtení (Herberstein a Heiling 2000). Sýti pavúci môžu potom investovať energiu do reprodukcie alebo nemusia sieť obnovovať denne, čím znižujú riziko napadnutia predátormi (Venner a kol. 2000). Schopnosť regulovať veľkosť ôk bola dokázaná u viacerých druhov, no ukázkovým príkladom je koloniálny pavúk *Parawixia bistriata* z Južnej Ameriky. Za normálnych okolností sa tento druh špecializuje na chytanie malých dvojkřídlcov (*Diptera*), stavia si malé siete s malými okami (t.j. s vysokou hustotou vlákní). Sezónne sa však objavujú aj húfy lietajúcich termítov, ktoré sú väčšie ako dvojkřídlce. V tomto období križiak radikálne mení veľkosť siete, aby zvýšil pravdepodobnosť úspešného úlovku a zároveň zväčšuje veľkosť ôk, t.j. znižuje viditeľnosť, ale aj kompenzuje investície do väčšej plochy siete (Sandoval 1994).

Niektorí pavúci sa aktívne premiestňujú z miest s nižšou početnosťou koristi do miest s vyššou ponukou. Svoj lovecký úspech môžu zvyšovať aj umiestňovaním sietí v blízkosti umelých osvetlení, ktoré priťahujú hmyz. Jediní chytajúci hmyz pri osvetlení sú úspešnejší a následne fyzicky zdatnejší (ťažší) oproti jedincom loviacim na miestach bez umelého svetla. Výsledkom vnútroruhovej kompetície je preukázateľná distribúcia zdatnejších pavúkov do blízkosti svetiel a menších, t.j. menej zdatných jedincov na neosvetlené miesta (Heiling a Herberstein 1999).

Potenciálne výhody dolnej časti siete

Adaptívna hodnota asymetrie siete sa môže zvýšiť úspechom pri love hmyzu. Typickou pozíciou loviaceho križiaka je zotrúvanie v strede siete hlavohrudou orientovanou smerom dole (t.j. orientácia na dolnú polovicu siete). Rýchlosť detekcie koristi, ktorá na seba upozorňuje vibrovaním v sieti, je podmienená jej pozíciou k pavúkovi. Korisť je odhalená skôr



vtedy, ak je zamotaná v smere pred hlavohrudou pavúka. V opačnom prípade pavúk najskôr orientuje svoje telo do čelnej pozície ku koristi a až potom za ňou vyráža. Z východzej pozície loviaceho pavúka vyplýva, že detekcia a teda aj priblíženie ku koristi, t.j. lovecký úspech, je najrýchlejšia vtedy, keď je korisť zamotaná v dolnej polovici. Tento efekt dolnej polovice je podporovaný aj prirodzenou silou gravitácie: pohybom pavúka do hornej polovice musí predátor prekonať gravitačnú silu. Z uvedených dôvodov (rýchla detekcia a jednoduchší pohyb) môže mať dolná polovica pre sieťových pavúkov vyššiu potravnú hodnotu. Následkom skúseností, ktoré získavajú počas ontogenézy, ju zväčšujú a zvyšujú svoj lovecký úspech. Stupeň asymetrie však môže byť aj výsledkom kompromisu medzi efektívnosťou chytania hmyzu a štruktúrnymi obmedzeniami, pretože horná časť poskytuje nevyhnutnú fyzickú podporu pre stred siete, t.j. aj pre pobyt pavúka v strede. Niektoré výsledky dokonca naznačujú, že horná časť je menšia u druhov zotrúvajúcich v úkrytoch, t.j. mimo siete (Heiling a Herberstein 1999). Ale, ako už bolo uvedené, symetria je závislá aj od veku a veľkosti pavúkov.

K váhe pavúkov sa pridružuje ešte jedno významné obmedzenie, ktoré s individuálnou skúsenosťou nemá nič spoločné. Počas konštrukcie siete prilpejú križiaci lepkavé špirály na predtým napnuté nelepivé líčce. Pozície pavúkov pri kladení špirál v dolnej polovici sa striedajú z horizontálnej na vertikálnu (t.j. otáčajú telom cca o 90°). V hornej polovici však pavúk musí meniť pozíciu bruška (opistozóma) so snovacími bradavicami iba vertikálne (hlavohrudou dole, potom hore, t.j. až o 180°). Preto je konštruovanie siete pre ťažšieho pavúka energeticky nákladnejšie a/alebo časovo náročnejšie v hornej časti. Asymetria teda nemusí byť ovplyvnená iba skúsenosťami, ale aj fyzickými obmedzeniami (Herberstein a Heiling 1999).

V poslednom z citovaných experimentov sa asymetria zväčšovala nielen prirod-

Sieť križiaka podkorného (Nuctenea umbratica). Symetrické siete niesu u dospelých križiakov v prírode bežné, obvykle majú väčšiu dolnú časť. Foto L. Kubcová

zeným zvyšovaním váhy pavúkov (kŕmením), ale aj umelým zásahom (nanesením gleja vážiaceho 50 % hmotnosti pavúka na jeho bruško). Asymetria sa zvyšovala váhou pavúkov bez ohľadu na ich fázu ontogenézy alebo stav nasýtenia. Ale prečo — ak pripustíme výhody tzv. efektu dolnej polovice — nestavajú všetky druhy bez ohľadu na fázu ontogenézy iba asymetrické siete? Príkladom spĺňajúcich vyslovený predpoklad je okrem pavúkov z rodov *Nephila* a *Phonognatha* málo. K dispozícii však máme prinajmenšom niekoľko vysvetlení.

- Asymetria úzko súvisí s gravitáciou (pozri vyššie). Dôkazom sú symetrické siete pavúkov postavené v podmienkach beztiaže a nízka vertikálna asymetria horizontálnych sietí pavúkov čeľ. *Uloboridae*.

- Zvyšovanie symetrie zväčšuje veľkosť plochy siete, t.j. aj lovecký úspech. Väčšie siete stavajú obvyčajne potravné deprivovaní jedinci, ktorí sa navyše pohybujú rýchlejšie, ako nasýtení. Tento predpoklad však čiastočne odporuje zisteniam, podľa ktorých juvenilní jedinci pradu symetrické siete bez ohľadu na nasýtenie.

- Energetické výdaje spojené s konštrukciou hornej časti siete sú vyššie v dospelosti, pretože dospelí jedinci sú ťažší. Podporou uvedenej hypotézy sú vzdialenosti medzi špirálami u križiaka *Aranus diadematus*: v dolnej časti sú vzdialenosti pravidelné a v hornej sa smerom od stredu zväčšujú. Úzko to koreluje s faktom, že čím ďalej sa korisť chytí (resp. čím viac času potrebuje pavúk na dosiahnutie koristi), tým väčšia je pravdepodobnosť vyslobodenia, t.j. neúspešného lovu. Na sifyfovskú cestu hore reaguje pavúk „väčšou neobľasťou“ pri kladení lepkavých špirál.

- Predchádzajúce skúsenosti môžu do značnej miery ovplyvňovať stupeň asymetrie. Jediní kŕmení prednostne v horných poloviciach sietí síce nekonštruovali väčšie horné časti v porovnaní s dolnými, no na rozdiel od jedincov kŕmených v spodných častiach udržiavali siete symetrické (Heiling a Herberstein 1999). Podobne jedinci, ktorí mali skúsenosti so stavbou sietí, mali asymetrickejšie siete v porovnaní s neuskúsenými (chovanými v malých skúmavkách silne obmedzujúcich stavbu sietí).

Informácie pochádzajúce z okolitého prostredia (napr. množstvo koristi, počasie), aktuálny fyziologický stav sieťových pavúkov (napr. úroveň nasýtenia), fáza ontogenetického vývinu, ale aj individuálne skúsenosti a rôzne fyzikálne faktory (gravitácia, vlastná váha) do rôznej miery ovplyvňujú správanie pavúkov pri stavbách sietí a v konečnom dôsledku ich celkový vzhľad. Asymetria je výsledkom a kompromisom medzi uvedenými (a nepochybne ďalšími neznámymi) faktormi zároveň, výsledkom rovnováhy medzi výdajmi a ziskami. Lepšie pochopenie správania pavúkov pri stavbe sietí je podmienené akceptovaním týchto skutočností. Striktno mechanistický alebo výlučne behaviorálny pohľad na skúmanú problematiku je (zdá sa) prekonaný a ďalší výskum sa uberá cestou syntézy predchádzajúcich a nových myšlienok.