

## Nejmlsnější z pavouků – extrémní příklad potravní specializace predátorů

Živočiškové si ze všech dostupných zdrojů potravy vybírají ty, jež jsou pro ně nejvhodnější. Někteří jsou ale vybíravější než ostatní. Herbivoři mají obecně na živné rostliny větší nároky, jelikož se musejí vypořádávat s mechanickou nebo chemickou obranou konkrétního druhu rostliny. Např. koaly se živí výhradně listy blahovičnicku (*Eucalyptus* spp.), které mají velice nízký obsah bílkovin a navíc obsahují fenolické a terpenové látky, pro většinu živočichů jedovaté. U koal se ale vyvinuly metabolické adaptace, umožňující jim získávat všechny potřebné živiny pouze z této rostliny, aniž by se otrávil. Podobně vázáni na jeden nebo několik hostitelských druhů jsou často i paraziti a parazitoidi, u nichž se rovněž během koevoluce s jejich hostiteli musely vytvořit specifické adaptace, pomáhající překonat obranné mechanismy a bariéry konkrétního hostitele. Žít se jedním druhem rostliny nebo využívat jediného hostitele je pro tyto živočichy jednodušší i proto, že často prodělávají celý vývoj nebo jeho podstatnou část na jedné živné rostlině nebo s jedním hostitelem. Naproti tomu predátoři většinou nejsou ve výběru své kořisti tolik vyhranění. Během života musejí ulovit a zkonzumovat mnoho jedinců a k lovu využívají každou vhodnou příležitost. Existují ale i příklady poměrně vybíravých predátorů, kteří dávají přednost jednomu typu kořisti. Často se zaměřují na kořist, kterou většina jiných neloví, a tím pádem si navzájem nekonkurují. Dosud však nebyl objeven vysoce specializovaný predátor schopný využívat pouze jediný druh kořisti.

Mezi nejpočetnější suchozemské predátory patří s více než 46 tisíci popsányými druhy pavouci. Živí se především hmyzem a jinými bezobratlými živočichy. Většina pavouků je považována za polyfágní, během svého života uloví a pozřou mnoho jedinců různých druhů. Ani oni však ne-

loví bez rozdílu každou kořist, na kterou narazí, jsou schopni si vybírat vhodnou potravu např. podle její velikosti, nebezpečnosti nebo nutričního složení. Najdou se však i vzácné případy potravně specializovaných pavouků adaptovaných k lovu pouze jediného typu kořisti. Některé dru-

hy se tak např. orientují na lov hojných, ale nebezpečných mravenců, nebo dobře chráněných stejnonožců, a existují pavouci zaměřeni převážně na jiné druhy pavouků. I takto specializovaní lovci si sice vybírají kořist jednoho typu, ale přijímají různé druhy. Predátoři, kteří se živí obtížně ulovitelnou potravou pravidelně, si museli k jejímu efektivnímu využití vyvinout vhodné adaptace. U pavouků je můžeme rozdělit do několika skupin podle ovlivňovaného znaku – behaviorální adaptace, tedy různé strategie lovu, jim umožňují potravu vyhledat a úspěšně získat, morfologické adaptace napomáhají při samotném lovu a následném zpracování, jedové adaptace mají za následek rychlejší paralýzu až usmrcení kořisti a metabolické adaptace slouží k extrakci živin.

Někteří pavouci se specializovali i na lov termitů, jejichž získání vyžaduje zvláštní přizpůsobení. Termiti patří mezi sociální hmyz se specifickým způsobem života (viz také Živa 2005, 1: 28–29). Ačkoli v koloniích najdeme ohromné počty jedinců, a tudíž pro predátora představují téměř neomezený zdroj potravy, hlavní překážkou jejich ulovení je, že žijí takřka výhradně skrytě, a to buď v nadzemních dobře chráněných termitištích, nebo v hnízdech umístěných pod povrchem půdy či v mrtvém dřevě. Jejich aktivita mimo bezpečí hnízda bývá často prostorově i časově nepředvídatelná. Termiti mají podobný kastovní systém a dělbu práce jako např. mravenci. V každém hnízdě žijí plodní samci, tzv. králové, a jedna nebo více plodných samic, královen. Většinu obyvatel hnízda tvoří sterilní samci a samice, plnící funkci dělníků a vojáků. Termití dělníci mají poměrně měkké a jen málo sklerotizované tělo, a tak mohou být snadnou kořistí. Dělníky však většinou při výpravách ven z hnízda doprovázejí vojáci, chránící je před predátory. Termití vojáci mají velkou a silně sklerotizovanou hlavu, jež může nést silná kusadla nebo trnovitý výběžek; z něho vylučují lepivé výměšky, používané k obraně kolonie.

V okolí termitišť lze najít poměrně dost druhů pavouků a část z nich dokonce považujeme za termitofilní, žijící v blízké asociaci s termity. Nicméně existuje jen málo záznamů o přímém pozorování lovu termitů pavouky.

Mezi nemnoho druhů pavouků přistižených opakovaně při lovu termitů patří zástupci rodu *Ammoxenus* z nepočetné čeledi Ammoxenidae. Řadíme do ní pouze čtyři dosud známé rody. Dva z nich najdeme na jihu Afriky (*Ammoxenus*, *Rastellus*) a zbylé žijí v Austrálii a Tasmánii (*Austrammo*, *Barrowammo*). Jde o pozoruhodné pavouky, kteří se zjevně na lov termitů specializovali (svědčí o tom i jejich anglická přezdívka termite hunters). Zástupci rodu *Ammoxenus* se vyskytují pouze na jihu Afriky, kde obývají písčité půdy poblíž termitišť. Většinu času tráví tyto pavouci zahrabáni v písku (doslova se do něho „potápějí“, obr. 3), ale loví na povrchu, kde se pohybují velmi rychle, takže je obtížné je sledovat. Mají pozměňná klepítka se silnými ostny, která jim nejspíš pomáhají při lovu a zahrabávání se. Pavouci tohoto rodu byli dosud vždy nalezeni v blízkosti termitů, a to druhů



1





1 Travnatá savana v oblasti Amanzi v Jihoafrické republice – místo společného výskytu pavouků druhu *Ammoxenus amphalodes* a jejich výhradní kořisti, termitů všekazů savanových (*Hodotermes mossambicus*). Foto E. Líznarová 2 a 3 Dospělé samice pavouka *A. amphalodes* (obr. 2), monofágního specialisty (viz obr. 4). Zahrabává se do bezpečí písčité půdy v blízkosti termitišť (obr. 3) a v písku si také ukrývá ulovenou kořist. 4 Dělníci všekaze savanového vylézají z podzemních hnízd na povrch, kde sbírají stébla trávy a části jiných rostlin.

*Hodotermes mossambicus* (viz dále v textu), *Microhodotermes viator* a rodu *Trinervitermes*.

#### Potravní nika pavouků druhu *Ammoxenus amphalodes*

Protože o *A. amphalodes* (obr. 2 a 3) kolovaly zvěsti, že se živí pouze jediným druhem termitů v průběhu celého života, zaměřili jsme se na něho v naší studii blíže. Případ monofagie, kdy predátor loví výhradně jeden druh kořisti, nebyl totiž dosud u žádného zvířete zjištěn. Druh *A. amphalodes* je endemitem Jihoafrické republiky, kde se vyskytuje poměrně běžně v travnatých savanách (obr. 1). Domněnka o extrémně úzké potravní specializaci vznikla na základě několika pozorování v přírodě a v laboratoři, ale potravní nika tohoto pavouka nebyla nikdy zkoumána podrobně kombinací různých přístupů. Jednotlivá pozorování naznačovala, že se živí pouze všekazy savanovými (*Hodotermes mossambicus*, obr. 4).

Tento druh termita nalézáme hojně v suchých afrických savanách od Etiopie na severu až po Jihoafrickou republiku. Obývá rozsáhlá podzemní hnízda a jeho přítomnost prozrazují na povrchu jen nevelké hromádky čerstvě vyhrabané hlíny, obklopující vstupy do prostor termitišť (obr. 5). Jednotlivá termitišť jsou tvořena několika oddělenými hnízdy, spojenými širokými chodbami. Užší průchody pak spojují hnízda s povrchem. Hnízda slouží k vývoji dospělých termitů z vajíček a zároveň ke skladování potravy. Jedna kolonie může být rozprostřena na ploše až několika kilometrů čtverečních a hnízda se mohou nacházet v hloubce až 6 m pod

povrchem půdy. Tyto termity řadíme mezi tzv. sběrače – dělníci opakovaně vylézají z hnízda na povrch, kde sbírají stébla trávy a části jiných rostlin, která si odnášejí do termitišť. Jelikož ale žijí rovněž na zemědělsky využívaných plochách, patří mezi závažné škůdce hospodářských plodin. Vylézají z hnízd v nepředvídatelných intervalech, pokaždé z jiného vchodu a pouze na velice krátkou dobu, během níž jsou vystaveni silné predaci. Jelikož se nechovají nijak agresivně, příležitostně nebo pravidelně je loví různí predátoři, převážně mravkolvi, svižníci, mravenci, pavouci a z obratlovců ještěrky, ptáci i komby.

Předchozí i naše vlastní pozorování aktivity pavouků *A. amphalodes* v přírodě naznačují, že vylézají z úkrytů v zemi téměř okamžitě, jakmile se na povrchu objeví první aktivní všekazi savanoví. Protože se pavouci často ukrývají v blízkosti vchodů do termitišť a přímo v hromádkách písku obklopujících jejich vchody, zdá se, že jsou schopni detekovat aktivitu termitů pomocí vibračních nebo chemických signálů, které vylézající termiti vydávají.

Všechny tyto kusé informace o životě pavouků *A. amphalodes* naznačují, že jsou opravdu úzce adaptováni k lovu druhu



*H. mossambicus*. Nicméně tvoří jejich výhradní potravu, nebo příležitostně loví i jiné druhy termitů, či dokonce zcela jinou kořist? A jak můžeme vlastně spolehlivě určit, jakou kořist se živí?

U pavouků, kteří si stavějí síť, lze sbírat vysáté zbytky kořisti přichycené na pavučině. U těch bez sítě je situace složitější. Nejspolehlivější metodou by samozřejmě bylo pozorování při lovu přímo v terénu. Avšak u predátora jako *A. amphalodes*, který žije skrytě, loví i v noci, jeho aktivita na povrchu půdy není pravidelná a běhá hodně rychle, jde o dost obtížný a časově náročný úkol. Moderním a užitečným nástrojem sloužícím ke zjištění kořisti zkonzumované predátory mohou být metody založené na detekci její DNA v útrobách predátora. Pavouci přijímají potravu v natráveném, a tedy tekutém stavu, v němž rychle degraduje. Ve srovnání s jinými predátory ale tráví relativně pomalu, nasátou kořist uchovávají po dlouhou dobu v bohatě rozvětveném střevě, a tak lze její původ určit i po několika dnech od konzumace.

Tzv. sekvenování nové generace umožňuje získat tisíce sekvencí DNA kořisti od jednoho jedince predátora. Tak můžeme potenciálně odhalit celé spektrum kořisti, kterou pavouci zkonzumovali. Jelikož DNA kořisti po pozření přirozeně degraduje působením trávicích enzymů, musíme začít na krátké amplikony (fragментy genů namnožené pomocí polymerázové řetězové reakce – PCR) a zvolit takový gen, který umožní identifikaci druhu. Ideálně gen pro cytochrom oxidázu, hojně zastoupený v databázích sekvencí, jenž se používá pro DNA barcoding čili určení organismů podle sekvencí DNA (např. Barcoding of Life, [www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org)). Je nezbytné použít vhodné primery, ohraničující úsek genu, který chceme namnožit (amplifikovat) a následně přechist. Nejlépe by se primery měly navázat na DNA co možná nejširšího spektra potenciální kořisti, ale nikoli na DNA studovaného predátora.

Právě tuto metodu jsme využili při zjišťování šířky potravní niky již zmiňovaných pavouků *A. amphalodes*. Zkombinovali jsme detekci DNA kořisti v útrobách pavouků se studiem predačního chování vybraných jedinců v laboratorních podmínkách, což umožnilo získat spolehlivější





informace o složení potravy daného druhu pavouka (Petráková a kol. 2015). Zkoumali jsme populaci pavouků v rezervaci Amanzi v JAR v březnu 2013 – v tuto dobu jsou totiž dospělci neaktivnější. Na lokalitě jsme nachytali 130 jedinců na analýzu DNA a 32 živých samic pro laboratorní pokusy. Abychom zjistili, jaká potenciální kořist je dostupná na zkoumané lokalitě, vymezili jsme na ní dva čtverce o velikosti 10 × 10 m, kde jsme spočítali všechny zdejší členovce. Tři zástupce každého taxonu jsme pak fixovali v čistém lihu, živí jedinci potenciální kořisti byli uchováni pro použití v laboratorních experimentech. Šlo o různé druhy termitů, mravenců, brouků, sarančí, kudlanek, jiných pavouků a ploštic. U těchto zástupců jsme sekvenovali gen pro cytochrom oxidázu I a na základě podobností a rozdílů v sekvencích navrhli skupinově specifické primery tak, aby umožnily amplifikovat DNA veškeré potenciální kořisti (členovců vyskytujících se na témže stanovišti), ale nikoli DNA zkoumaných pavouků. K primerům byly připojeny krátké kódy (z 10 nukleotidových bází), jež umožnily rozlišit kořist pocházející z jednotlivých pavouků.

Ze zadečků pavouků získaných na lokalitě jsme izolovali DNA. U 87 jedinců jsme pomocí PCR úspěšně izolovali DNA kořisti. Následovalo sekvenování a bioinformatické zpracování dat a jejich porovnávání s databázemi a sekvencemi z námi získané potenciální kořisti. Veškeré smysluplné sekvence (téměř 1,4 milionů) byly přiřazeny k všekazovi savanovému. U žádného z pavouků jsme nenalezli sekvenci, která by odpovídala jinému druhu termita, ačkoli v Jižní Africe i na námi studovaném místě žijí další dva příbuzné druhy, ani žádnému jinému typu kořisti. Počet sekvencí u jednotlivých pavouků se pohyboval mezi 5–101 tisíci. Nejvyšší počet sekvencí byl zjištěn u juvenilních jedinců. Ačkoli PCR bývá ovlivněna mnoha faktory, tudíž na základě počtu sekvencí nelze přesně určit, jaké množství potravy predátor pozřel, nejvíce sekvencí nalezených u juvenilních jedinců může přece jen souviset s tím, že přijímali potravu častěji kvůli potřebě investovat energii do ontogenetického vývoje.

Při studiu predačního chování *A. amphalodes* jsme jim v laboratorních podmínkách nabízel různé typy potravy – jiné druhy termitů, mravence, saranče, ploštice, brouky a jiné pavouky nasbírané na zkoumané lokalitě. Pavouci byli zpočátku experimentu zahrabáni v písku v pokusné aréně, kam jsme postupně vypouštěli jednotlivé druhy kořisti. Avšak když jsme nabídli jinou kořist než všekaze savanového, většinou nereagovali (ani se nevyhrabali z písku), a tak vlastně vůbec nepřišli s alternativní kořistí do styku, natož aby se ji pokusili ulovit. Ani o jiné druhy termitů nejevili zájem. Jakmile jsme jim ale do arény nabídli všekaze savanového, během krátké chvíle se obvykle vyhrabali z písku a začali lovit. Samotný útok byl velice rychlý a pavouci své kousnutí směřovali za hlavu termita na boční stranu mezi hrudní a břišní sklerity, kde mají tělo poměrně měkké. Po kousnutí se termit začal silně zmítat, pavouk nicméně v sevření nepolevil a držel termita, dokud nebyl plně paralyzovaný jedem. Trvalo průměrně 80 sekund, než se účinek jedu dostavil. Potom se pavouk většinou zahrabal zpátky do písku i se znehybněným termitem, a teprve pak ho začal konzumovat (obr. 6). Někdy ale zahrabaný pavouk nechal termita částečně na povrchu a požíral ho schovaný pod ním. Takový způsob konzumace, kdy jsou pavouci v bezpečí úkrytu, je pravděpodobně v přírodě nutný, jelikož na povrchu hrozí napadení ostatními predátory. Pavouci byli dokonce pozorováni, jak si paralyzované, ale pořád živé termity uskladňují v hedvábných váčcích ukrytých v písku, možná jako zásobu na období, kdy nejsou termiti po delší dobu aktivní (Dippenaar-Schoeman a Harris 2005).

Kombinací výsledků DNA analýz a behaviorálních experimentů jsme potvrdili, že pavouci *A. amphalodes* z námi zkoumané populace jsou striktně monofágní, loví výhradně jediný druh termita. Doklady o dalších populacích tohoto pavouka naznačují, že se živí stejným druhem termita i na jiných lokalitách (Van den Berg a Dippenaar-Schoeman 1991, Dippenaar-Schoeman a kol. 1996). Pokud by byl *A. amphalodes* pouze fakultativní lovec termitů, který se soustřeďuje na nejvhod-

5 Kopečky hlíny okolo otvoru prozrazují přítomnost všekazů savanových, kteří žijí v podzemních termitišťích. Na povrch vylézají jen na velice krátkou dobu a v nepravidelných intervalech. Snímky: Ch. Haddad, pokud není uvedeno jinak

6 Pavouk *A. amphalodes* si odnáší paralyzovaného termita. Následně se s ním zahrabe do písku, kde ho pak může v klidu konzumovat, chráněn před ostatními predátory. Foto S. Pekár

nější kořist dostupnou ve svém okolí, pak by v laboratoři alespoň v případě nutnosti přijímal nabízenou alternativní potravu. Testování pavouci však odmítali všechny ostatní typy kořisti, dokonce i sympatricky (ve stejném areálu) se vyskytující druhy termitů, a v případě nedostupnosti všekazů savanových uhynuli po několika týdnech hladem. Předchozí studie ukázaly, že dokonce i mláďata čerstvě vylíhnutá z kokonů konzumovala pouze termity uvedeného druhu, několikanásobně větší než ona sama (Dippenaar-Schoeman a kol. 1996), což může být další důkaz tak extrémní potravní specializace. Navazující studie (Haddad a kol. 2016), zkoumající sezonní dynamiku těchto pavouků v závislosti na aktivitě dvou sympatricky žijících druhů termitů, potvrdila, že nejvyšší aktivita a období reprodukce *A. amphalodes* úzce koreluje právě s nejvyšší aktivitou termitů *H. mossambicus*. Jako další důkaz naznačující úzkou vazbu mezi studovaným pavoukem a jeho kořistí můžeme uvést i překryv jejich areálů výskytu. Tyto dodatečné poznatky podporují náš závěr, že všechny populace pavouka *A. amphalodes* žijí monofágním způsobem vázané na jediný druh kořisti. Jde tak nejspíš o první doložený případ striktně monofágního predátora vůbec.

Článek vznikl za podpory Grantové agentury České republiky, Standardní projekt GA15-14762S: Koevoluce, potravní specializace a složení jedu u pavouků.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živy.