

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

# **Využití olfaktorie během potravního chování pavouků**

Bakalářská práce

**Kristýna Kalamenová**

Vedoucí práce: Mgr. Kateřina Sam, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Jitka Jančúchová-Lásková, Ph.D.

České Budějovice 2025

## **Bibliografické údaje:**

Kalamenová, K., 2025: Využití olfaktorie během potravního chování pavouků. [Use of olfaction during feeding behaviour of spiders. Bc. Thesis, in Czech] – 57 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **Anotation:**

Plants are capable of secreting specific volatile substances after damage by herbivore insect, thus attracting natural predators of these herbivores. This thesis focuses on the perception of volatile substances by spiders with different feeding strategies and the differences in the responses of actively hunting spiders (*Philodromus sp.*) and web spiders (*Araniella cucurbitina*).

## **Anotace:**

Rostliny jsou schopny po poškození býložravým hmyzem vylučovat specifické těkavé látky, čímž lákají přirozené predátory těchto býložravců. Tato práce se zaměřuje na vnímání těkavých látek pavouky s různými potravními strategiemi a na rozdíly v reakcích aktivně lovcích pavouků (*Philodromus sp.*) a síťových pavouků (*Araniella cucurbitina*).

Prohlašuji, že jsem autorem této bakalářské práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

Dále prohlašuji, že jsem nástroj nebo generativní umělé inteligence ChatGPT, OpenAI language model použila v souladu s akademickou etikou za účelem ověření informací v internetových zdrojích a správné formulace dotazu pro vyhledání konkrétních zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne ..... Podpis studenta .....

## **Poděkování:**

Nejprve bych ráda poděkovala své školitelce Katce Sam za její cenné rady při vymýšlení pokusu i psaní textů. Děkuji také za podporu při realizaci pokusů a motivaci k účasti na konferencích. Dále bych chtěla vyjádřit velké díky Jitce Láskové za její ochotu a významnou pomoc při odchytu a chovu pavouků a celé realizaci experimentů. Velmi si vážím jejího doprovázení celým procesem vzniku mé bakalářské práce. Za velkou pomoc při statistických analýzách a pochopení procesu vyhodnocení výsledků děkuji Kubovi Pawlikovi. Pavlovi Potockému děkuji za poskytnutí testovaných housenek a rad při jejich chovu, a Ondřejovi Košuličovi za rady před odchytu pavouků. Petrovi Vodrážkovi děkuji za ochotu pomoci s analyzováním volatilních látek, i přestože z technických důvodů nebylo možné je zpracovat.

V neposlední řadě děkuji Klárce za nedocenitelnou podporu po celou dobu mého studia a za snášení mých zoufání při psaní ve dne i v noci, a Vendy za velkou pomoc a podporu při studiu. A nesmím zapomenout poděkovat své rodině za jejich podporu na dálku a velkou trpělivost.

# Obsah

|       |                                                            |    |
|-------|------------------------------------------------------------|----|
| 1     | Úvod.....                                                  | 1  |
| 2     | Potravní strategie pavouků .....                           | 2  |
| 2.1   | Fylogeneze strategií lovu.....                             | 2  |
| 2.2   | Riziko predace při různých strategiích lovu .....          | 3  |
| 2.3   | Lov pomocí lapacích sítí .....                             | 3  |
| 2.4   | Aktivní lov.....                                           | 5  |
| 3     | Způsoby orientace pavouků při získávání potravy .....      | 6  |
| 3.1   | Vizuální .....                                             | 6  |
| 3.2   | Mechanoreceptory .....                                     | 7  |
| 3.3   | Olfaktorie.....                                            | 8  |
| 4     | Využití olfaktorie v jiných typech chování pavouků .....   | 12 |
| 4.1   | Výběr partnera .....                                       | 12 |
| 5     | Vnímání chemických signálů při získávání potravy.....      | 13 |
| 5.1   | Chemické signály kořisti .....                             | 13 |
| 5.2   | Signály rostlin po okusu býložravého hmyzu.....            | 14 |
| 5.3   | Reakce pavouků na jednotlivé (vybrané) látky rostlin ..... | 16 |
| 5.3.1 | Tělavé organické látky po býložravém okusu (HIPV) .....    | 16 |
| 5.3.2 | Alkaloidy .....                                            | 18 |
| 5.3.3 | Terpenoidy.....                                            | 18 |
| 5.3.4 | Fenoly a taniny .....                                      | 19 |
| 6     | Cíle práce.....                                            | 20 |
| 7     | Metodika .....                                             | 21 |
| 7.1   | Vybrané pokusné druhy.....                                 | 21 |
| 7.1.1 | Pavouci .....                                              | 21 |
| 7.1.2 | Rostliny.....                                              | 22 |
| 7.1.3 | Býložravý hmyz.....                                        | 22 |
| 7.2   | Odchyty a chov pavouků, příprava experimentu.....          | 23 |
| 7.3   | Průběh experimentu.....                                    | 23 |
| 7.4   | Statistické analýzy .....                                  | 25 |
| 7.4.1 | Duby .....                                                 | 25 |
| 7.4.2 | Kopřivy.....                                               | 26 |

|       |                            |    |
|-------|----------------------------|----|
| 7.4.3 | Duby i kopřivy.....        | 27 |
| 8     | Výsledky .....             | 27 |
| 8.1   | Duby .....                 | 28 |
| 8.1.1 | Rychlost rozhodnutí.....   | 28 |
| 8.1.2 | Prvotní rozhodnutí .....   | 29 |
| 8.1.3 | Konečné rozhodnutí.....    | 31 |
| 8.2   | Kopřivy.....               | 32 |
| 8.2.1 | Rychlost rozhodování ..... | 32 |
| 8.2.2 | Prvotní rozhodnutí .....   | 32 |
| 8.2.3 | Konečné rozhodnutí.....    | 33 |
| 8.3   | Duby i kopřivy.....        | 35 |
| 9     | Diskuze .....              | 36 |
| 10    | Závěr .....                | 40 |
| 11    | Seznam literatury .....    | 42 |

# 1 Úvod

Pavouci jakožto predátoři hrají významnou roli téměř ve všech terestrických ekosystémech a v přírodě mají značný vliv na regulaci bezobratlých, zejména hmyzu. Pavouci jsou důležití pro fungování ekosystémů a udržování biodiverzity. Pro člověka jsou také velmi důležití, a to například v zemědělství, medicíně nebo také v odvětví průmyslu a výrobě nových materiálů, a proto je pro nás zásadní pochopit život pavouků a jejich přirozený vliv v přírodě.

Pavoučí predátoři jsou k lovu uzpůsobeni různými typy potravních strategií, které se primárně dělí na lov pomocí lapacích sítí a lov bez pomoci lapacích sítí, neboli aktivní lov. Tyto potravní strategie se v průběhu času zdokonalovaly a specializovaly dle výskytu pavouků a typu kořisti. Pavoučí sítě jsou dnes velmi rozmanité velikostí, strukturou a rozložením nebo i rozdílné v přilnavém povrchu. Hedvábná vlákna jsou velmi pevná a elastická a pro tyto své vlastnosti jsou uměle vytvořené podoby pavučinového vlákna využívány i lidmi v různých odvětvích. Avšak pavouci lovíci bez použití lapacích sítí mají odlišné strategie odchytu kořisti, jsou většinou více specializovaní na určitou kořist nebo prostředí. Tito pavouci buď aktivně loví a dynamicky se pohybují po vegetaci, pasivně vyčkávají například na květech rostlin anebo si vyvinuli jiný nástroj pro lov své kořisti. Pavouci také postupně zdokonalovali způsoby vyhledávání a detekce kořisti a významnost těchto smyslů se liší podle typu strategie lovu pavouků. Zrak je využíván ve větší míře aktivními lovci, a naopak síťoví pavouci se orientují zejména dle vibrací povrchu i ve vzduchu. Velmi málo prozkoumaným je však čich pavouků, i přesto, že je pro pavouky také velmi důležitý. Pavouci jej využívají zejména pro hledání partnera nebo detekci kořisti. Je však možné, že se pavouci mohou olfaktoricky orientovat i podle těkavých signálů rostlin, které jim slouží jako nepřímá obrana proti škůdcům. Schopnost detekovat tyto volatilní látky má řada živočichů, například ptáci. U pavouků však prozatím nebyla zjištěna. Proto se má praktická část práce dále zabývat reakcemi pavouků na tyto specifické volatilní látky rostlin po poškození okusem hmyzu a zda se reakce pavouků liší podle typu potravní strategie.

## 2 Potravní strategie pavouků

### 2.1 Fylogeneze strategií lovu

Pavouci jsou velmi důležitou skupinou ve většině ekosystémů na zemi a jako nepočtenější suchozemští predátoři regulují stabilitu těchto ekosystémů (Coddington & Levi, 1991). Pokud chceme porozumět strategiím lovu pavouků, je důležité porozumět jejich vzniku. Předci pavouků se pohybovali po souši a kořist lovili aktivně, jelikož neměli schopnost lovu za pomoci pavučiny. Tito pavouci měli typické znaky chelicerátů a hedvábí pravděpodobně vytvářeli pouze k tvorbě úkrytu nebo ochraně snůšky (Ramírez et al., 2021). V období středního devonu se již objevili první pavouci, kteří měli specifické snovací žlázy pro tvorbu pavučiny (Selden et al., 2008). Pro lov využívali hedvábí spíše jako vodící a signální vlákna (Fernández et al., 2018). Rané pavouky následně dělíme na dvě základní skupiny Mesothelae a Opisthothelae. Nejprimitivnější skupina Mesothelae stavěla velmi jednoduché pozemní a keřové sítě a dnes zůstala pouze skupina Sklípkoši (Mesothelae) (Pocock, 1892; Fernández et al., 2018). Z druhé sesterské skupiny Opisthothelae se později vyvinuly ostatní druhy pavouků. Ti se díky teplotním změnám, rozvoji vegetace a výrazně většímu množství hmyzu přesouvali do vyšších pater porostu, kde postupně zdokonalovali tvorbu pavučin do kruhového dvojrozměrného typu. Pavučiny se v průběhu času zdokonalovaly a specializovaly podle pobytu pavouka a jeho kořisti i na více rozměrné sítě (Fernández et al., 2018).

Dlouhou dobu převládal názor, že tvorba kruhových pavučin vznikla v evoluci jen jednou a jedná se o monofyletickou skupinu pavouků (Blackledge et al., 2009). Toto tvrzení však bylo nedávno vyvráceno a nyní je jisté, že kruhová pavučina vznikla v průběhu evoluce několikrát v nezávislých liniích (Fernández et al., 2018; Blackledge et al., 2009; Scharff et al., 2019). Nejnovější studie naznačují, že v průběhu evoluce se tvorba lapacích sítí vyvinula nezávisle 10 až 14krát, z toho kruhové sítě se vyvinuly alespoň třikrát. Pavouci schopnost vytvářet sítě později ztratili, a to 5 až 7krát (Coddington et al., 2019).

Evolučně novější strategie lovu je lov bez lapacích sítí. Některé linie pavouků v průběhu vývoje schopnost vytvářet sítě k lovu druhotně ztrácely, což jim umožnilo se lépe a více specializovat na konkrétní typ kořisti. Také mohli lépe reagovat na změny v prostředí a dostupnosti různého typu kořisti. Další výhodou upuštění od lovu s pavučinou byla úspora energie vydané při vytváření pavučiny (Blackledge et al., 2009).

Stavba sítě je však extrémně efektivní způsob, jak lovit hmyz – pasivně, s minimálním výdejem energie. V ekosystémech s vysokou hustotou létajícího hmyzu poskytuje síť konkurenční výhodu. Některé skupiny mohly od sítí upustit spolu se změnami prostředí, které vedly k menšímu

množství létajícího hmyzu (např. větší sucho), s bující vegetací a zatemnění prostředí, které síť znevýhodňuje, anebo kvůli specializaci pavouků na život ve štěrbinách, kde jsou sítě neefektivní. Například slíďáci se adaptovali na život na písku, kde se sítě špatně uchycují a udržují, a kvůli tomuto přechodu nejspíš ztratili i schopnost sítě stavět. Nyní běhají spíše po zemi a loví nelétavý hmyz (Ward et al., 1981).

## **2.2 Riziko predace při různých strategiích lovu**

Pavouci s různými typy strategií lovu jsou také odlišně ohroženi predací, která se v různé míře vyskytuje u všech pavouků. Nejčastější predátory pavouků představují ptáci, ještěrky, vosy, a parazitický hmyz (Cloudsley-Thompson, 1995; Manicom, 2008). Pavouci, kteří vytvářejí lapací sítě, je využívají k přilákání kořisti. Například křížákovití rodu *Argiope* své sítě různě zdobí, aby byly pro hmyz výrazné (Cheng & Tso, 2007). Takovýmto způsobem však mohou upoutat i některé potenciální predátory a vytváří se tak konflikt mezi lákáním potravy a skrýváním se před predátory. Bylo zjištěno, že pavouci vytvářející dvourozměrné sítě se vystavují většímu predančnímu tlaku díky přístupnosti a častějším nápadným barvením (Blackledge, 2011) oproti pavoukům s vícerozměrnými propracovanými sítěmi, kteří bývají více skrytí, mají nevýrazné zbarvení a lépe tak splývají s prostředím (Blackledge, 2002; Blamires, 2013; Haberkern, 2024). Některé druhy si v reakci na predanční tlak tvoří různé ukryty, například zámotky listů (Manicom, 2008).

Pavouci loví aktivně, kteří se často pohybují po vegetaci, jsou v tomto ohledu více chráněni před potenciální predací. Mají většinou dobře vyvinuté mimikry, díky kterým jsou nenápadní a snadno přehlédnutelní. Také mají lepší schopnost reagovat na změny prostředí a predátorů. Vše však závisí i na jejich výskytu, například pavouci žijící v dutinách stromů jsou ve značné míře ohroženi ptačí predací (Blackledge et al., 2009; Cloudsley-Thompson, 1995).

## **2.3 Lov pomocí lapacích sítí**

Pavouci jsou často spojováni se stavbou složitých pavučin, které slouží především k lovu kořisti, ale mohou mít i další funkce. Pavučina představuje unikátní biologický materiál s výjimečnými mechanickými vlastnostmi, jako je vysoká pevnost, elasticita a odolnost proti přetržení (Vollrath, 1992). Díky těmto vlastnostem je pavučinové vlákno předmětem intenzivního výzkumu s cílem využít jej v různých technologických aplikacích, například ve výrobě textilií, v bioinženýrství, tkáňovém inženýrství, regenerativní medicíně nebo 3D tisku (Zhou et al., 2018; Koh et al., 2022; Trossmann & Scheibel, 2023; Thamm et al., 2017).

Pavouci produkují vlákna o průměru do 2  $\mu\text{m}$  (Kůrka et al., 2015). Schopnost produkce hedvábí však není unikátní pouze pro pavouky – vyskytuje se i u jiných živočichů, jako jsou bourec

morušový (*Bombyx mori*), larvy chrostíků (Trichoptera) nebo snovatky (Embioptera). U těchto organismů má hedvábí obvykle jedinou funkci, například ochranu kukly nebo vystýlání úkrytu (Buchar & Kůrka, 2001; Vollrath, 1992). Naproti tomu pavouci tuto schopnost evolučně rozvinuli a dnes využívají pavučinové vlákno pro široké spektrum funkcí, včetně lovu, ochrany potomstva či vytváření úkrytů.

Pro tvorbu pavučiny využívají pavouci snovací bradavky se snovacími žlázami a celý proces vzniku pavoučího vlákna je velmi složitý (Buchar & Kůrka, 2001). Původně vytvářeli pavouci vlákno při reprodukci k přenosu ejakulátu z pohlavního otvoru a dále pak k ochraně snůšky. Později se vlákna dále specializovala k využití při tvorbě úkrytu, lovu kořisti nebo jako nosiče feromonů. Dnes mají pavouci ve snovacích bradavkách několik typů žláz podle jejich specializace. Dlouhá pevná vlákna, která využívají například jako vlečná vlákna, jsou tvořena velkými ampulovitými žlázami. Pavouk vlákno nechává za sebou a v případě ohrožení nebo pádu je jím zachycen a může po něm vylézt zpátky. Také na sobě mají často feromony. Malé ampulovité žlázy mají tzv. kribelátní pavouci, například stepníci (Eresidae), cedivky (Amaurobiidae), teplomilové (Titanoecidae) (Kůrka et al., 2015; Foelix, 2011). Ti vytvářejí lapací síť, na které lepí malinké chomáčky vyčesané hřebínkem na 4. páru nohou. Jsou tvořeny kribelovými žlázami a díky obsahu hydrofilních aminokyselin je povrch lepivý. Jiný způsob využívají araneoidní pavouci, kteří místo chomáčků rozmisťují na síti kapky lepu. Tvorba pavučiny je méně náročná a zabere méně času, avšak lep obsahující adhezivní aminokyseliny se musí každý den obnovovat. Pavouci proto starou síť zkonsumují, aby mohli znovu využít zmiňované aminokyseliny. Lep vytváří například křížáci (Araneidae). Ke spojení dlouhých vláken sítě používají pavouci pyriformní žlázy. Dalšími žlázami jsou aciniformní žlázy, vytvářející velké množství suchých tenkých vláken, kterými pavouci omotají svou kořist nebo snůšku, a také jsou jimi tvořeny úkryty například pokoutníků. Snůšky mohou být chráněny další vrstvou většinou barevných vláken z tubuliformních žláz. Vlastnosti vláken však může ovlivnit například strava pavouka, teplota prostředí nebo rychlost snování (Kůrka et al., 2015).

Již jsem zmínila, že pavouci vytváří různé typy vláken podle typu snovacích žláz. Pavučiny se však výrazně liší nejen v materiálu, ale i v postavení, velikosti, a strategii chycení kořisti. Ačkoliv nemáme ustálené rozdělení typů pavučin, někteří autoři je rozdělují (Vollrath, 1992; Kůrka et al., 2015) a jiní autoři nikoliv (Foelix, 2011).

Nejvíce známá a typická síť pavouků je kruhová síť. Je to dvourozměrná síť, kterou začali používat již předci pakřížáků a dnešních křížáků. Nejprve se tyto sítě tvořily s kribelátním vlášením, později je však nahradily méně náročné lepové kapičky na síti. Ukázkovým příkladem pavouka vytvářející tyto kruhové sítě je křížák obecný (*Araneus diadematus*). Jiným typem

lapacích sítí jsou například lapací trubice typická pro sklípky (Mygalomorphae), kde pavouk chytí kořist skrz stěnu sítě chelicerovými drápkami. Dále nenápadná nora s ústím se signálními vlákny, které mají křebelové vlášení. Využívají je segestry (Segestriidae), stepníci (Eresidae) nebo například cedivky (Amaurobiidae). Prostorově větší sítě vytváří například třesavky (Pholcidae), snovačky (Theridiidae) a teplomilové (Titanoecidae). Jejich sítě jsou postaveny do spleti vláken, kterou vytvářejí i více dní. A v neposlední řadě jsou tu lapací sítě vybaveny tzv. plachetkou, která zachytí hmyz, jenž narazí do pavučiny nad ní. Plachetku staví pokoutníci (Agelenidae), nebo, jak je napovídající, také plachetnatky (Linyphiidae) (Kůrka et al., 2015).

Kromě základního rozdělení pavučin mají pavouci i různé netypické způsoby lovu s pavučinou. Pavouk vodouch stříbřitý (*Argyroneta aquatica*) si staví speciální pavučinový vak naplněný vzduchem, díky kterému může plavat pod vodou a trvale zde přebývat. Dále velmi zajímavý je australský pavouk *Dinopis subrufus*, který si tvoří malou síťku a drží ji předními nohama. Když spatří svou kořist, vymrští se pomocí připevněných pomocných vláken a svou kořist ve vzduchu polapí do roztažené síťky. Je to velmi působivý způsob lovu připomínající vymrštění z praku. Poslední zajímavý pavouk zde uvedený je africká snovačka rodu *Cladomelea*. Ta k lovu využívá pouze jedno vlákno pavučiny, na jehož konci umístí velkou kapku lepu. Touto velmi zjednodušenou pavučinou snovačka roztáčí jako s lasem několikrát denně, čímž kořist překvapí (Baum & Buchar, 1973).

## 2.4 Aktivní lov

Někteří pavouci schopnost vytvářet lapací sítě za účelem potravy nemají. Hedvábná vlákna sice také produkují, ale využívají je pro jiné účely stejně jako první pavouci, například jako ochranné vrstvy snůšky vajíček nebo pro rozmnožování. Tito pavouci musí využívat odlišné strategie, jak kořist chytit a usmrtit. Strategie lovu bez lapacích sítí jsou aktivní lov, pasivní „sit-and-wait” strategii nebo strategie, kde mají pavouci vytvořený jiný nástroj pro odchyt kořisti. Aktivně lovící pavouci využívají jednoduchý princip lovu, a to dynamické přemísťování v prostředí, nejčastěji po vegetaci nebo po zemi. Aktivně vyhledávají svou potravu a poté ji sami chytí díky své rychlosti a obratnosti (Michálek et al., 2019; Nelson & Jackson, 2012). Například listovníci (Philodromidae) jsou schopni svou kořist zachytit svými prodlouženými nohama (Gajbe, 2005). Slídáci (Lycosidae) se zase neslyšně pohybují v prostředí a díky svému mimickému zbarvení splynou s okolím (Eggs et al., 2015; Rovner, 1980). Skákavky (Salticidae) velmi obratně skáčou a dokážou tak zachytit i létající hmyz díky svému dobře vyvinutému zraku (Jackson & Pollard, 1996). Mimo jiné disponují některé druhy skákavek agresivními mimikry, například rod *Zodarion*, který se živí mravenci, disponuje agresivními mimikry mravenců. Nejen, že vzhledem připomínají tělo

mravenců, ale tito pavouci také imitují mravenčí pohyby a chůzi (Pekár, 2004). Ostníci (Mimetidae), kteří se specializují na lov ostatních pavouků, mají také velmi účinné mimikry. Napodobují jiné pavouky a když se ke kořisti dostanou dostatečně blízko, jsou schopni díky své rychlosti a velmi silnému jedu ulovit i pavouka mnohem větší velikosti, než jsou oni sami (Jackson & Whitehouse, 1986).

Strategie „sit-and-wait“ označuje pasivní lov kořisti, nejčastěji s pomocí dobře vyvinutých mimiker. Ukázkovým příkladem jsou někteří běžníci, kteří disponují zbarvením květů rostlin a dokonale tak splynou s prostředím. Například u běžníka *Misumena vatia* dochází dokonce i k barvozměně podle typu květů, nedělají to však běžně. Mají také mohutné a dlouhé přední nohy, kterými kořist polapí. Tato metoda může představovat riziko zranění způsobené kořistí, a proto musí být takové lapení velmi rychlé (Baydizada et al., 2020).

Dalším typem lovu kořisti bez použití lapacích sítí, kdy si pavouci vyvinuli specifické strategie, se vyskytují například u skálovek (Gnaphosidae). Tito pavouci aktivně pronásledují svou kořist a ke znehybnění kořisti používají lepivá vlákna, ale pavučinu netvoří. V dostatečné blízkosti ke kořisti skálovky vystříknou tuto lepkavou tekutinu na kořist, dále ji několikrát obtočí a tím kořist zcela znehybní (Baydizada et al., 2020). Podobný lov kořisti s lepkavou tekutinou využívá i lepovka jižní (*Argyroneta aquatica*). Ta má v dutině v hlavohrudí uložen lep, který po stažení svalů vystříkne na kořist (Baum & Buchar, 1973).

## 3 Způsoby orientace pavouků při získávání potravy

### 3.1 Vizuální

Zrak pavouků je velmi důležitý smysl. Pavouci totiž disponují více páry jednoduchých očí. Zejména u skákavek rodu *Portia* je zrak velmi významným smyslem a jejich výrazné velké oči jsou jedny z nejdokonalejších v pavoučí říši (Williams & McIntyre, 1980). Většina pavouků má vpředu na hlavohrudí 8 jednoduchých očí uspořádaných do párů. Rozložení a tvary očí nám slouží jako jedna z informací pro identifikaci jednotlivých druhů. Přední neboli hlavní páry očí jsou uzpůsobeny k rozpoznávání tvarů. U druhů, jako například již zmíněných skákavek, mají hlavní oči akomodační čočku s funkcí rozšiřování zorného pole. Ostatní páry očí po stranách (vedlejší oči) jsou schopny vnímat pohybující se objekty (Neuhofer, Machan & Schmid, 2009). Oproti hlavním očím jsou vybaveny reflexní vrstvou, tzv. tapetum lucidum, která odráží světlo. Díky této vrstvě jsou tak oči více světelně senzitivní. Existují rovněž pavouci, kteří jsou velmi citliví na světlo a vyskytují se v temném prostředí nebo například v podzemí. Tyto druhy mají oči redukované nebo velmi zjednodušené, například plachetnatky *Porrhomma* nebo *Pseudomaro*

*aenigmaticus* (Kůrka et al., 2015).

Jérémy Defrize et al. (2011) provedl zajímavý pokus s pavoukem *Misumena vatia* (běžník kopretinový), který potvrdil, že tito pavouci mají dichromatické oči. Hlavní oči dokážou vnímat UV záření a oči vedlejší jsou citlivé na zelenou barvu.

Několik studií naráží na fakt, že skákavky (Salticidae) mají výrazně lepší vizuální vnímání než ostatní pavouci (Menda et al., 2014). Pavouci čeledi Salticidae zrak využívají při aktivním lovu kořisti (Land, 1985). Steinhoff et al. (2023) zjistili, že zrak je velmi důležitý pro aktivně lovící pavouky, kteří mají oproti síťovým pavoukům velmi dobře vyvinutou zrakovou dráhu. Význam vizuálních informací je pro síťové pavouky značně menší než pro pavouky aktivní.

Některé studie naznačují, že zrak je nejspíše smyslem přeceňovaným a že pro síťové pavouky je výhodnější vnímat jinými smysly a zrak je pro ně spíše pomocným smyslem, než že by se na něj výhradně spoléhali. V pavoučí říši jsou významnými skupinami síťoví pavouci a ti vnímají spíše vibrace pavučiny (Rovner, 1996).

### 3.2 Mechanoreceptory

Velmi důležitým vjemem nejen pro síťové pavouky jsou vibrace. Informace o nich získávají z mechanoreceptorů ve formě podlouhlých štěrbin. Nacházejí se na celém těle, ale nejčastěji na koncích metatarsálních článků a získávají informace o vibracích podkladu, na kterém se pavouk vyskytuje, například na pavučině nebo vodní hladině. Někdy se také označují jako metatarsální orgány nebo lyriformní orgány (Ganske & Uhl, 2018). Tyto receptory vnímají vibrace zejména z podkladu, na kterém pavouk sedí, ale i z okolního prostředí. Kromě důležitých vibrací přijímají tyto receptory také svalovou aktivitu pavouka nebo tlak hemolymfy (Barth, 2002). Jsou schopné zachytit i velmi nízké frekvence pod 40 Hz, dokonce jen 5 Hz (Erko et al., 2015). K jejich citlivosti na nohách přispívá kolmá orientace k dlouhé ose nohy a poloha na koncích metatarsů (Barth, 2002). Vnímání vibrací je esenciální schopností pavouků využívajících k lovu lapací síť. Bylo zjištěno, že pavouci využívají schopnost detekce vibrací velmi dobře a jsou schopni chytit kořist i bez použití zraku (Taylor et al., 1998). Zcela oslepený pavouk dokáže rozpoznat letící hmyz na vzdálenost až 30 cm (Görner & Andrews, 1969). Díky mechanoreceptorům jsou pavouci schopni rozpoznat i druh kořisti a podle ní přizpůsobit strukturu a rozložení sítě (Nakata, 2008). Také proběhly pokusy, které naznačují, že držení těla a postoj jedince může ovlivňovat vnímání vibrací. Například samice černé vdovy (*Latrodectus herperus*) svým postojem se sníženým břichem lépe zachycuje informaci o vibracích přes lyriformní orgány v ohnutých kloubech (Mhatre, 2018). Při zaznamenávání vibrací je důležitý nejen postoj pavouka, ale i materiál podkladu, na kterém se pavouk nachází. Umělé materiály totiž oproti přírodním utlumují šíření

vibrací (Wu & Elias, 2014). Další nevýhodou je, když někdo této schopnosti využije v neprospěch pavouka. Skákavka rodu *Portia* se živí síťovými pavouky a loví je tak, že vytváří falešné signály vibrováním se sítí, aby svou kořist nalákala do pasti na její vlastní síti (Jackson & Wilcox, 1998). Podobným způsobem využívá vibračních signálů i zákeřnice *Stenolemus bituberus* (Wignall et al., 2011).

Další možností, jak mohou pavouci vnímat vibrace je pomocí různých typů mechanoreceptorických chlupů. Trichobotrie jsou využívány při chytání potravy nebo také při vnímání zejména vzdušných vibrací. Jsou to dlouhé tenké chloupky a dokážou detekovat i jen nepatrný vzdušný proud, díky němuž může pavouk rozpoznat kořist velmi rychle i ve vzduchu (Kůrka et al., 2015). I když je toto vnímání vibrací při lovu velmi výhodné, pojí se s tím také určitá míra falešných rušivých signálů. Wu & Elias (2014) ve své studii zkoumali reakce pavouků na vibrační šum a dále na šíření vibrací přes umělé a přírodní materiály. Pavoukům pravděpodobně vibrační šum vyvolaný například větrem komplikuje lov kořisti a detekci vibrací vyvolaných hmyzem. Pro pavouky je tedy při silnějším větru obtížné kořist rozpoznat a včas na ni zareagovat. Dále zjistili, že umělé materiály utlumují šíření vibrací oproti materiálům přírodním. Rostliny jsou pro šíření vibrací tudíž ideálním materiálem (Barth, 2002).

Posledním zde zmíněným typem jsou mechanoreceptory vnímající tělo samotného pavouka. Jsou to například chordotonální orgány, které zachycují mechanické napětí uvnitř těla. Podobnými orgány jsou tzv. proprioreceptory reagující na polohu a pohyb těla. Dalším příkladem jsou taktilní chlupy zaznamenávající dotyk na povrchu těla. Tyto orgány přispívají spíše k samotné orientaci pavouka v prostoru, ale menší podíl mají i na vnímání již zmíněných vibrací (Strauß & Stritih-Peljhan, 2022; Kůrka et al., 2015).

### 3.3 Olfaktorie

Opomíjeným, ale zároveň velmi důležitým smyslem pavouků je olfaktorie neboli čich. Olfaktorii pavouků se zatím nedostávalo tolik pozornosti jako ostatním smyslům a nemáme o ní zatím dostatečné množství informací (Tabulka 1). Olfaktorické vnímání zahrnuje schopnost nekontaktně rozpoznávat některé těkavé látky. Nejčastěji se zkoumaly těkavé látky produkované živočichy jako jsou feromony (Jackson & Cross, 2011; Olive, 1982; Searcy et al., 1999). 80 % všech testování feromonů a jejich vnímání byly provedeny na různých skupinách hmyzu, ale pouze 1 % všech testování bylo provedeno s pavouky (Symonds & Elgar, 2008). Detekci těkavých látek umožňují obecně chemoreceptory, avšak stále není jisté, jaký orgán je za to zodpovědný u pavouků.

Velmi diskutovaným orgánem, který byl dříve považován za olfaktorický, je tarzální orgán. Nachází se na těle pavouka v podobě malých jamek na hřbetě jednotlivých tarzů nohou

(Blumenthal, 1935). Dnes je zřejmé, že tarzální orgán slouží jako receptor vlhkosti, který zabraňuje vysychání pavouka a chemické látky tedy nezachycuje (Kůrka et al., 2015; Barth, 2002). Další studie se zaměřovala spíše na duté chlupy na tarzech několika druhů tarantulí. Tyto chlupy se dříve považovaly za orgán sloužící k tvorbě vlákna hedvábí (Rind et al., 2011). Tento úsudek byl ale později považován za mylný a nyní se tyto chlupy považují spíše za chemoreceptory. Více se však o nich neví (Foelix et al., 2012).

Na těle pavouků byly také nalezeny ionotropní receptory, které by mohly hrát roli v detekci těkavých látek (Vizueta et al., 2017). Chemoreceptorickou funkci mohou mít také receptory na špičkách pórů, jejichž primární funkcí je však kontaktní chemorecepce neboli chuť (Müller et al., 2020; Ganske & Uhl, 2018). Nejnovější studie však zmiňuje tzv. wall-pore senzily neboli receptory na stěnách pórů a podle ní by měly detekovat pavoučí feromony (Talukder et al., 2025). Je však důležité provést další testování, zda jsou tyto receptory schopny detekovat i jiné pachy než feromony. Bezkontaktní chemorecepce pavouků je pro většinu lidí stále velkou neznámou nebo se často objevují různé protichůdné názory na tuto tematiku (Foelix et al., 2012; Vizueta et al., 2017; Talukder et al., 2025). Je důležité se tímto tématem dále zabývat, abychom fungování čichu pavouků lépe porozuměli.

V ostatních studiích se s pavouky provádějí pouze behaviorální pokusy a výzkumu konkrétního orgánu se dále nevěnují. Víme jistě, že pavouci používají olfaktorické vnímání k detekci a výběru partnera, či k lovu, a o důležitosti tohoto smyslu se dozvídáme stále více (Gaskett, 2007; Cross & Jackson, 2013; Raška et al., 2018). V začátcích pozorování byly provedeny pokusy s namočenými stébly trávy do různých tekutin, kde pavouci reagovali pozitivně i negativně na různé pachy (Baum & Buchar, 1973). Postupem času se experimenty zdokonalovaly a nejvíce jich bylo provedeno na pavoucích čeledi Salticidae nebo na palovčíkovi středoamerickém (*Cupiennius salei*). Přesto, že jsou skákavky Salticidae známé zejména pro vyvinuté oči (Menda et al., 2014), bylo na nich provedeno několik experimentů na olfaktorii, kterou také hojně využívají. Například jedinci *Evarcha culicivora* se živí krví obratlovců prostřednictvím samic afrických komárů a při jejich lovu využívají jak své vyvinuté zrakové schopnosti, tak i čichové. Bylo také zjištěno, že tito pavouci jsou po konzumaci komárů nasátých krví atraktivnější pro druhé pohlaví. Při omezení použití zraku byli samci schopni detekovat opačné pohlaví, kterým byla dána jejich běžná potrava a preferovali je oproti samicím krmeným pouze vodou a cukrem (Cross & Jackson, 2013; Cross et al., 2009). Skákavky *Evarcha arcuata* byly naopak odpuzovány pachovými signály ruměnic (Raška et al., 2018). Noční pavouk *Cupiennius salei* je schopný olfaktoricky rozlišovat velikost své kořisti. Dle této informace si kořist vybere a použije na ni takové množství jedu, které je na její velikost potřeba. Pavouk s dostatečným množstvím jedu si

vybíral větší kořist v podobě švába a jedinec s aktuálním menším množstvím jedu si vybíral menší a citlivější kořist (cvrčky), pro kterou měl množství jedu dostatečné. Studie potvrzuje hypotézu optimalizace jedu pomocí olfaktorické (Hostettler & Nentwig, 2006). Dále byl proveden experiment na pavoucích *Zodarion rubidum*, kteří se živí mravenci a mají schopnost detekovat chemické podněty některých druhů mravenců (Cárdenas et al., 2012). A naopak pavouci, kteří jsou potravou některých druhů mravenců, byli odpuzováni chemickými signály těchto mravenců a predatní tlak pro ně tak představuje jasnou hrozbu a motivaci se mravencům předem vyhnout díky olfaktorii (Fisher et al., 2021a).

Olfaktorické zatím není prozkoumaná natolik, abychom mohli pozorovat nějaké výrazné rozdíly mezi síťovými pavouky a pavouky lovcími aktivním způsobem. Nicméně, více studií se zaměřuje na pavouky aktivně lovcí a předpokládá se, že pro ně je tento smysl více rozvinutý (Tabulka 1). Zdá se, že důležitost olfaktorické při orientaci pavouků je značná a další pozorování jsou pro pochopení života pavouků klíčová.

**Tabulka 1** – Přehled olfaktorických vnímání u různých strategiích lovu. Tabulka porovnává pavouky lovcí pomocí pavučiny nebo aktivně lovcí pavouky a zjištěné olfaktorické vjemy, jako pohlavní feromony, pachy kořisti nebo volatilní látky rostlin.

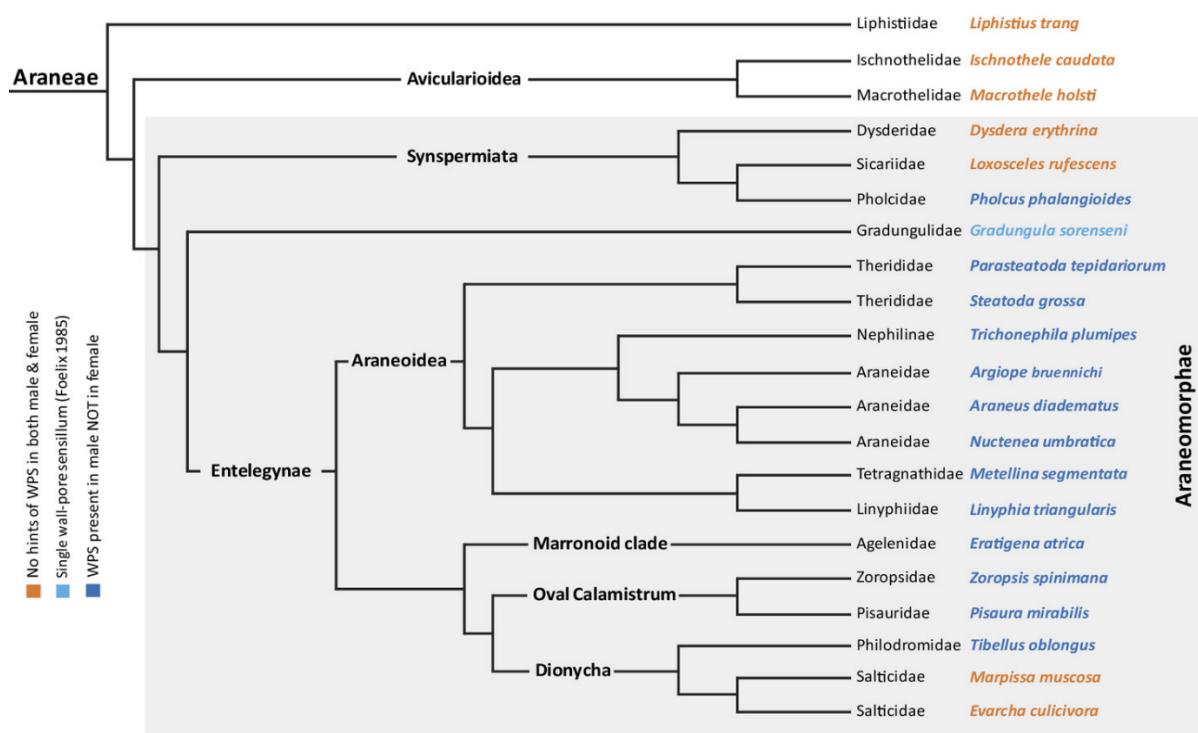
| Čeď pavouka | Druh pavouka              | Způsob lovu | Podnět   | Citace                  |
|-------------|---------------------------|-------------|----------|-------------------------|
| Agelenidae  | <i>Eratigena agrestis</i> | Pavučina    | Kořist   | Fischer et al., 2021a   |
| Agelenidae  | <i>Eratigena agrestis</i> | Pavučina    | Rostliny | Fischer et al., 2021b   |
| Araneidae   | <i>Araneus diadematus</i> | Pavučina    | Kořist   | Fischer et al., 2021a   |
| Araneidae   | <i>Argiope bruennichi</i> | Pavučina    | Feromony | Chinta et al., 2010     |
| Araneidae   | <i>Argiope bruennichi</i> | Pavučina    | Feromony | Talukder et al., 2025   |
| Lycosidae   | <i>Hogna helluo</i>       | Aktivní     | Kořist   | Persons & Rypstra, 2001 |
| Lycosidae   | <i>Pardosa milvina</i>    | Aktivní     | Feromony | Searcy et al., 1999     |
| Lycosidae   | <i>Pardosa milvina</i>    | Aktivní     | Kořist   | Hoefler et al., 2002    |
| Lycosidae   | <i>Pardosa milvina</i>    | Aktivní     | Kořist   | Shanon & Rypstra, 2024  |

|              |                              |          |          |                                           |
|--------------|------------------------------|----------|----------|-------------------------------------------|
| Lycosidae    | <i>Pirata subpiraticus</i>   | Aktivní  | Rostliny | Liu et al., 2022                          |
| Lycosidae    | <i>Pardosa pseudoannuata</i> | Aktivní  | Rostliny | Liu et al., 2022                          |
| Pholcidae    | <i>Pholcus phalangioides</i> | Pavučina | Rostliny | Fischer et al., 2021b                     |
| Salticidae   | <i>Cyrba algerina</i>        | Aktivní  | Feromony | Jackson & Cross, 2011                     |
| Salticidae   | <i>Cyrba ocellata</i>        | Aktivní  | Feromony | Jackson & Cross, 2011                     |
| Salticidae   | <i>Cyrba algerina</i>        | Aktivní  | Feromony | Cerveira & Jackson, 2013                  |
| Salticidae   | <i>Cyrba ocellata</i>        | Pavučina | Feromony | Olive, 1982                               |
| Salticidae   | <i>Phidippus audax</i>       | Aktivní  | Kořist   | Hoefler et al., 2002                      |
| Salticidae   | <i>Thiodina</i>              | Aktivní  | Rostliny | Stefani et al., 2019                      |
| Salticidae   | <i>Evarcha culicivora</i>    | Aktivní  | Kořist   | Cross & Jackson, 2013; Cross et al., 2009 |
| Salticidae   | <i>Evarcha arcuata</i>       | Aktivní  | Kořist   | Raška et al., 2018                        |
| Theridiidae  | <i>Latrodectus hesperus</i>  | Pavučina | Kořist   | Johnson et al., 2011                      |
| Theridiidae  | <i>Steatoda grossa</i>       | Pavučina | Kořist   | Fischer et al., 2021a                     |
| Theridiidae  | <i>Latrodectus hesperus</i>  | Pavučina | Kořist   | Fischer et al., 2021a                     |
| Theridiidae  | <i>Steatoda grossa</i>       | Pavučina | Rostliny | Fischer et al., 2021b                     |
| Theridiidae  | <i>Latrodectus hesperus</i>  | Pavučina | Rostliny | Fischer et al., 2021b                     |
| Trechaleidae | <i>Cuniennius salei</i>      | Aktivní  | Kořist   | Hostettler & Nentwig, 2006                |
| Zodariidae   | <i>Zodarion rubidum</i>      | Aktivní  | Kořist   | Cárdenas et al., 2012                     |

## 4 Využití olfaktorické v jiných typech chování pavouků

### 4.1 Výběr partnera

V rámci chemické komunikace pavouků hrají klíčovou roli feromony. Jsou produkovány zejména mladými samicemi a mají důležitou funkci při lákání partnerů a při námluvách. Pavouci dokážou zachytit i jemnější stopy feromonů na několik metrů, někdy až desítky metrů (Chinta et al., 2010). V souvislosti s olfaktorikou a čichovým vnímáním se výzkum zaměřil zejména na detekci feromonů a hledání partnera než na použití při lovu potravy. Stále ale není vše zcela prozkoumáno. Mnoho studií odkazuje na fakt, že feromony jsou vnímány především samci a samice je schopny detekovat nejsou, nebo jen v malé míře (Talukder et al., 2025; Jackson & Cross, 2011). Tato schopnost je tedy silně vázána na pohlaví pavouků a úlohu samců vyhledávat jedince opačného pohlaví. Nejnovější studie ukazuje, že feromony jsou u pavouků vnímány přes tzv. wall-pore senzily. Tyto receptory byly také nalezeny pouze u samců, a nikoliv u samic (Obr. 1), například u pavouků nadčeledi křížákovitých (Araneoidea), u palovčků (Pisauridae) a listovníků (Philodromidae). Zcela ale chyběly u čeledi skákavek Salticidae nebo u bazálnějších skupin jako šestiočkovití (Dysderidae) a koutníci (Sicariidae) (Talukder et al., 2025).



**Obrázek 1** – Taxonomický strom pavouků, dle studovaného výskytu wall-pore senzil. Zdroj: (Talukder et al., 2025).

Přestože u čeledi Salticidae nebyly nalezeny receptory ani u jednoho pohlaví, bylo provedeno několik experimentů, které dokazují, že skákavky feromony produkují a prokazatelně jimi lákají

samce při námluvách (Jackson & Cross, 2011; Nelson et al., 2012; Cerveira & Jackson, 2013). Není tedy jisté, zda tento receptor má skutečně schopnost detekovat feromony pavouků a není to další z řady mylných názorů o olfaktorii nebo zda mají jednotlivé druhy pavouků jiné receptory.

Feromony jsou pavouci schopni zachytit jak z pavoučích sítí samic, tak i přímo od jedinců samotných (Olive, 1982; Nelson et al., 2012). V souvislosti feromonů s pavučinou bylo nejvíce experimentů uskutečněno na pavoucích čeledi Araneidae. Některé samice této čeledi se cíleně shlukují, aby byly jejich feromony silnější i přes to, že budou vystaveny konkurenci (Olive, 1982). V ojedinělých případech byla zjištěna jak detekce samičích feromonů samci, tak i naopak samčích feromonů samicemi (Roland, 1983). Pavouci, kteří lapací sítě netvoří, vylučují feromony přímo nebo jsou na jejich vlečných lanech. Tento fakt byl zjištěn v několika studiích na skákavkách, u kterých nebyla žádná odezva samic, přitahováni byli pouze samci (Jackson & Cross, 2011; Nelson et al., 2012; Cerveira & Jackson, 2013), nebo například u slíďáků *Pardosa milvina*, kde samci vyhledávali opačné pohlaví, jen u samic předposledního instaru nebyla žádná odezva samců (Searcy et al., 1999).

Výrazný rozdíl vnímání feromonů v pohlaví je dán aktivní snahou samců pavouků vyhledat vhodnou samičku. Samice naopak dávají signál, že jsou připravené k páření, což je velmi energeticky náročný proces. Samci svou energii vynakládají při hledání receptivní samice a samotných námluvách, které mohou pro samce znamenat i vysoké riziko predace. Tento proces můžeme pozorovat i u hmyzu (Cordellier et al., 2020). Nejsou známy rozdíly ve vnímání feromonů mezi síťovými a aktivně lovicími pavouky. U pavouků s oběma typy strategií byla zjištěna detekce feromonů opačného pohlaví. Stále však četnost studií na aktivně lovicích pavoucích (Searcy et al., 1999; Cerveira & Jackson, 2013; Nelson et al., 2012) převyšuje studie se síťovými pavouky (Olive, 1982) a pro zjištění případných odlišností je potřeba provést více experimentů.

## 5 Vnímání chemických signálů při získávání potravy

### 5.1 Chemické signály kořisti

Pavouci jsou schopni vnímat i jiné volatilní vjemy než feromony stejného druhu. Přestože se tomuto tématu nevěnovalo tolik pozornosti jako feromonům, je známo, že pavouci jsou schopni detekovat svou kořist i čichem. Těla různých živočichů emitují různé těkavé látky, tzv. kairomony a mohou být využívány jinými organismy k orientaci v prostředí a detekci potenciální kořisti. Tyto chemické stopy mohou predátoři sledovat přímo z živočichů nebo jako pobytové stopy zachycených v půdě, na listech nebo kamenech (Wyatt, 2003).

Bylo zjištěno, že například jedinci černé vdovy *Latrodectus hesperus* vyhledávali a významně

preferovali mikrohabitaty, které byly dříve obývány cvrčky oproti habitatům bez volatilních stop kořisti (Johnson et al., 2011). Tato preference pobytových stop cvrčků byla s filtračními papíry provedena i s pavouky *Phidippus audax* a *Pardosa milvina*. Projevil se zde velký rozdíl mezi těmito druhy, kdy *P. milvina* jasně preferoval signály cvrčků, ale *P. audax* se pohyboval náhodně. Pro pochopení rozdílnosti těchto druhů je však nutné provést další experimenty a zkoumání (Hoefer et al., 2002). Pavouci *Hogna helluo*, kteří byli krmeni buďto cvrčky nebo současně se vyskytujícími pavouky *P. milvina*, měli na výběr mezi pobytovými stopami těchto kořistí. Pozoruhodným zjištěním bylo, že testovaní jedinci vždy preferovali filtrační papír s pobytovými stopami kořisti, kterou byli krmeni, i když se živí oběma druhy kořistí. Preference kořisti je tedy pavouky nejspíše ovlivněna i tím, kterou kořistí se naposledy živili (Persons & Rypstra, 2001). Pavouci se také mohou učit využívat olfaktorické vnímání v průběhu života. V nedávné studii pavouci *P. milvina* nejprve rozlišovali kořist s odpudivou látkou až po kontaktu s ní. V průběhu experimentů se však naučili olfaktoricky rozlišovat odpudivou kořist a postupně se naučili využívat čich v situaci, při které ho dříve nevyužívali (Shanon & Rystra, 2024).

U vnímání chemických látek také nemůžeme určit rozdíl mezi síťovými a aktivně lovícími pavouky z důvodu nedostatečného množství studií. Tato schopnost se však objevuje u obou typů pavoučích strategií.

## 5.2 Signály rostlin po okusu býložravého hmyzu

I rostliny jsou schopné emitovat chemické těkavé látky do ovzduší, podobně jako živočichové, ale za jiným účelem. Rostliny jakožto primární producenti suchozemských potravních řetězců jsou základním zdrojem potravy býložravců. Jelikož se však před těmito živočichy aktivně fyzicky brání, vyvinuly si různé sofistikované obranné mechanismy, které můžeme rozdělit na dva typy: přímou a nepřímou obranu. Přímá obrana rostlin zahrnuje trny, chlupy nebo toxické látky jako terpenoidy nebo alkaloidy. Nepřímou obranou se však rozumějí specifické těkavé látky uvolňované rostlinami až po okusu nějakým býložravcem, tzv. HIPV (herbivore-induced plant volatiles). Rostliny reagují na poškození okusem a v tom místě také na tzv. elicitory neboli ústní sekrety býložravce, které vyvolávají rostlinné reakce. Tyto volatilní látky slouží také i jako signál („volání o pomoc“). Tento signál mohou zachytit ostatní rostliny, které jsou předem „varovány“ před nějakou hrozbou, ale bylo zjištěno, že tyto signály jsou schopni zachytit i různí predátoři býložravého hmyzu (War et al., 2012; Hu et al., 2021; Dicke & Baldwin, 2010; Paré et al., 1999).

Významní predátoři vnímající tyto volatilní látky jsou ptáci, na kterých bylo provedeno rozsáhlé množství experimentů (Mrazova & Sam, 2017; Mrazova et al., 2019; Mäntylä et al., 2008; Amo et al., 2013). Dalšími již méně prozkoumanými predátory jsou i dravé ještěrky (Goldberg et

al., 2019), mravenci (Schettino et al., 2017) nebo parazitičtí blanokřídlí, kteří tak vyhledávají svého hostitele (Becker et al., 2015; Poelman et al., 2012; McCormick et al., 2012). Velmi zajímavým zjištěním také bylo, že produkci HIPV rostlinami výrazně ovlivňují mykorrhizní houby, které mění koncentrace a složení volatilních látek rostlin. Testování roztoči preferovali HIPV mykorrhizní rostliny oproti nemykorrhizním (Schausberger et al., 2011). Dokonce i konkrétní býložravý hmyz ovlivňuje produkci volatilních látek a jejich vábení predátorů. HIPV rostlin se po přidání nového invazivního býložravého hmyzu změnila a rostliny tak přitahují méně parazitoidů (Desurmont et al., 2018).

V testování reakcí predátorů na HIPV nebyli pavouci výjimkou a několik studií se zaměřilo i na ně. Některé z nich se zaměřují na fytochemické signály rostlin, například na květy u běžníků (Thomisidae). Výsledky však ukázaly, že pavouci reagovali na těkavé látky rostlin, ale ne nutně po okusu hmyzu (HIPV) (Heiling et al., 2004; Junker et al., 2011; Nelson et al., 2012). Rostliny byly při takovýchto pokusech záměrně poškozovány a stříhány z důvodu sjednocení listové plochy. Takový zásah může zásadně ovlivnit testování volatilních látek, jelikož rostlina reaguje na takové poškození jinou chemickou reakcí (Mortensen, 2013). U skákavek rodu *Thiodina* byla například zjištěna preference pachových stop spojených s nektarem rostliny, ale těkavé látky spojené s listy a stonkem nepreferovali. V těchto pokusech byl býložravý okus simulován odstřížením poloviny všech listů rostliny nůžkami. Výsledky této studie tedy mohou být zavádějící až mylně zdůvodněné, jelikož rostlina mohla reagovat odlišně na mechanické poškození člověkem oproti hmyzu (Stefani et al., 2019).

Na druhou stranu, existuje také několik málo studií, které pavoučí reakce na HIPV dokazují, a to s použitím namíchaných roztoků tvořících HIPV, například experimenty s pavouky *Pirata subpiraticus* a *Pardosa pseudoannulata* (Lycosidae), kteří se orientovali podle volatilních látek rýže (HIRV). Pavouci byli testováni ve čtyřramenném olfaktometru na chemické látky, které jsou součástí HIRV. Tato zjištění by mohla do budoucna přispět k ochraně polí proti škůdcům (Liu et al., 2022).

Významné výsledky přineslo i testování odlišnosti volně žijících a synantropních pavouků. Předpokládalo se, že synantropní síťoví pavouci se budou vyhýbat volatilním látkám HIPV z důvodu vyšší predační hrozby. Synantropní pavouci *Steatoda grossa*, *Pholcus phalangioides*, *Eratigena agrestis* a *Ladectus blackwidow* byli testováni ve dvouvýběrových olfaktometrech s rozpouštěnými HIPV na filtračním papíru. S překvapivým výsledkem se u pavouků, kromě *S. grossa*, neprojevil vyhýbavý efekt. Na tyto pavouky nejspíše nebyl vyvinut dostatečný selekční tlak pro rozpoznání této predační hrozby, ale k takovému závěru je zapotřebí dalšího testování (Fischer et al., 2021b). I když bychom tedy mohli předpokládat, že synantropní nebo síťoví

pavouci budou volatilními látkami rostlin po okusu hmyzu odrazováni, dosud se tato teorie nepotvrdila a znalosti o tomto tématu jsou značně neprozkoumané.

## 5.3 Reakce pavouků na jednotlivé (vybrané) látky rostlin

### 5.3.1 Těkavé organické látky po býložravém okusu (HIPV)

Linalool, je přirozeně se vyskytující těkavý terpenový alkohol, obsažený ve více než 200 druzích rostlin, hlavně z čeledi hluchavkovité (Lamiaceae), vavřínovité (Lauraceae) a routovité (Rutaceae) a v břízách (Betulaceae). Rostliny samy produkují linalool po indukcii stresem, například právě při okusu býložravým hmyzem (Jiao et al., 2022). Specificky byla jeho zvýšená produkce prokázána na dubech letních (*Quercus robur*) (Mrázová et al., 2023). Linalool je komerčně využíván pro své schopnosti odpuzovat blechy a šváby. Pavouci, např. *Pirata subpiraticus* reagovali na linalool pozitivně a zvýšené koncentrace linaloolu vedly k rychlejší reakci směrem k potravě sedící na linalool produkující rostlině (Liu et al., 2022). Pavouci *Misumena vatia* vyskytující se spíše na květech také preferovali filtrační papír s linaloleem oproti jedincům *Pisaura mirabilis*, kteří loví spíše na vegetaci po zelených částech rostlin (Junker et al., 2011).

Další velmi častý monoterpenoid je  $\beta$ -ocimen. Rostliny jej produkují ve svých volatilních látkách nejen po okusu hmyzu, ale také přirozeně ve vůních květů, kde hraje důležitou roli při lákání opylovačů. Tento terpenoid dominuje u pachů mnoha rostlin, například u čeledi hvězdnicovité (Asteraceae), brukvovité (Brassicaceae), bobovité (Fabaceae) nebo hluchavkovité (Lamiaceae) (Farré-Armengol et al., 2017). Konkrétně (Z)- $\beta$ -ocimen je vylučován jednou odrůdou kukuřice (*Zea mays* L.) a rostlina ho začíná vylučovat do 2 hodin po okusu, nezávisle na světelném režimu (Turlings, 1998). Bylo také zjištěno, že  $\beta$ -ocimen pouze neláká opylovače, ale také může inhibovat vývoj vaječníků včel medonosných (*Apis mellifera*) (Maisonasse et al., 2010). Přestože je  $\beta$ -ocimen produkován rostlinami ve vysokých množstvích (Mrázová & Sam, 2018), u pavouků nebyla zjištěna reakce na tuto látku a nejspíše nijak neovlivňuje skákavky čeledi Salticidae (Nelson et al., 2012).

(E)- $\beta$ -Farnesen je známý jako hlavní poplašný feromon mšic (Aphidoidea), který je uvolňován při napadení predátory a slouží k varování ostatních jedinců (Wang et al., 2024). Některé rostliny tuto látku syntetizují jako součást obranné strategie proti mšicím, či dalším druhům býložravého hmyzu (Li et al., 2019). (E)- $\beta$ -Farnesen je například vylučován sazenicemi kukuřice, v reakci na okus housenkami motýlů (Turlings et al., 1991), a pozitivně na něj reagují i chalcidky (Chalcidoidea) (Turlings et al., 1991). (E)- $\beta$ -Farnesen byl také testován na čínském zeli (*Brassica chinensis*) u čeledi běžníkovitých (Thomisidae), plachetnatkovitých (Linyphiidae) a na slíďákovitých (Lycosidae), ale nebyla zjištěna signifikantní reakce na tuto látku (Cui et al.,

2012).

Metyl jasmonát (MeJA), hrající klíčovou roli v obranných mechanismech většiny rostlin, je produkován jako reakce na stresory, např. býložravci nebo mechanickým poškozením (Mrazova & Sam, 2019; Pérez-Álvarez et al., 2022). Je zodpovědný za regulaci klíčení a vývoje sazenic, produkci pylu, zrání plodů či stárnutí listů (Wasternack & Hause, 2002). MeJA stimuluje produkci obranných látek jako jsou fytoalexiny (Konan et al., 2014) nebo nikotin (Baldwin, 1996), které odrazují býložravce. Byl testován i pro své protirakovinné účinky (Rotem et al., 2005; Flesher, 2005). Bělásek řepový (*Pieris rapae*), blýskavka bavlníková (*Spodoptera litoralis*) či mšice broskvoňová (*Myzus persicae*) jsou prokazatelně odpuzovány rostlinami aktivně produkujícími MeJA (Yu et al., 2018), ale pavouci neprokázali statisticky významnou preferenci klikvy (*Vaccinium macrocarpon*) s MeJA či bez něj (Rodriguez-Saona et al., 2013).

Metyl salicylát (MeSA) je další těkavou látkou, kterou rostliny uvolňují v reakci na poškození býložravým okusem. Běžně se vyskytuje v několika rostlinách, například v libavce (*Gaultheria*), bříze (*Betula*), nebo mangu (*Mangifera indica*), a používá se jako analgetikum. U sóji napadené mšicí (*Aphis glycines*) bylo zjištěno uvolnění vyššího množství MeSA, přitahující slunéčko sedmitečné (*Coccinella septempunctata*) (Zhu & Park, 2004). Jako signál pro přirozené nepřátele škůdců byl dokázán také na hroznech (*Vitis vinifera*) a chmelu (*Humulus*), kde přilákal větší počet zlatooček (*Chrysopa nigricornis*), dravých ploštic a dravých roztočů (James & Price, 2004). U dvou pavouků v rýžových polích, *Pirata subpiraticus* a *Pardosa pseudoannulata*, bylo zjištěno, že MeSA zkracuje dobu potřebnou k zahájení predace a zvyšuje jejich loveckou aktivitu (Liu et al., 2022). V pokusech na jahodníku (*Fragaria*) však pavouci na MeSA nereagovali (Lee, 2010) a v některých pokusech bylo zjištěno dokonce odpuzování MeSA pavouků a zároveň lákání býložravého hmyzu (Miridae) (Salamanca et al., 2019).

Green leaf volatiles (GLVs) jsou C6 molekuly, produkované naprostou většinou zelených rostlin v reakci na mechanické poškození, např. okusem (Scala et al., 2013). Patří mezi ně C6-aldehydy, což jsou hexenaly, a C6-alkoholy neboli hexenoly, včetně jejich esterů (Shah, 2009). Rostliny využívají GLVs jako obranný mechanismus, aktivující obranné geny v sousedních rostlinách, tzv. „priming“ (Baldwin et al., 2006), který připravuje rostliny na rychlejší a silnější reakci na budoucí útoky a zvyšuje tak jejich odolnost vůči stresu (Scala et al., 2013). GLVs také přitahují predátory býložravého hmyzu, čímž rostlinu nepřímou chrání (Scala et al., 2013). Některé druhy hmyzu, např. vosy (*Cotesia glomerata*) využívají GLVs k nalezení potravy nebo hostitelských rostlin (Scala et al., 2013). Lze předpokládat, že pavouci by mohli reagovat podobně, a využívat GLVs k indikaci přítomnosti kořisti, ale je nutné provedení experimentů s pavouky.

### 5.3.2 Alkaloidy

Alkaloidy jsou toxické sekundární metabolity nacházející se ve velkém množství rostlin (Vezikov, 2023), sloužící jako jejich obranný mechanismus proti škůdcům (Steppuhn et al., 2004; Ashihara & Suzuki, 2004; Tewksbury & Nabhan, 2001). Mezi alkaloidy vylučované rostlinami se řadí např. nikotin, kofein, či kapsaicin. Nikotin působí na většinu živočichů, např. na ryby, ptáky, myši, opice či člověka neurotoxicky (Levin, 2022). Pro některé je ovšem neškodný, a to zejména pro lišaje tabákového (*Manduca sexta*), který ho také používá na obranu, hlavně proti slídákům (*Camptocosa paralella*) (Kumar et al., 2013). Pavouci jsou od hmyzu bohatého na nikotin odpuzováni, protože negativně působí na jejich neurosvalové spojení (Kumar et al., 2013).

Kofein se přirozeně nachází např. v čajovníku (*Camellia sinensis*), kávovníku (*Coffea arabica*, *Coffea canephora*), kakaovníku (*Theobroma cacao*) či v guaraně (*Paullinia cupana*) (Ashihara & Suzuki, 2004). Prokazatelně ovlivňuje chování a fyziologii živočichů. Zvýšená aktivita imunitního systému v reakci na podání kofeinu byla zjištěna u zavíječe voskového (*Galleria mellonella*) (Maguire et al., 2017). U včely medonosné (*Apis mellifera*) kofein zlepšil učení a paměť (Si et al., 2006). U pavouků stavících kruhové sítě (*Araneus diadematus*) byl prokázán negativní vliv kofeinu na velikost a pravidelnost sítí (Hesselberg & Vollrath, 2004). Kofein také prokazatelně snižuje bdělost pavouků, což bylo prokázáno u skákavkovitých (Salticidae) (Humphrey et al., 2019).

Kapsaicin je jako sekundární metabolit produkován chilli papričkami (Capsaicum), ve kterých je také zodpovědný za jejich pálivou chuť a má široké užití (Fattori et al., 2016). U zvířat, stejně jako u lidí, způsobuje pocit pálení, kvůli aktivaci kapsaicinového receptoru (Caterina et al., 1997), ale ptáci na něj nereagují (Jordt & Julius., 2002). Vliv kapsaicinu na pavouky není znám, ale bylo prokázáno, že jed sklípkanů (Theraphosidae) obsahuje látky, které cílí na stejný receptor jako kapsaicin (Siemens et al., 2006).

### 5.3.3 Terpenoidy

Terpenoidy jsou sekundární rostlinné metabolity s širokými léčivými vlastnostmi (Kamoru et al., 2023) a klíčovou rolí v ekologických interakcích, jako např. obrana proti býložravcům, přitahování opylovačů, či komunikace s dalšími organismy (Gershenzon & Dudareva, 2007).

Mezi nejčastější terpenoidy v přírodě patří  $\alpha$ -Pinen a  $\beta$ -Pinen. Vyskytují se zejména v jehličnanech a aromatických květinách (Pandey et al., 2022), ale hojně i např. v dubech. Bylo prokázáno, že  $\alpha$ -Pinen má pozitivní vliv na učení a paměť myši, zejména u jedinců se známkami amnézie (Lee et al., 2017).  $\beta$ -Pinen je využíván pro svou vůni, má protizánětlivé účinky, a na myších s diabetem měl prokazatelný vliv na hladinu glukózy v krvi (Santos et al., 2022). Vliv

na pavouky dosud není znám.

Dalším terpenoidem vyskytujícím se v rostlinách je karyofylen, ze skupiny seskviterpenů. Je znám jako hlavní terpenoid v konopí (*Cannabis*), který působí protizánětlivě a eliminuje některé nežádoucí účinky THC (Maayah et al., 2020). Z rostlin je uvolňován jako reakce na útok predátorů (Kolner et al., 2008). Na myších byl zjištěn jeho pozitivní vliv na depresivní a úzkostné příznaky (Bahi et al., 2014). Jedinci *Evarcha cilicivora* by mohli být karyofylenem přitahováni na liboru měnivou (*Lantana camara*) (Nelson & Jackson, 2013).

Kafr je neuroaktivní monoterpen, známý pro své repelentní účinky proti hmyzu, pro který je toxický (Wang et al., 2024). Je obsažen v kafovníku lékařském (*Camphora officinarum*), a je používán také jako všestranný lék (Kusin & Lank, 2013). Na pavouky pravděpodobně také působí toxicky, vzhledem k úbytku jejich populace na rýžovém poli po jeho ošetření kafrem (Jan et al., 2023).

#### 5.3.4 Fenoly a taniny

Fenoly jsou širokou skupinou sekundárních metabolitů rostlin, vyskytující se ve většině cévnatých rostlin. Fungují hlavně jako jejich chemická obrana proti býložravcům, parazitům a patogenům, omezují totiž funkci jejich trávicích enzymů, nebo jsou pro ně přímo toxické (Dai & Mumper, 2010). Jednou skupinou fenolů v rostlinách jsou chinony, jako např. juglon, který se nachází převážně v ořesákovitých (Jugladaceae) (Tang et al., 2022). Je alelopatický, a toxický pro většinu bezobratlých (Thiboldeaux et al., 1998).

Třísloviny (taniny), další obsáhlá skupina fenolů, jsou polyfenolické sloučeniny, které chrání rostliny před bakteriálními či houbovými patogeny (Huang et al., 2024). Mají také vliv na trávení býložravých obratlovců, kdy omezují vstřebávání bílkovin, zatímco u bezobratlých způsobují oxidační stres (Barbehenn & Constabel, 2011). Dle dostupné literatury nebylo pozorování vlivu fenolů ani taninů zatím provedeno na pavoucích.

## 6 Cíle práce

Na základě mé literární rešerše jsem identifikovala mezery v poznání a na jednu z otázek týkající se olfaktorické orientace pavouků jsem se pokusila odpovědět. Předpokládala jsem na základě studií na ptácích (Mäntylä et al., 2008), že i pavouci jakožto významná skupina predátorů býložravého hmyzu by mohla reagovat na signály rostlin, kterými se brání proti býložravému hmyzu, podobně jako tomu je u ptáků.

Cílem mé práce bylo ověřit, zda budou pokusní pavouci (*Philodromus* spp. a *Araniella cucurbitina*) reagovat na volatilní látky vysílané rostlinami po okusu býložravým hmyzem. Pavouci by se tímto způsobem mohli lépe orientovat a vybírat stanoviště pro lov a zvýšit tak pravděpodobnost získání kořisti. Tato stanoviště jsou ale také ovlivněna predacním tlakem ze strany ptáků, kteří se podle volatilních látek rostlin orientují a mohli by představovat pro některé pavouky hrozbu. Specificky jsem testovala hypotézu, že pavouci budou preferovat místo pobytu v blízkosti rostlin, které byly poškozeny okusem býložravého hmyzu a vylučují olfaktorický signál, oproti rostlinám bez tohoto poškození, které tento specifický signál nevysílají.

Vnímání volatilních látek může představovat různé výhody pro určité strategie lovu. Proto jsem se dále pokusila ověřit mou druhou hypotézu, zda budou aktivně lovící pavouci reagovat na volatilní látky více než síťoví pavouci. Rozdíl by se zde mohl projevit z důvodu rizika predace síťových pavouků oproti aktivně lovicím.

Rozdílné strategie lovu by také mohly mít vliv na dobu reakce na signály rostlin nebo obecně na dobu orientování se v prostředí před zvolením místa k lovu. Další testovanou hypotézou bylo, zda bude doba reagování v prostředí před zvolením stanoviště kratší pro aktivně lovící pavouky než pro síťové pavouky.

## 7 Metodika

### 7.1 Vybrané pokusné druhy

#### 7.1.1 Pavouci

Pro pokus jsem vybrala dva zástupce pavouků lišícími se strategií lovu, a to *Araniella cucurbitina* (sít'ový druh) (Obr. 2) a *Philodromus* spp. (aktivně lovicí druh) (Obr. 3). Pavouky jsem vybrala s ohledem na jejich hojnost v okolí, kterou jsem nastudovala z webu České arachnologické společnosti [arachnology.cz](http://arachnology.cz) a ověřila během předběžných odchytů v okolí Českých Budějovic. Výběr pokusných druhů jsem taktéž konzultovala s arachnologem Ing. Ondřejem Košuličem Ph.D.



**Obrázek 2** – *Araniella cucurbitina*, zástupce sít'ových pavouků, foto: Rudolf Macek, zdroj: [arachnology.cz](http://arachnology.cz)

**Obrázek 3** – *Philodromus cespitum*, zástupce aktivně lovicích pavouků a rodu *Philodromus*, foto: Rudolf Macek, zdroj: [arachnology.cz](http://arachnology.cz)

*Araniella cucurbitina* (Obr. 2) je pavouk zelené barvy s délkou těla cca 4 mm. Hlavohrud' a nohy má hnědé až zelenohnědé a zadeček je výrazný, světle zelený s červenou skvrnou na spodní straně. Tento druh vytváří kruhové, v průměru 10 cm velké lapací sítě většinou v lese, parcích nebo sadech. Vyskytuje se velmi hojně po celé České republice (Kůrka et al., 2015).

*Philodromus* spp. (listovníci) jsou středně velcí pavouci hnědé barvy s bělavou hlavohrudí s hnědými boky a hnědou srdeční skvrnou, která většinou pokračuje nevýraznou kresbou. Tělesnou strukturou se podobá běžníkům, zejména postavením nohou do stran a prodlouženými předními nohami, se kterými lépe loví potravu. Pavouci rodu *Philodromus* jsou si velmi podobní a bez identifikace pod mikroskopem okem nerozpoznatelní. Sběr jsem zaměřovala zejména na druh *P. cespitum* (Obr. 3), ale s největší pravděpodobností jsem do pokusu zařadila i jeho velmi podobné příbuzné z druhového komplexu *Philodromus aureolus*. Tento fakt by neměl mít na samotný pokus vliv, protože žádní pavouci rodu

*Philodromus* nepoužívají lapací sítě, ale všichni se aktivně pohybují po vegetaci zejména lesních okrajů, parků a sadů a mají podobnou ekologii. Živí se drobnými členovci, nejvíce hmyzem. Čeleď listovníků (*Philodromidae*) se vyskytuje po celém světě, *P. cespitum* se hojně vyskytuje po celém území ČR mimo nejvyšší polohy (Kůrka et. al., 2015).

### 7.1.2 Rostliny

S ohledem na výskyt zvolených pavouků jsem jako pokusné rostliny vybrala dub letní (*Quercus robur*) a kopřivu dvoudomou (*Urtica dioica*). Téměř tři měsíce před samotnými pokusy, tj. v únoru, jsem nakoupila 40 kusů sazenic dubu letního (26-35 cm vysoký, s kořenovým balem) z lesní školky v Červeném Dvoře a zasadila je do květináčů (o průměru 14 cm). Pro přesazení jsem smíchala substrát z 11 kg substrátu pro okrasné dřeviny, 5 kg perlitu a 12 kg kompostu pro vyvýšené záhony s vysokým obsahem humusu a přídavkem z vápence. Květináče jsem umístila ven do kovových konstrukcí (80x50x40 cm nebo 150x95x80 cm) potažených jemným nylonem pro ochranu proti hmyzu a případnému býložravému okusu. Stejnou výsadbu jsem opakovala později, v březnu, i s kopřivami, které jsem velmi mladé (opět 40 kusů), ještě před rozvinutím listů vykopala v přírodě. Jeden měsíc před pokusy (v dubnu) jsem přesunula rostliny do experimentálních místností, aby si zvykly na laboratorní prostředí. Zde jsem jim svítila pomocí světelných panelů (Lux-Rooting TL LED, 24 W, 120 cm, 6500 K, 2.7  $\mu$ mol) na podporu růstu a posílení kořenů se zachováním přirozeného venkovního světelného rytmu (tj. rozsvícení a stmívání řízeno čidlem dle venkovních podmínek).

### 7.1.3 Býložravý hmyz

S ohledem na pokusné rostliny jsem zvolila vhodný býložravý hmyz, jenž mi v pokusech obstaral přirozený býložravý okus. Pro dub letní jsem vybrala housenky bekyně velkohlavé a pro kopřivu housenky baboček pavích ok.

Bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar*) je denní motýl, který je typický pro svůj výrazný pohlavní dimorfismus. Samci jsou vždy menší, tmavší, s výraznější kresbou na křídlech a užším zadečkem než samičky. Jejich housenky se objevují od dubna do července, jsou tmavě šedé barvy, až 7 cm dlouhé. Po celé délce těla mají nápadné páry bradavek, prvních 5 párů zbarvených do modra, další jsou červené. Živí se listím listnatých stromů, nejčastěji dubů, a vyskytují se po celé střední a jižní Evropě, i jinde ve světě (Reichholf-Riehm, 1996; Hrabák, 1985).

Babočka paví oko (*Aglais io*) je velmi známý a rozšířený motýl v České republice.

Dospělci mají červenohnědá křídla s typickou kresbou a výraznými oky na rozích. Housenky tohoto druhu jsou černé s malými bílými tečkami a černými trny po celém těle. Živí se nejčastěji kopřivami, ale můžeme je nalézt také na chmelu. Sprádají se často do listů rostlin, kde poté i zakuklí (Reichholf-Riehm, 1996; Hrabák, 1985).

Oba druhy těchto motýlů jsem chovala od vajíček, které byly do vylíhnutí uchovávány v lednici (6 °C) a denně krmila čerstvými listy dubu a kopřiv, dokud nebyli připraveny na pokusy. Housenky byly po cca 10-15 jedincích chovány v plastových krabičkách (o průměru 5 cm) za stálých podmínek v laboratorním prostředí o teplotě 23-24 °C se zachováním přirozeného venkovního světelného rytmu.

## 7.2 Odchyty a chov pavouků, příprava experimentu

Pavouky rodu *Philodromus* i *Araniella* jsme při předběžném screeningu nejprve sbírali z dubů, kde se běžně vyskytují, a jedince rodu *Philodromus* jsme také našli v hojném množství i na kopřivách. Následkem posunutí experimentů s kopřivami na srpen, z důvodu biologie housenek babočky paví oko, jsme však požadované jedince na kopřivách později nenalezli. V důsledku toho jsme všechny testované jedince odchytily na dubech. Pavouky jsem následně chovala v plastových krabičkách (o průměru 5 cm) proděravělými tlustou jehlou pro dostatečnou cirkulaci vzduchu. A za stálého přísunu vody jsem je pravidelně krmila živými octomilkami. Dva týdny před pokusy jsem jim odepřela potravu pro jejich motivaci k lovu po vzoru provedených pokusů na pavoucích *Cupiennius salei* a *Philodromus rufus* Walcknaer. (Hostettler & Nentwig, 2006; Haynes & Sisojević, 2012; Rossi et al., 2006).

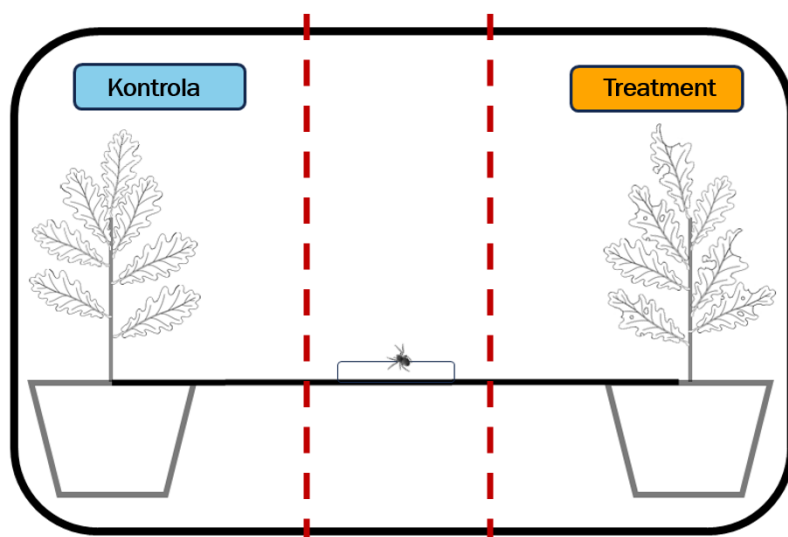
V každém setu pokusů jsem jeden den před pokusem nasadila 2–3 housenky na každou nekontrolní testovanou rostlinu dle velikosti pro vytvoření okusu býložravým hmyzem. Míru okusu jsem hlídala a rostliny jsem vystavila maximálně 10–20% okusu pro vyvolání dostatečně silné volatilní reakce rostliny s ohledem na její fyziologický stav. V přírodě se okus býložravým hmyzem pohybuje kolem 5,3 % (Bakker et al., 2015). Poté jsem místnost pečlivě vyvětrala a mohl začít samotný experiment. Po dobu okusu byly rostliny spolu s housenkami uzavřeny do organzového pytlíku, aby housenky zůstaly na rostlině. Poté jsem místnost pečlivě vyvětrala a započala samotný experiment.

## 7.3 Průběh experimentu

Pokusy probíhaly v experimentální místnosti, ve které bylo rozmístěno 10 testovacích síťových arén (60x60x90 cm). Tyto arény měly tvar kvádra a na přední stěně měly otevírání na zip. Ze stran jsem arény obalila tmavou tkaninou, abych zabránila vlivu světla na pavouky.

Před každým pokusným setem byla aréna očištěna a vydezinfikována alkoholem pro zbavení nečistot a pachů. Uvnitř arény byly umístěné na opačných stranách vždy jedna rostlina poškozená okusem (Treatment) a jedna kontrolní rostlina bez poškození (Kontrola) (Obr. 4). Strany (levá a pravá strana arény) s kontrolní nepoškozenou a poškozenou rostlinou byly zvoleny náhodně a v každém setu se střídaly tak, aby počet nekontrolních pokusných rostlin byl i s ohledem na orientaci místnosti stejný na obě strany. Mezi rostlinami byl umístěn most vytvořený z kartonu obaleného papírovými utěrkami pro snadnější pohyb pavouků. Papírový povrch těchto mostů se v každém pokusném setu měnil a místnost byla také před každým pokusem vyvětrána a teplota udržována na 23°C.

V prvních pokusných setech s duby letními jsem přesunula 5 jedinců *Philodromus* spp. A 5 jedinců *A. cucurbitina* do Petriho misek.). U kopřiv jsem testovala pouze pavouky *Philodromus* spp. Misku s pavoukem jsem položila doprostřed mostu. Umístění pavouků do jednotlivých sítí bylo opět náhodné a v každém setu se pak umístění střídalo. Pavouk měl 5 minut na navyknutí si novému prostředí a zklidnění. Poté jsem víko misky otevřela a sledovala 60 minut reakce pavouka a rozhodnutí pro stanoviště. Preferované stanoviště jsem určila podle předem určených sektorů arény (Obr. 4). Stejným způsobem jsem postupovala u všech 10 sítí a místnost poté na 24 hodin uzavřela (za stálých podmínek a teploty 22–23 °C). V pokusech s duby jsem nechala místnost přirozeně osvětlenou oknem. V průběhu experimentů jsem však pozorovala vliv světla na pavouky, kdy někteří následně preferovali stranu arény blíže k oknu. I přes snahu zastínit tento vliv tkaninou bylo zřejmé, že světlo ovlivňuje rozhodování pavouků. Tento problém jsem při pokusech na kopřivách eliminovala zatemněním oken a svícením světly v místnosti, které se nacházely přímo nad arénami. Světla jsem vždy zhasínala a rozsvěcela dle venkovního světelného cyklu. Po 24 hodinách jsem zkontrolovala jednotlivé sítě a zapsala poslední rozhodnutí pavouků v experimentu.



**Obrázek 4** – Schéma testovací arény se sektory pro pavoučí rozhodnutí. Červené přerušované čáry znázorňují rozdělení arény na sektory. Kontrola = část arény pro rozhodnutí pavouka pro rostlinu bez poškození, Treatment = část arény pro rozhodnutí pavouka pro poškozenou rostlinu býložravým hmyzem. Pavouk nalezen v sektoru mezi Treatmentem a kontrolou je považován za nerozhodnutého pro rostlinu (=0).

## 7.4 Statistické analýzy

Všechny analýzy dat jsem provedla v programu R (R Core Team, 2025) s pomocí především zobecněných lineárních modelů (GLMs). Abych však zohlednila možný náhodný vliv jedince rostlin, pro každý nulový GLM model jsem vytvořila také analogický zobecněný lineární smíšený model (GLMMs) z balíčku glmmTMB (Brooks et al., 2017) s jedincem rostliny jako náhodným faktorem a porovnála jej s nulovým GLM modelem. V případě signifikantního vlivu jedince rostliny jsem pak pro danou testovanou závislou proměnnou přešla na GLMM model.

U dubů i kopřiv jsem testovala tři závislé proměnné: rychlost rozhodnutí, prvotní rozhodnutí (rostlina kontrolní nebo s okusem) a konečné rozhodnutí (rostlina kontrolní nebo s okusem) pavouka. Ze všech analýz byla vyloučena pozorování s chybějícími hodnotami – při rychlosti rozhodnutí ta, kdy se pavouk nerozhodl do 60 minut a při prvním a posledním rozhodnutí ta, kdy se pavouk jasně nerozhodl a zůstal ve středu arény. Finální, nejvíce parsimonní, model každé testované proměnné jsem vždy zvolila pomocí automatického výběru dle AIC (Akaike Information Criterion) z balíčku MuMIn (Bartón, 2025) a validovala jej pomocí balíčku DHARMA (Hartig, 2024), abych předešla možné „overdisperzi“. Nakonec jsem použila balíček emmeans (Lenth, 2025) k výpočtu tzv. estimated marginal means (EMMs) a provedení párových post-hoc testů u signifikantních prediktorů, případně interakcí.

### 7.4.1 Duby

**Rychlost rozhodnutí:** Abych otestovala, co ovlivňuje rychlost rozhodování pavouků

na dubech, použila jsem GLM model s gamma distribucí. Rychlost rozhodnutí (v minutách) jsem použila jako závislou proměnnou. Rod pavouka, pohlaví pavouka a jejich vzájemnou interakci jsem použila jako vysvětlující proměnné pro výběr do finálního modelu.

**Prvotní rozhodnutí:** Abych otestovala, co ovlivňuje prvotní výběr rostliny pavoukem, použila jsem GLM model s binomiální distribucí. Prvotní přítomnost pavouka na rostlině (0/1) jsem použila jako závislou proměnnou. Jako vysvětlující proměnné pro výběr do finálního modelu jsem použila stranu místnosti (dveře/okno), Treatment (rostlina kontrolní/ rostlina s okusem), jejich vzájemnou interakci, a také jejich interakce s rodem a pohlavím pavouka.

**Konečné rozhodnutí:** Zde analýza probíhala obdobně jako u prvního rozhodnutí, s tím rozdílem, že jsem použila GLMM model s identitou rostliny jako náhodným faktorem. Zde jsem použila poslední přítomnost pavouka na rostlině (0/1) jako závislou proměnnou.

#### 7.4.2 Kopřivy

U kopřiv probíhaly analýzy obdobně jako u dubů s tím rozdílem, že zde nikde nebyl testován vliv rodu pavouka na závislé proměnné, jelikož při pokusech na kopřivách byli testováni pouze pavouci rodu *Philodromus*.

**Rychlost rozhodnutí:** Použila jsem GLM model s gamma distribucí, abych otestovala vliv pohlaví pavouků *Philodromus* na rychlost jejich rozhodování na kopřivách. Rychlost rozhodnutí (v minutách) jsem použila jako závislou proměnnou a pohlaví pavouků jako vysvětlující proměnnou.

**Prvotní rozhodnutí:** Použila jsem GLM model s binomiální distribucí, abych otestovala, co ovlivňuje prvotní výběr rostliny pavouky rodu *Philodromus*. Prvotní přítomnost pavouka (0/1) jsem použila jako závislou proměnnou. Stranu místnosti (dveře/okno), Treatment (rostlina kontrolní/ rostlina s okusem), jejich vzájemnou interakci a jejich interakce s pohlavím pavouka jsem použila jako vysvětlující proměnné pro výběr do finálního modelu.

**Konečné rozhodnutí:** Zde analýza probíhala obdobně jako u prvního rozhodnutí na kopřivách, s jediným rozdílem, že zde jsem jako závislou proměnnou použila poslední přítomnost pavouka (0/1).

### 7.4.3 Duby i kopřivy

**Rychlost rozhodnutí rodu *Philodromus* na dubech a kopřivách:** Sjednotila jsem všechna pozorování pavouků rodu *Philodromus* na dubech i kopřivách, abych otestovala, jak druh rostliny a pohlaví pavouka ovlivňuje rychlost jejich rozhodování. Použila jsem GLM model s gamma distribucí a rychlost rozhodnutí (v minutách) jako závislou proměnnou. Druh rostliny, pohlaví pavouka a jejich vzájemnou interakci jsem použila jako vysvětlující proměnné pro výběr do finálního modelu.

## 8 Výsledky

Celkově jsem provedla pokusy se 40 jedinci pavouků druhu *Araniella cucurbitina* a 40 jedinci rodu *Philodromus* na dubech a dále se 40 jedinci rodu *Philodromus* na kopřivách. V rodu *Araniella* se nacházelo 30 samic a 10 samců. Stejný poměr pohlaví byl i u pavouků rodu *Philodromus* testovaných na dubech, tj. 30 samic a 10 samců. Na kopřivách jsem testovala 31 samic a 9 samců pavouků *Philodromus* (Tabulka 2). Celkem jsem tedy odchytila výrazně více samic než samců, pavouci rodu *Philodromus* byli ze 76,3 % samice a *Araniella* ze 75 % samice.

**Tabulka 2** – Četnosti testovaných rodů pavouků na rostlinách, latence rozhodnutí a rozhodnutí pro konkrétní stanoviště. N = celkový počet testovaných pavouků; průměrná latence (průměrná doba rozhodování pavouka); T = rostliny poškozené okusem býložravého hmyzu; K = kontrolní nepoškozené rostliny; 0 = pavouk se nerozhodl pro žádné stanoviště (zůstal na misce, byl nalezen uprostřed sítě, byl nalezen mrtvý).

| Rod pavouka<br>(rostlina)       | N  | Samci/samice | Průměrná latence (min) |       |        | Prvotní rozhodnutí |    |    | Konečné rozhodnutí |    |   |
|---------------------------------|----|--------------|------------------------|-------|--------|--------------------|----|----|--------------------|----|---|
|                                 |    |              | Celková                | Samci | Samice | T                  | K  | 0  | T                  | K  | 0 |
| <i>Araniella</i><br>(Duby)      | 40 | 10/30        | 26,4                   | 17,6  | 29,7   | 14                 | 15 | 11 | 18                 | 21 | 1 |
| <i>Philodromus</i><br>(duby)    | 40 | 10/30        | 16,9                   | 11,4  | 19     | 17                 | 18 | 5  | 21                 | 13 | 6 |
| <i>Philodromus</i><br>(kopřivy) | 40 | 9/31         | 31,7                   | 38,8  | 29,8   | 17                 | 7  | 16 | 27                 | 13 | 0 |

Během testování, při první hodině experimentu někteří pavouci neučinili rozhodnutí pro stanoviště s rostlinou poškozenou býložravým hmyzem (Treatment) nebo s rostlinou bez poškození (Kontrola) a zůstali na misce nebo uprostřed arény. Celkem 27,5 % jedinců pavouků

*Araniella*, 12,5 % jedinců *Philodromus* na dubech a až 40 % jedinců *Philodromus* na kopřivách zůstalo nerozhodnuto (Tabulka 2). Po 24 hodinách od začátku experimentu se nerozhodlo pro stanoviště na dubech pouze 7 jedinců. Z toho 4 jedinci byli nalezeni v arénách mrtví (1 jedinec *Araniella* a 3 jedinci *Philodromus*) a 3 jedinci rodu *Philodromus* neučinili rozhodnutí (zůstali uprostřed arény nebo v misce) na dubech ani po 24 hodinách experimentu. Tito pavouci byli vyloučeni z analýz pro první a konečné rozhodnutí.

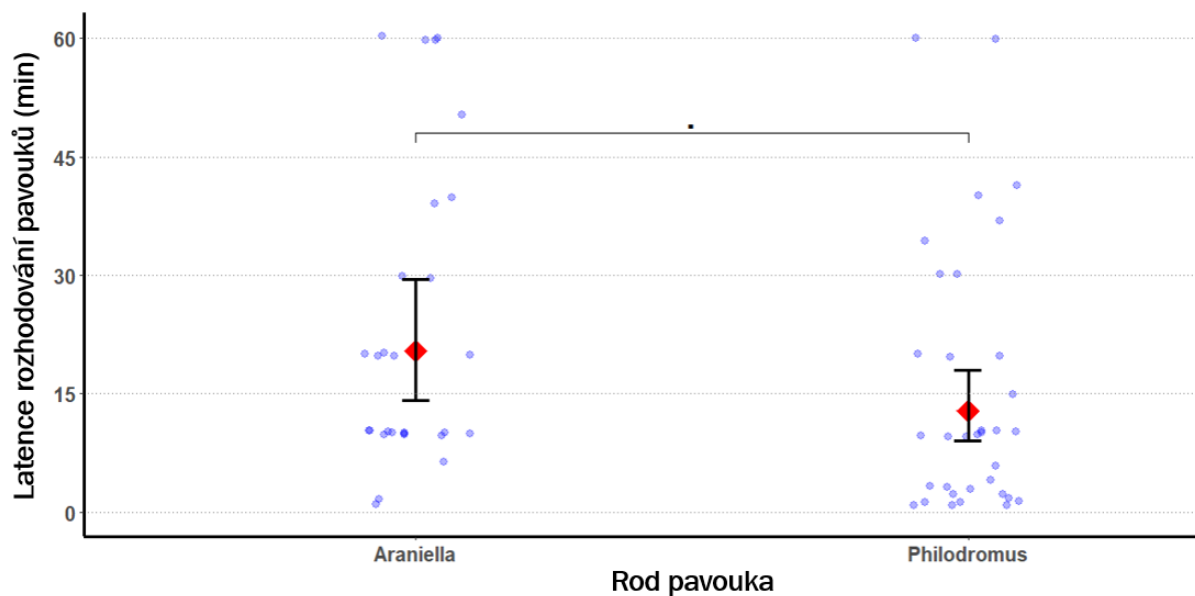
## 8.1 Duby

### 8.1.1 Rychlost rozhodnutí

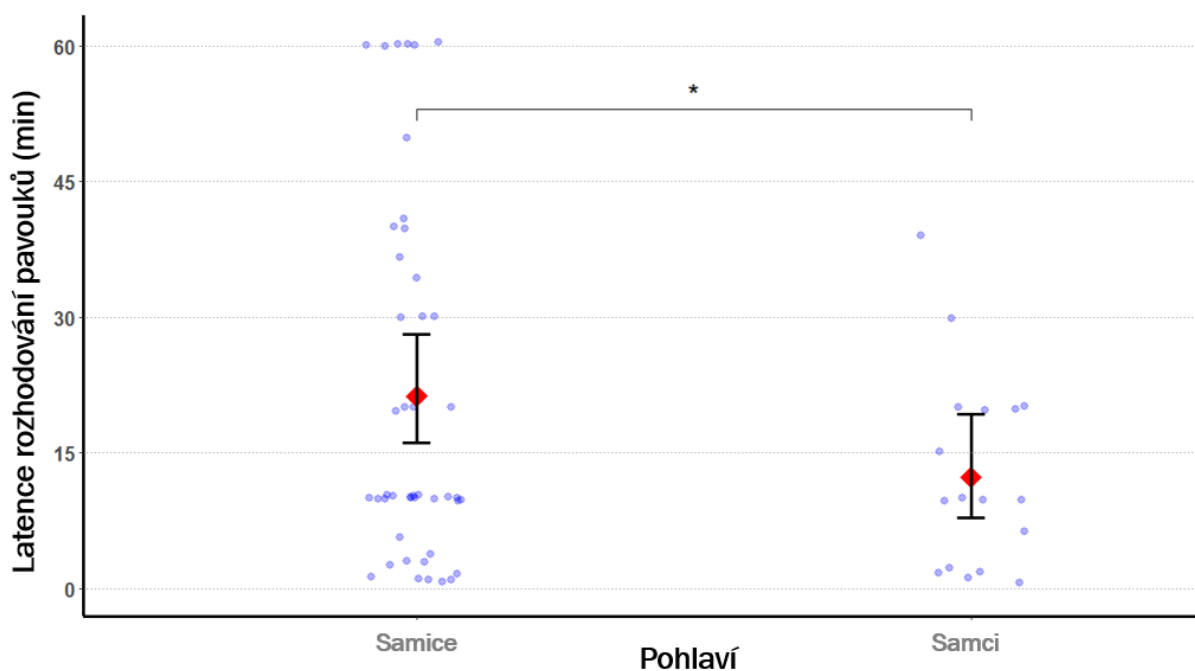
Pohlaví a rod pavouka měly efekt na rychlost rozhodování na dubech (Tabulka 3). Efekt pohlaví byl signifikantní ( $\chi^2 = 3,928$ ;  $p = 0,047$ ) a na základě predikcí modelu se samci rozhodli průměrně po 12,3 minutách a samice po 21,3 minutách (Obr. 5). Efekt rodu byl signifikantní marginálně ( $\chi^2 = 3,807$ ;  $p = 0,051$ ), přičemž pavouci rodu *Philodromus* se dle modelu rozhodli průměrně po 12,8 minutách a *Araniella cucurbitina* po 20,4 minutách (Obr. 6).

**Tabulka 3** - Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv pohlaví pavouka (Pohlaví), rodu pavouka (Rod pavouka) a jejich vzájemné interakce na rychlost rozhodování pavouka (latence). DF=stupně volnosti; logLik=logaritmická pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozdíl AIC mezi daným modelem a nejvíc parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu                | DF | logLik   | AICc    | dAICc | Weight |
|----------------------------------------------|----|----------|---------|-------|--------|
| Pohlaví + Rod_pavouka                        | 4  | -241,167 | 491,035 | 0,000 | 0,349  |
| Pohlaví                                      | 3  | -242,896 | 492,206 | 1,170 | 0,194  |
| Rod_pavouka                                  | 3  | -242,950 | 492,314 | 1,278 | 0,184  |
| nulový                                       | 2  | -244,323 | 492,850 | 1,815 | 0,140  |
| Pohlaví + Rod_pavouka + Pohlaví: Rod_pavouka | 5  | -240,951 | 492,974 | 1,939 | 0,132  |



**Obrázek 5** – Vliv rodu pavouků na rychlost rozhodování (latenci) na dubech v první hodině experimentu. Červené kosočtverce znázorňují modelem predikované průměry latence na základě finálního modelu (GLM). Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Modré body znázorňují jednotlivá reálná pozorování. Svorky signifikance: ■  $p = 0,055$ .



**Obrázek 6** – Vliv pohlaví pavouků na rychlost jejich rozhodování (latenci) na dubech. Červené kosočtverce znázorňují modelem predikované průměry latence na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Modré body znázorňují jednotlivá reálná pozorování. Svorky signifikance: \*  $p < 0,05$ .

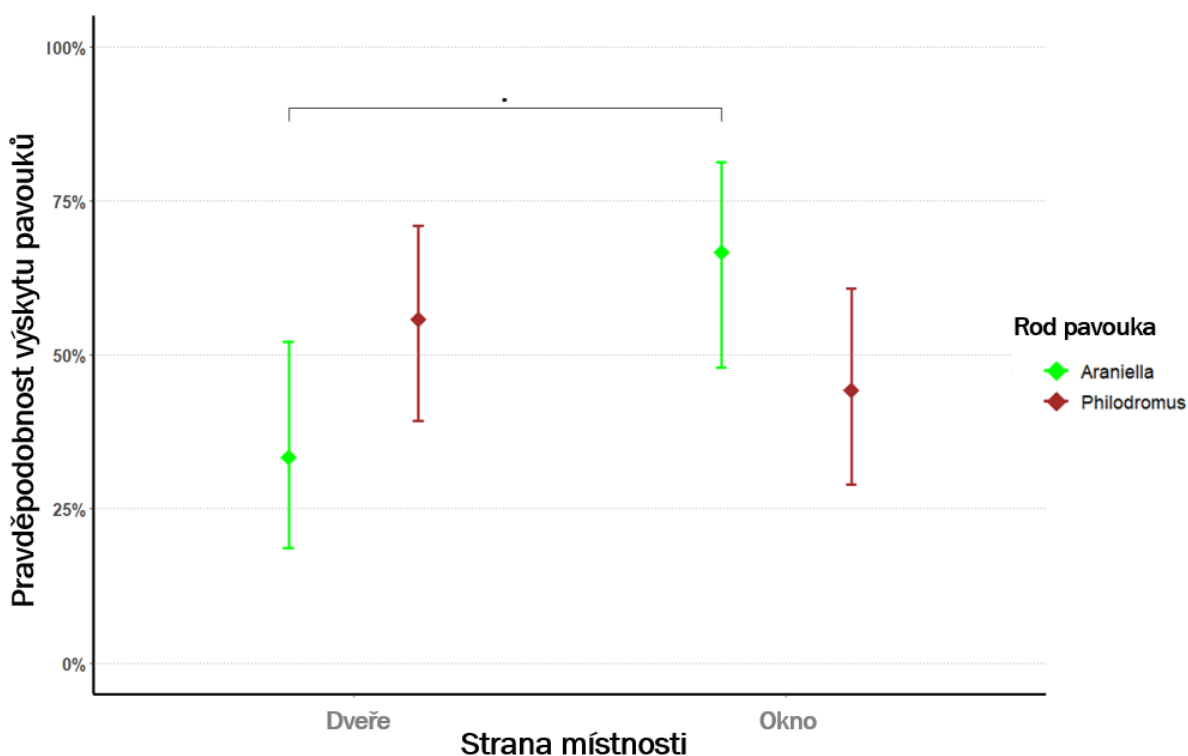
### 8.1.2 Prvotní rozhodnutí

Ačkoliv automatický výběr zvolil stranu místnosti, Treatment a interakci strany místnosti

a rodu pavouka jako důležité prediktory do finálního modelu (Tabulka 4), pouze interakce strany místnosti a rodu měla signifikantní efekt na prvotní přítomnost pavouka na rostlině ( $\chi^2 = 6,380$ ;  $p = 0,041$ ). Efekt Treatmentu dle modelu vyšel pouze na hranici průkaznosti ( $\chi^2 = 3,234$ ;  $p = 0,072$ ). Jednotlivé rody pavouků mají tedy odlišné preference pro stranu místnosti, přičemž nejmarkantnější rozdíl lze vidět u pavouků *Araniella cucurbitina*, jejichž průměrná šance na prvotní výskyt na dubu umístěném směrem k oknu je dle modelu 66,7 % a na dubu umístěném směrem ke dveřím jen 33,3 % (Obr. 7).

**Tabulka 4** – Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv strany místnosti (Strana), poškození býložravým hmyzem (Treatment), a jejich interakce s Rodem pavouka (Rod pavouka) na prvotní rozhodnutí pavouka. DF=stupně volnosti; logLik=logaritmická pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozdíl AIC mezi daným modelem a nejvíce parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu                                     | DF | logLik  | AICc    | dAICc | Weight |
|-------------------------------------------------------------------|----|---------|---------|-------|--------|
| Strana + Treatment + Strana: Rod_pavouka                          | 5  | -85,207 | 180,898 | 0,000 | 0,167  |
| Treatment                                                         | 2  | -88,859 | 181,812 | 0,915 | 0,106  |
| Strana + Strana: Rod_pavouka                                      | 4  | -86,824 | 181,968 | 1,070 | 0,098  |
| NA                                                                | 1  | -90,109 | 182,250 | 1,352 | 0,085  |
| Strana + Treatment + Strana: Rod_pavouka + Rod_pavouka: Treatment | 6  | -84,863 | 182,210 | 1,512 | 0,078  |



**Obrázek 7** – Vliv světla na prvotní rozhodnutí obou typů pavouků na dubech při první hodině experimentu. Na vodorovné ose se nachází proměnná Strana místnosti (Dveře/Okno), ve které má na stranu okno vliv světlo. Zelené kosočtverce pro rod Araniella a červené kosočtverce pro rod Philodromus znázorňují modelem predikovaný výskyt pavouků na určité straně arény na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Svorky signifikance: ■  $p = 0,067$ .

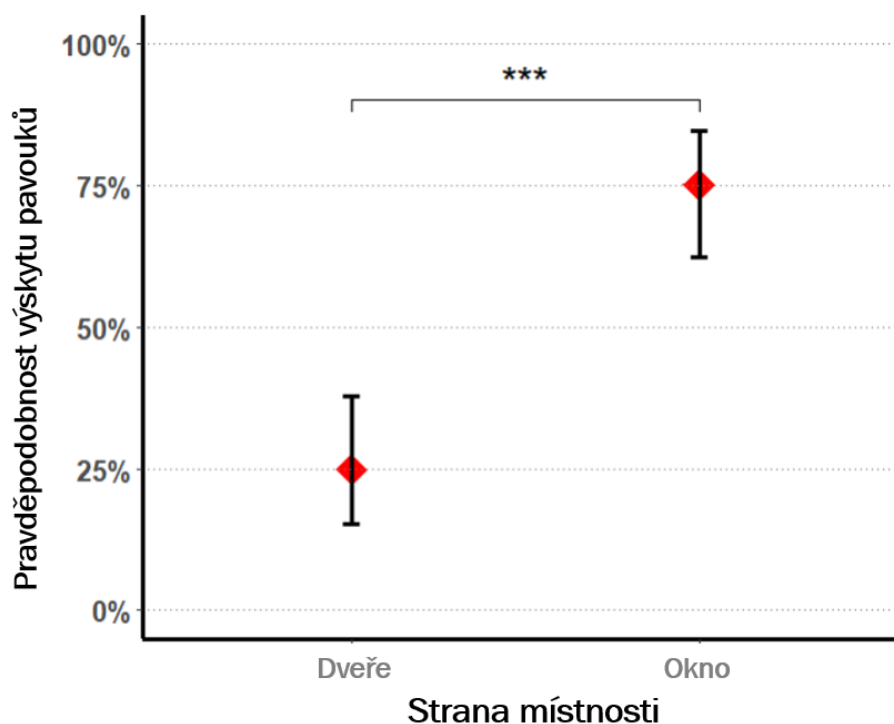
### 8.1.3 Konečné rozhodnutí

V tomto jediném případě zařazení identity rostliny jako náhodného faktoru signifikantně zlepšilo vysvětlující schopnost modelu v porovnání s modelem bez náhodného faktoru ( $\chi^2 = 6,941$ ;  $p = 0,008$ ). Strana místnosti měla signifikantní efekt na konečnou přítomnost pavouka na rostlině ( $\chi^2 = 21,144$ ;  $p < 0,001$ ) (Tabulka 5), přičemž průměrná pravděpodobnost konečného výskytu pavouka na dubu směrem k oknu je 74,4 % a na dubu směrem ke dveřím 25,6 % (Obr. 8), dle predikcí modelu.

**Tabulka 5** - Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv strany místnosti (Strana), poškození býložravým hmyzem (Treatment), jejich vzájemné interakce a jejich interakcí s pohlavím (Pohlaví) a Rodem pavouka (Rod pavouka) na konečné rozhodnutí pavouka. DF=stupně volnosti; logLik=logaritmická pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozdíl AIC mezi daným modelem a nejvíce parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu                  | DF | logLik  | AICc    | dAICc | Weight |
|------------------------------------------------|----|---------|---------|-------|--------|
| Strana                                         | 3  | -85,468 | 177,102 | 0,000 | 0,160  |
| Strana + Treatment                             | 4  | -84,711 | 177,702 | 0,599 | 0,119  |
| Strana + Treatment +<br>Rod_pavouka: Treatment | 6  | -82,631 | 177,858 | 0,756 | 0,110  |

|                                         |   |         |         |       |       |
|-----------------------------------------|---|---------|---------|-------|-------|
| Strana + Treatment + Pohlaví: Treatment | 6 | -83,168 | 178,932 | 1,830 | 0,064 |
| Strana + Treatment + Rod_pavouka:       | 8 | -80,848 | 178,732 | 1,630 | 0,071 |
| Treatment + Pohlaví: Treatment          |   |         |         |       |       |



**Obrázek 8** – Vliv světla na konečné rozhodnutí obou typů pavouků na dubech po 24 hodinách experimentu. Červené kosočtverce znázorňují modelem predikovaný výskyt pavouků na určité straně arény na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Svorky signifikance: \*\*\* =  $p < 0,001$ .

## 8.2 Kopřivy

### 8.2.1 Rychlost rozhodování

Pohlaví pavouků nemělo signifikantní vliv na rychlost jejich rozhodování na kopřivách ( $\chi^2 = 0,667$ ;  $p = 0,414$ ). Samci i samice pavouků rodu *Philodromus* se tedy na kopřivách rozhodují stejně rychle.

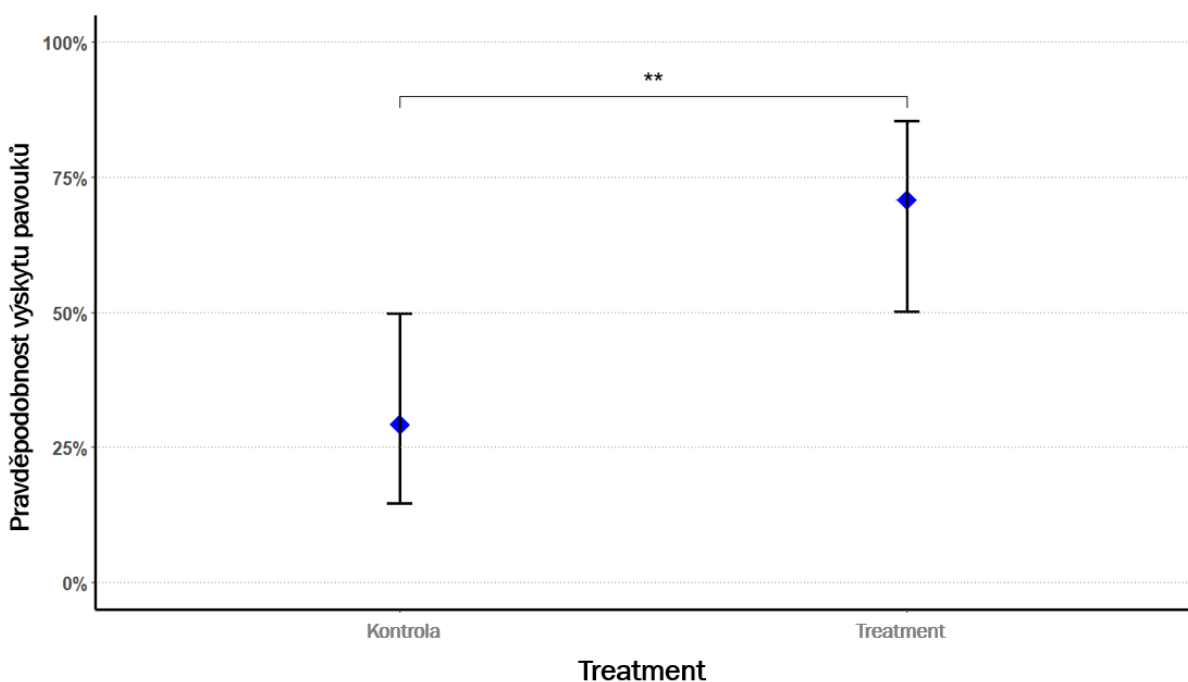
### 8.2.2 Prvotní rozhodnutí

U výsledků prvotních rozhodnutí pavouků *Philodromus* na kopřivách měly poškozené rostliny (Treatment) signifikantní efekt na prvotní přítomnost pavouka rostlině ( $\chi^2 = 8,593$ ;  $p = 0,003$ ) (Tabulka 6). Pravděpodobnost prvotní přítomnosti pavouků rodu *Philodromus* na kopřivách s býložravým okusem činila dle predikcí modelu průměrně 70,8 %, kdežto na kontrolních kopřivách bez poškození 29,2 % (Obr. 9). Strana místnosti se nijak neprojevila díky změně

metodiky a následkem toho byl vliv poškozených rostlin pro pavouky signifikantní.

**Tabulka 6** - Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv poškození býložravým hmyzem (Treatment), strany místnosti (Strana), jejich vzájemné interakce a jejich interakcí s pohlavím (Pohlaví) na prvotní rozhodnutí pavouka. DF=stupně volnosti; logLik=logaritmická pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozdíl AIC mezi daným modelem a nejvíce parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu          | DF | logLik  | AICc   | dAICc | Weight |
|----------------------------------------|----|---------|--------|-------|--------|
| Treatment                              | 2  | -28,975 | 62,216 | 0,000 | 0,514  |
| Strana + Treatment                     | 3  | -28,630 | 63,80  | 1,590 | 0,232  |
| Strana + Treatment + Strana: Treatment | 4  | -28,630 | 66,190 | 3,975 | 0,071  |
| Treatment + Pohlaví: Treatment         | 4  | -28,702 | 66,336 | 4,120 | 0,066  |
| Strana +Treatment + Pohlaví: Treatment | 5  | -28,370 | 68,169 | 5,953 | 0,026  |



**Obrázek 9** – Vliv typu rostliny (kontrolní nebo poškozená rostlina býložravým hmyzem) na pravděpodobnost výskytu pavouků na kopřivách v 1. hodině experimentu. Modré kosočtverce znázorňují modelem predikovaný výskyt pavouků na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Svorky signifikance: \*\* =  $p < 0,01$ .

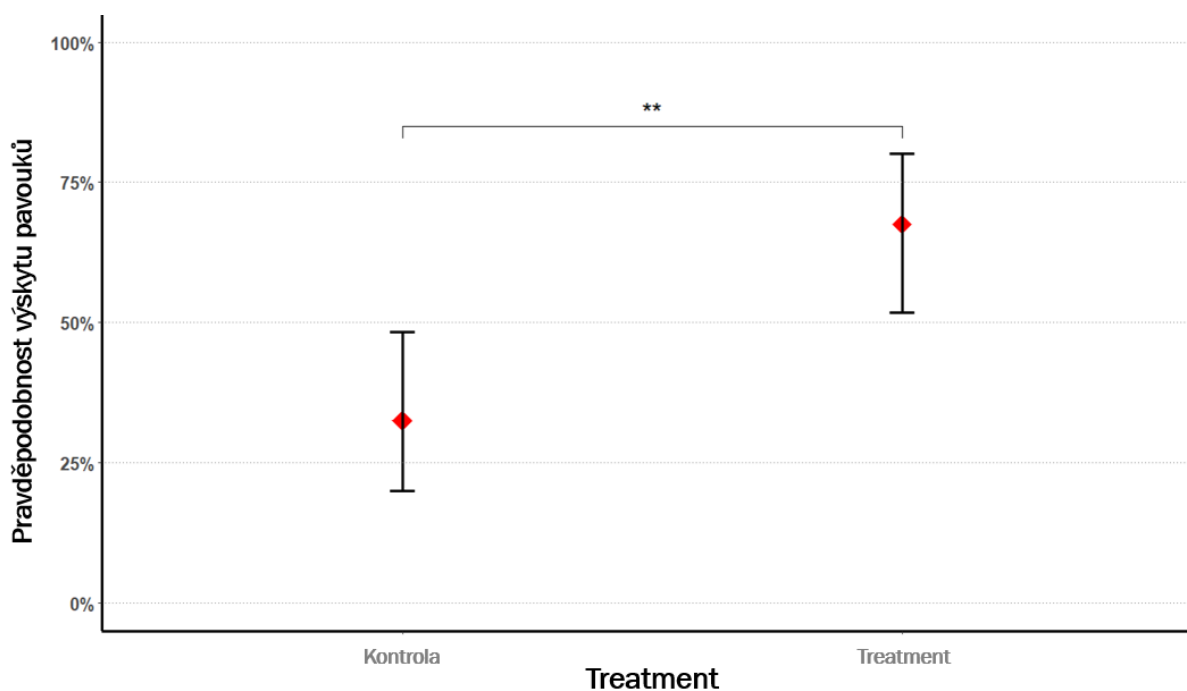
### 8.2.3 Konečné rozhodnutí

V testování po 24 hodinách od začátku experimentů měl Treatment signifikantní efekt také na konečnou přítomnost pavouků rostlině ( $\chi^2 = 10,011$ ;  $p = 0,002$ ) (Tabulka 7). Pravděpodobnost konečné přítomnosti pavouků rodu *Philodromus* na kopřivách s okusem činila dle predikcí

modelu průměrně 67,5 %, kdežto na kontrolních kopřivách bez poškození 32,5 % (Obr. 10).

**Tabulka 7** - Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv poškození býložravým hmyzem (Treatment), strany místnosti (Strana), jejich vzájemné interakce a jejich interakcí s pohlavím (Pohlaví) na konečné rozhodnutí pavouka. DF=stupně volnosti; logLik=logaritmická pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozíl AIC mezi daným modelem a nejvíc parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu                             | DF | logLik  | AICc    | dAICc | Weight |
|-----------------------------------------------------------|----|---------|---------|-------|--------|
| Treatment                                                 | 2  | -50,447 | 105,049 | 0,000 | 0,228  |
| Strana + Treatment                                        | 3  | -49,414 | 105,144 | 0,095 | 0,217  |
| Strana + Treatment + Strana: Pohlaví                      | 5  | -47,471 | 105,752 | 0,703 | 0,160  |
| Strana + Treatment + Strana: Pohlaví + Pohlaví: Treatment | 6  | -46,775 | 106,701 | 1,652 | 0,099  |
| Strana + Treatment + Strana: Treatment                    | 4  | -49,414 | 107,361 | 2,312 | 0,072  |



**Obrázek 10** – Vliv typu rostliny (kontrolní nebo treatmentová rostlina poškozená okusem býložravého hmyzu) na pravděpodobnost výskytu pavouků na kopřivách po 24 hodinách experimentu. Modré kosočtverce znázorňují modelem predikovaný výskyt pavouků na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Svorky signifikance: \*\* =  $p < 0,01$ .

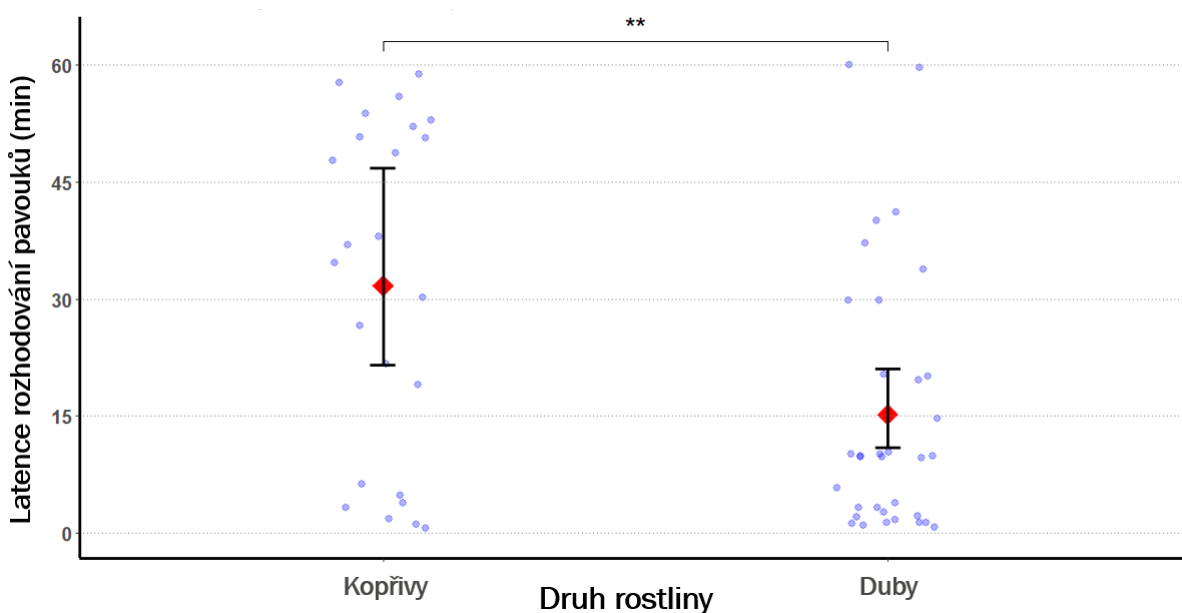
### 8.3 Duby i kopřivy

#### Rychlost rozhodnutí rodu *Philodromus* na dubech a kopřivách

Druh rostliny měl signifikantní efekt na rychlost rozhodování pavouků rodu *Philodromus* ( $\chi^2 = 8,548$ ;  $p = 0,003$ ) (Tabulka 8). Na základě predikcí modelu se pavouci na dubech rozhodovali průměrně po 15,2 minutách a na kopřivách po 31,7 minutách (Obr. 11).

**Tabulka 8** - Pět nejvíce parsimonních modelů zvolených automatickým výběrem dle AIC (Akaike Information Criterion). Byl testován vliv druhu rostliny (Druh rostliny), pohlaví pavouka (Pohlaví) a jejich vzájemné interakce na rychlost rozhodování pavouka (latence). DF=stupně volnosti; logLik=logaritmičká pravděpodobnost; AICc=korigovaný Akaike Information Criterion; dAICc=rozíl AIC mezi daným modelem a nejvíc parsimonním modelem (s nejnižší AIC); weight=váha Akaike. Použitý nejparsimonnější model je vyznačen barevně.

| Proměnné vstupující do modelu                       | DF | logLik   | AICc    | dAICc | Weight |
|-----------------------------------------------------|----|----------|---------|-------|--------|
| Druh_rostliny                                       | 3  | -233,800 | 474,045 | 0,000 | 0,485  |
| Druh_rostliny + Pohlaví                             | 4  | -233,406 | 475,566 | 1,521 | 0,227  |
| Druh_rostliny + Pohlaví +<br>Druh_rostliny: Pohlaví | 5  | -232,229 | 475,611 | 1,567 | 0,221  |
| nulový                                              | 2  | -237,204 | 478,626 | 4,581 | 0,049  |
| Pohlaví                                             | 3  | -237,079 | 480,604 | 6,559 | 0,018  |



**Obrázek 11** – Vliv druhu rostliny na rychlost rozhodování (latenci) pavouků rodu *Philodromus*. Červené kosočtverce znázorňují modelem predikované průměry latence na základě finálního GLM. Svislé úsečky znázorňují 95% konfidenční intervaly těchto predikcí. Modré body znázorňují jednotlivá reálná pozorování. Svorky signifikance: \*\* =  $p < 0,01$ .

## 9 Diskuze

Na základě své teoretické části bakalářské práce mohu shrnout, že olfaktorická orientace pavouků je téma doposud velmi málo prozkoumané a máme o ní nedostatečné informace. Studie zaměřené na olfaktorii jsou spíše behaviorálního typu, a i informace o orgánu, který má olfaktorickou funkci, jsou zatím nedostatečné. Behaviorální studie se zaměřovaly spíše na reakce pavouků na pachy živočichů, například feromony opačného pohlaví stejného druhu pavouka (Olive, 1982; Cerveira & Jackson, 2013), ale také na pachy kořisti (Raška et al., 2018). Je nám známa jen jedna studie zabývající se vnímáním volatilních látek rostlin pavouky (McCormick et al., 2012).

V mé práci jsem se proto pokusila ověřit, zda pavouci reagují na volatilní látky produkované rostlinami po okusu býložravým hmyzem. Dále jsem ověřovala, zda pavouci lovíci aktivně budou na volatilní látky reagovat více a rychleji než pavouci lovíci pomocí lapacích sítí. Výsledky mých experimentů s pavouky *Philodromus* potvrdily mou první hypotézu. Tito jedinci preferovali rostliny poškozené býložravým okusem a nacházeli se na nich signifikantně častěji než na kontrolních rostlinách bez poškození býložravcem. Tuto hypotézu jsem potvrdila v pokusech s kopřivami. Zde 71 % (1. hodina) a poté 68 % (po 24 hodinách) testovaných jedinců experimentu preferovalo poškozenou rostlinu býložravým okusem oproti kontrolním kopřivám. Preference volatilních látek rostlin se již dříve zjistila u pavouků *Pirata subpiraticus* a *Pardosa pseudoannulata*, kde byli jedinci odchyceni z rýžových polí z jejich přirozeného prostředí (Liu et al., 2022). Mé pokusy jsem provedla v laboratorním prostředí, ale i přes odlišnou metodiku mohou mé výsledky významně přispět k neprozkoumanému vlivu volatilních látek rostlin na pavouky a jejich lov potravy.

V pokusech na dubech mělo na výsledky významný vliv světlo a preference rostliny se u pavouků neprojevila. Pavouci *Araniella cucurbitina* se v první hodině experimentů rozhodli pro stranu místnosti u okna ze 66,7 % oproti straně u dveří, 33,3 %. Po 24 hodinách se preference světla zvýšila a 74,4 % všech testovaných pavouků na dubech se rozhodlo pro stranu u okna. Zjistila jsem, že světelný faktor je pro pavouky velmi důležitý a již dříve se tato informace v různých experimentech potvrdila, například u pavouků *Araneus gemmoides* (Hieber, 1984).

Nalezla jsem marginálně signifikantní rozdíly mezi dvěma testovanými rody pavouků, *Araniella* a *Philodromus*, v jejich rychlosti rozhodování pro stanoviště v první hodině experimentu na dubech, což může být dáno jejich méně či více aktivním způsobem lovu. Aktivně lovíci *Philodromus* se rozhodoval rychleji (průměrně 12,8 minut) než síťový pavouk

*Araniella* (průměrně 20,4 minut). Signifikantní rozdíl se také projevil mezi pavouky rodu *Philodromus* testovaných na dubech a na kopřivách. Jedinci testovaní na dubech se rozhodovali výrazně kratší dobu, průměrně 15,2 minut, oproti jedincům na kopřivách, 31,7 minut. Je to nejspíše dáno tím, že pavouci testovaní na kopřivách byli přesunuti ze svého přirozeného prostředí na dubech a mohlo to mít negativní vliv na jinak jejich přirozeně rychlé reakce. Dále jsem pokusy s kopřivami provedla o několik týdnů později a období testování mohlo mít také důsledek na jejich rychlost.

Ohledně druhé hypotézy, nelze jistě říct, že aktivně lovící pavouk *Philodromus* reaguje na volatilní látky více než pavouci rodu *Araniella*. Pokusy provedené na dubech byly bohužel signifikantně ovlivněny světlem z okna, které bylo pouze na jedné straně experimentální místnosti. Ačkoliv byly jednotlivé boxy zastíněné černou netkanou textilií ze stran a shora, a umístění rostlin s býložravým okusem a bez něj náhodně zvolené, tak i přesto mělo světlo na pavouky signifikantní vliv. Zajímavý rozdíl se ale ukázal mezi jedinci těchto dvou rodů pavouků v první hodině experimentu na dubech. Signifikantní vliv mělo světlo na jedince rodu *Araniella*, kteří výrazně preferovali část boxu blíže oknu. Zatímco pavouci rodu *Philodromus* se s ohledem na pozici okna rozhodovali více náhodně. To se změnilo při pozorování po 24 hodinách, kdy rozdíl mezi rody už nebyl významný, a i jedinci rodu *Philodromus* byli přitahováni světlem. Vliv světla byl pro pavouky velmi důležitý a neplánovaně ovlivnil naše výsledky.

Několik studií se na vliv světla na pavouky již dříve zaměřilo a zjistilo se, že pavouci se podle něj orientují. Denní pavouci si spíše hledají světlá stanoviště oproti stinným místům (Hieber, 1984). Skákavky Salticidae nebyly schopny při nedostatečné intenzitě světla správně detekovat a zachytit kořist, a skákavky se tak ukazují být na světle hodně závislé (Cerveira et al., 2019). U křížáků *Argiope keyserlingi* se projevila značná preference světlých stanovišť, na kterých si stavěli rozměrné sítě, oproti stinným místům, kde stavěli jen velmi malé sítě (Herberstein & Fleisch, 2003). Je pravděpodobné, že na světlých stanovištích se objevuje více kořisti, a i síť může být v jasném světle pro kořist hůře viditelná. Křížáci se tedy často vyhýbají stinnějším místům a preferují ta světlejší, která jsou pro ně strategická pro lov kořisti (Heiling & Herberstein, 1999; Herberstein & Tso, 2011). Výsledky těchto studií jsou tedy ve shodě s našimi, byť neplánovanými, výsledky.

Vliv specifických volatilních látek (HIPV) uvolněných po poškození rostlin hmyzem a jejich efekt na pavouky se v případě dubů signifikantně neprokázal. Důvodem bude s největší pravděpodobností příliš silný vliv světla, které pro pavouky sloužilo jako primární orientační popud.

Avšak zaměříme-li se na výsledky rozhodnutí pavouků na kopřivách, projevila se zde jasná preference pavouků rodu *Philodromus* pro rostliny poškozené býložravým hmyzem. Tento fakt je významný v poznání chování pavouků a přispívá k porozumění klíčové orientace pavouků při lovu. Preference poškozených rostlin je dána nejspíše stylem života pavouků a jejich strategií lovu. Pavouci *Philodromus* jsou aktivní lovci, kteří se neustále pohybují po vegetaci a aktivně hledají svou kořist. Jsou hbití a rychlí a dokážou rychle reagovat v různých situacích (Gajbe, 2005). Jelikož se takto často přemisťují, mohlo by být pro ně výhodné reagovat na volatilní látky (HIPV) rostlin a díky tomu rychleji nalézt a chytit kořist. Naopak pavouci *Araniella* jsou pavouci používající k lovu kruhové dvojrozměrné lapací sítě. Při určování svého stanoviště tak musí zohlednit to, že na místě zůstanou delší dobu, místo musí být strategicky vybrané, například podle faktorů jako je světlo, viditelnost, vítr, ale i výskyt a chování kořisti a riziko predace (Enders, 1977). Za určitých okolností by bylo i pro tyto druhy výhodné následovat volatilní látky rostlin a zvýšit šance na ulovení kořisti. Na druhou stranu, na HIPV reagují i jiní predátoři jako jsou ptáci (Mäntylä et al., 2008) či mravenci (Schettino et al., 2017) a to představuje zvýšené riziko predace i pro tyto druhy pavouků. Pokud by tito pavouci reagovali na volatilní látky a dle nich si vybírali místo pro pavučinu, kde se prokazatelně kořist vyskytuje, mohli se také vystavit predaci ze strany ptáků, kteří také vyhledávají kořist dle volatilních látek rostlin. Síťoví pavouci se nemohou tak snadno přesunout na jiné stanoviště, jako to dělají aktivní lovci. Možné vyšší riziko predace by tak mohlo vysvětlovat, proč síťoví pavouci nevyužívají orientaci dle volatilních látek tak, jako aktivní lovci

Mé pokusy ovlivnilo několik nečekaných okolností, které jsem musela zohlednit a v příštích pokusech se jich budu muset vyvarovat. Bylo to nejprve místo odchytu pavouků, kdy jsem v pokusech na kopřivách testovala pavouky rodu *Philodromus* odchycené na dubech z důvodu testování v pozdější době. Toto jsem dělala zejména proto, že byt' se daní pavouci vyskytovali v květnu na obou rostlinách, tak v srpnu, kdy byly dostupné housenky babočky paví oko (*Aglais io*) na potřebný okus kopřiv, se na kopřivách již téměř nevyskytovali. Na dubech byli stále v hojném počtu a lépe jsem jich nasbírala požadované množství. Také jsem předpokládala, že pavouci, jakožto predátoři generalisti, nejsou specifictí, co se týče rostlin, na kterých loví. Tato změna „hostitelského“ druhu rostliny nicméně mohla ovlivnit rychlost rozhodování mnou vybraných pavouků a mohl být příčinou výrazně pomalejší rychlosti rozhodování (latence) u rodu *Philodromus* testovaných na kopřivách.

Dále jsem již výše zmínila vliv světla v prvních experimentech na dubech. Přes to, že

jsem se světlo snažila zastínit černou textilií a pozice stromků v pokusu randomizovat, tak se ukázalo, že moje ošetření nebylo dostatečné. Světlo mělo i tak signifikantní vliv na rozhodování pavouků, což přineslo obtíže ve vyhodnocování výsledků. Při pokusech na kopřivách jsem pak již tento faktor světla, respektive světelné strany, vyloučila úplným zatemněním okna venkovní roletou a použila jsem pouze umělé stropní světlo rovnoměrně rozmístěné v pokusné místnosti.

Dalšími faktory, které mohly ovlivnit mé výsledky, jsou věk pavouků a jejich pohlaví, feromony vysílané jednotlivými pavouky, vliv pachových pobytových stop housenek na rostlinách nebo také složení volatilních látek u obou druhů rostlin. Na volatilní látky jsem se plánovala více zaměřit a při pokusech jsem odebrala vzorky z testovaných rostlin. Vzorky jsem odeslala na analýzy Ing. Petrovi Vodrážkovi, Ph.D., ale kvůli technickým problémům je nakonec nebylo možné vyhodnotit. Do budoucna je třeba provést další testování například s nahrazením poškození hmyzem roztokem metyl jasmonátu, který je využíván pro simulaci býložravého okusu na rostlinách (Mrazova & Sam, 2018; Mrazova & Sam, 2019). Tímto způsobem ověřím, zda pavouci opravdu reagují na volatilní látky rostlin po okusu hmyzem nebo například na pobytové stopy hmyzu.

Ve své práci jsem byla schopna potvrdit vliv volatilních látek rostlin (HIPV) na pavouky, kteří jsou aktivními lovci. Konkrétní otázku vlivu volatilních látek rostlin po okusu hmyzu na pavouky rozdílných loveckých strategií, konkrétně vlivu na pavučinové pavouky, jsem nezodpověděla, ale s výsledky na pavoucích *Philodromus* jsem přispěla k budoucímu rozklíčování vlivu HIPV na pavouky. Je důležité se tomuto tématu dále věnovat, jelikož olfaktorické pavouky je prozatím velmi málo prozkoumaná. Olfaktorická orientace je pro pavouky důležitá a její další zkoumání má velký smysl pro pochopení života pavouků i pro pochopení vlivu pavouků jako významných predátorů hmyzu ve většině terestrických ekosystémech (Coddington & Levi, 1991).

## 10 Závěr

Má bakalářská práce je zaměřena na olfaktorické vnímání pavouků a porovnání dvou odlišných potravních strategií, aktivního lovu a lovu pomocí lapacích sítí. Olfaktorie pavouků je doposud do značné míry neznámé téma a práce tak doplňuje některé mezery v poznání, které jsou pro pochopení života pavouků klíčové. V teoretické části vysvětluji využití smyslů pavouků při orientaci v prostředí a při lovu potravy a porovnávám potravní strategie pavouků. Zrak pavouků je ve větší míře využíván spíše aktivními lovci a pavouci lovící lapacími sítěmi se více spoléhají na vnímání vibrací. Schopnost olfaktorie však zatím nebyla zcela prozkoumána. Pavouci jsou schopni vnímat feromony opačného pohlaví a vyhledat tak partnera, zejména samci dokážou detekovat pohlavní feromony samic. I při lovu potravy pavouci využívají olfaktorii, kdy rozlišují pachové signály kořisti nebo naopak odpudivé pachy živočichů. Pavouci by také mohli využívat schopnost detekce signálů nepřímé obrany rostlin. Rostliny tyto těkavé látky vylučují po poškození okusem býložravého hmyzu a lákají tak potenciálního predátora, jako jsou třeba ptáci, který by je škůdců mohl zbavit. Konkrétně vnímání těchto volatilních látek pavouky není prozatím jistě dokázáno.

Dokázala jsem, že aktivně lovící pavouci *Philodromus*, jakožto pavouci dynamicky se pohybující po vegetaci, mohou lépe reagovat na signály rostlin díky jejich aktivitě schopnosti rychlého přemísťování. Síťoví pavouci *Araniella cucurbitina* mají oproti tomu jedno stálé místo s pavučinou, na které přebývají. Výběr stanoviště pro pavučinu pro ně nemusí být ovlivněn signály rostlin do takové míry, jelikož jsou na takovém stanovišti více ohroženi ptačí predací a nemusí to být pro ně tak výhodné se dle signálů rostlin orientovat.

Aktivně lovící pavouci se v orientaci v prostředí při hledání potravy rozhodují rychleji a reagují na prostředí dříve než pavouci síťoví. Dále jsem zjistila, že pavouci jsou výrazně ovlivněni světlem při hledání stanoviště k lovu kořisti, zejména u síťových pavouků *Araniella cucurbitina*. Kvůli světelnému faktoru jsem nedokázala odlišit vnímání volatilních látek rostlin u pavouků síťových a aktivně lovících. U samostatně testovaných aktivně lovících pavouků *Philodromus* jsem však dokázala signifikantní preferenci poškozených rostlin okusem hmyzu. Tito jedinci využívají k identifikaci kořisti nejspíše volatilní signály rostlin a dle nich si vybírají stanoviště pro lov.

I přes to, že jsem odlišnost pavouků s různou potravní strategií nedokázala potvrdit, je jisté, že pavouci využívají olfaktorii při orientaci v prostředí, i při lovu. Významným zjištěním mé práce

byla reakce aktivně lovcích pavouků na signály rostlin. Tento fakt přispívá k doplnění mezer v poznání olfaktorie pavouků a je velmi důležité se tímto tématem dále zabývat. V budoucích experimentech ověřím tento fakt s metodicky podchyceným vlivem světla a vlivem pachových stop býložravého hmyzu, který nahradím postřikem roztoku metyl jasmonátu.

## 11 Seznam literatury

- Adedokun, K. A., Imodoye, S. O., Bello, I. O., Lanahun, A. -A., & Bello, I. O. (2023). Chapter 18 - Therapeutic potentials of medicinal plants and significance of computational tools in anti-cancer drug discovery. *Phytochemistry, Computational Tools and Databases in Drug Discovery*, 393-455.
- Amo, L., Jansen, J. J., van Dam, N. M., Dicke, M., & Visser, M. E. (2013). Birds exploit herbivore-induced plant volatiles to locate herbivorous prey. *Ecology Letters*, 16(11), 1348-1355.
- Ashihara, H., & Suzuki, T. (2004). Distribution and biosynthesis of Caffeine in Plants. *Frontiers in Bioscience*, 9(1-3), 1864-1876.
- Avdiushko, S. A., Brown, G. C., Dahlman, D. L., & Hildebrand, D. F. (1997). Methyl Jasmonate Exposure Induces Insect Resistance in Cabbage and Tobacco. *Environmental Entomology*, 26(3), 642-654.
- Bahi, A., Al Mansouri, S., Al Memari, E., Al Ameri, M., Nurulain, S. M., & Ojha, S. (2014). B-Caryophyllene, a CB2 receptor agonist produces multiple behavioral changes relevant to anxiety and depression in mice. *Physiology & Behavior*, 135, 119-124.
- Bakker, E. S., Pagès, J. F., Arthur, R., & Alcoverro, T. (2015). Assessing the role of large herbivores in the structuring and functioning of freshwater and marine angiosperm ecosystems. *A Journal of Space and Time in Ecology*, 39(2), 162-179.
- Baldwin, I. T. (1996). Methyl jasmonate-induced nicotine production in *Nicotiana attenuata*: inducing defenses in the field without wounding. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80(1), 213-220.
- Baldwin, I. T., Halitschke, R., Paschold, A., von Dahl, C. C., & Preston, C. A. (2006). Volatile Signaling in Plant-Plant Interactions: "Talking Trees" in the Genomics Era. *Science*, 311(5762), 812-815.
- Barbehenn, R. V., & Constabel, C. P. (2011). Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551-1565.
- Barth, F. G. (2002). *A Spider's World: Senses and Behavior*. Springer-Verlag.
- Bartoń, K. (2024). *MuMIn: Multi-model inference* (R package version 1.48.4). <https://CRAN.R->

- Baum, J., & Buchar, J. (1973). *V říši pavouků* (2.nd ed.). Státní pedagogické nakladatelství.
- Baydizada, N., Tóthová, A., & Pekár, S. (2020). Tracing the evolution of trophic specialisation and mode of attack behaviour in the ground spider family Gnaphosidae. *Organisms Diversity & Evolution*, 20, 551-563.
- Becker, C., Desneux, N., Monticelli, L., Fernandez, X., Michel, T., & Lavoie, A. -V. (2015). Effects of Abiotic Factors on HIPV-Mediated Interactions between Plants and Parasitoids, (1), 1-18.
- Blackledge, T. A., Coddington, J. A., & Gillespie, R. G. (2002). Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? *Ecology Letters*, 6(1), 13-18.
- Blackledge, T. A., Kunter, M., & Agnarsson, I. (2011). The Form and Function of Spider Orb Webs: Evolution from Silk to Ecosystems. *Advances in Insect Physiology*, 41, 175-262.
- Blackledge, T. A., Scharff, N., Coddington, J. A., Szűts, T., Wenzel, J. W., Hayashi, C. Y., & Agnarsson, I. (2009). Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *PNAS*, 106(13), 5229-5234.
- Blamires, S. J., Hou, C., Chen, L. -F., Liao, C. -P., & Tso, I. -M. (2013). Three-dimensional barricading of a predatory trap reduces predation and enhances prey capture. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 709-714.
- Blumenthal, H. (1935). UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS „TARSALORGAN“ DER SPINNEN. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 29(5), 667-719.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Buchar, J., & Kůrka, A. (2001). *Naši pavouci* (2.nd ed.). Academia.
- Cárdenas, M., Jiroš, P., & Pekár, S. (2012). Selective olfactory attention of a specialised predator to intraspecific chemical signals of its prey. *Naturwissenschaften*, 99, 597-605.

- Caterina, M. J., Schumacher, M. A., Tominaga, M., Rosen, T. A., Levine, J. D., & Julius, D. (1997). The capsaicin receptor: a heat-activated ion channel in the pain pathway. *Nature*, 389, 816-824.
- Cerveira, A. M., & Jackson, R. R. (2013). Love is in the air: olfaction-based mate-odour identification by jumping spiders from the genus *Cyrtus*. *Journal of Ethology*, 31, 29-34.
- Cerveira, A. M., Jackson, R. R., & Nelson, X. J. (2019). Dim-light vision in jumping spiders (Araneae, Salticidae): identification of prey and rivals. *The Journal of Experimental Biology*, 222(9), jeb198069.
- Cheng, R. -C., & Tso, I. -M. (2007). Signaling by decorating webs: luring prey or deterring predators? *Behavioral Ecology*, 18(6), 1085-1091.
- Chinta, S. P., Goller, S., Lux, J., Funke, S., Uhl, G., & Schulz, S. (2010). The Sex Pheromone of the Wasp Spider *Argiope bruennichi*. *Angewandte Chemie International Edition*, 49, 2033-2036.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1995). A review of the anti-predator devices of spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10(3), 81-96.
- Coddington, J. A., & Levi, H. W. (1991). Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 565-592.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Hamilton, C. A., & Bond, J. E. (2019). Spiders did not repeatedly gain, but repeatedly lost, foraging webs. *PeerJ*: 7:e6703.
- Cordellier, M., Schneider, J. M., Uhl, G., & Posnien, N. (2020). Sex differences in spiders: from phenotype to genomics. *Development Genes and Evolution*, 230, 155-172.
- Cross, F. R., & Jackson, R. R. (2013). The Functioning of Species-Specific Olfactory Pheromones in the Biology of a Mosquito-Eating Jumping Spider from East Africa. *Journal of Insect Behavior*, 26, 131-148.
- Cross, F. R., Jackson, R. R., & Pollard, S. D. (2009). How blood-derived odor influences mate-choice decisions by a mosquito-eating predator. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(46), 19416-19419.
- Cui, L. -L., Francis, F., Heuskin, S., Lognay, G., Liu, Y. -J., Dong, J., Chen, J. -L., Song, X. -M., & Liu, Y. (2012). The functional significance of E- $\beta$ -Farnesene: Does it influence the populations of aphid natural

enemies in the fields? *Biological Control*, 60(2), 108-112.

ČAS. (2008). *Česká arachnologická společnost*. <https://www.arachnology.cz/>

Dai, J., & Mumper, R. J. (2010). Plant Phenolics: Extraction, Analysis and Their Antioxidant and Anticancer Properties. *Molecules*, 15(10), 7313-7352.

Defrize, J., Lazzari, C. R., Warrant, E. J., & Casas, J. (2011). Spectral sensitivity of a colour changing spider. *Journal of Insect Physiology*, (57), 508-513.

Desurmont, G. A., Guiguet, A., & Turlings, T. C. J. (2017). Invasive insect herbivores as disruptors of chemically-mediated tritrophic interactions: effects of herbivore density and parasitoid learning. *Biological Invasions*, 20, 195-206.

Dicke, M., & Baldwin, I. T. (2010). The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Science*, 15(3), 167-175.

Eggs, B., Wolff, J. O., Kuhn-Nentwig, L., Gorb, S. N., & Nentwig, W. (2015). Hunting Without a Web: How Lycosoid Spiders Subdue their Prey. *Ethology*, 121(12), 1166-1177.

Farré-Armengol, G., Filella, I., Llusà, J., & Peñuelas, J. (2017). B-Ocimene, a Key Floral and Foliar Volatile Involved in Multiple Interactions between Plants and Other Organisms. *Molecules*, 22(7), 1148.

Fattori, V., Hohmann, M. S. N., Rossaneis, A. C., Pinho-Ribeiro, F. A., & Verri Jr., W. A. (2016). Capsaicin: Current Understanding of Its Mechanisms and Therapy of Pain and Other Pre-Clinical and Clinical Uses. *Molecules*, 21(7), 844.

Fernández, R., Kallal, R. J., Dimitrov, D., Ballesteros, J. A., Arnedo, M. A., Giribet, G., & Hormiga, G. (2018). Phylogenomics, Diversification Dynamics, and Comparative Transcriptomics across the Spider Tree of Life. *Current Biology*, 28, 1489-1497.

Fischer, A., Lee, Y., Dong, T., & Gries, G. (2021)a. Know your foe: synanthropic spiders are deterred by semiochemicals of European fire ants. *The Royal Society*, 8, 210279.

Fischer, A., MacLennan, S., Gries, R., & Gries, G. (2021)b. Herbivore-induced plant volatiles do not affect settling decisions by synanthropic spiders. *Chemoecology*, 31, 201-208.

- Flesher, E. (2005). Jasmonates—a new family of anti-cancer agents. *Anti-Cancer Drugs*, 16(9), 911-916.
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of Spiders* (3rd). Oxford University Press.
- Foelix, R. F., Rast, B., & Peattie, A. M. (2012). Silk secretion from tarantula feet revisited: alleged spigots are probably chemoreceptors. *The Journal of Experimental Biology*, 215(7), 1084-1089.
- Gajbe, U. A. (2005). Studies on some spiders of the family Philoformidae (Araneae: Arachnida) from Madhya Pradesh, India. *Zoological Survey of India*, 105, 61-72.
- Ganske, A., & Uhl, G. (2018). The sensory equipment of a spider e A morphological survey of different types of sensillum in both sexes of *Argiope bruennichi* (Araneae, Araneidae). *Arthropod Structure & Development*, 47(2), 144-161.
- Gaskett, A. C. (2007). Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biological reviews*, 82(1), 27-48.
- Gershenzon, J., & Dudareva, N. (2007). The function of terpene natural products in the natural world. *Nature Chemical Biology*, 3, 408-414.
- Goldberg, J. K., Pintel, G., Weiss, S. L., & Martins, E. P. (2019). Predatory lizards perceive plant-derived volatile odorants. *Ecology and Evolution*, 9(8), 4733-4738.
- Haberkern, A. M., Boles, J. C., Zhou, Y. L., Camacho, L. F., Brescovit, A. D., & Avilés, L. (2024). Disguise or surprise: spider antipredator adaptations as a function of the architecture of their webs. *Insect Systematics and Diversity*, 8(4), 4.
- Hartig, F. (2024). *DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression models* (R package version 0.4.7). <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Haynes, D. L., & Sisojević, P. (2012). Predatory Behavior of *Philodromus rufus* Walckenaer (Araneae: Thomisidae). *The Canadian Entomologist*, 98(2), 113-133.
- Heiling, A. M., & Herberstein, M. E. (1999). The role of experience in web-building spiders (Araneidae). *Animal Cognition*, 2, 171-177.

- Heiling, A. M., Cheng, K., & Herberstein, M. E. (2004). Exploitation of floral signals by crab spiders (*Thomisus spectabilis*, Thomisidae). *Behavioral Ecology*, 15(2), 321-326.
- Herberstein, M. E., & Fleisch, A. F. (2003). Effect of abiotic factors on the foraging strategy of the orb-web spider *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). *Austral Ecology*, 28(6), 622-628.
- Herberstein, M. E., & Tso, I. M. (2011). Spider webs: evolution, diversity and plasticity: Spider behaviour: flexibility and versatility. *Cambridge University Press*, 57-98.
- Hesselberg, T., & Vollrath, F. (2004). The effects of neurotoxins on web-geometry and web-building behaviour in *Araneus diadematus* Cl. *Physiology & Behavior*, 82(2-3), 519-529.
- Hieber, C. S. (1984). Orb-web Orientation and Modification by the Spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in Response to Wind and Light. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65(3), 250-260.
- Hoefler, C. D., Taylor, M., & Jakob, E. M. (2002). Chemosensory Response to Prey in *Phidippus audax* (Araneae, Salticidae) and *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 30(1), 155-158.
- Hostettler, S., & Nentwig, W. (2006). Olfactory information saves venom during prey-capture of the hunting spider *Cupiennius salei* (Araneae: Ctenidae). *Functional Ecology*, 20(2), 369-375.
- Hrabák, R. (1985). *Kapesní atlas našich motýlů*. Státní zemědělské nakladatelství.
- Hu, L., Zhang, K., & Erb. (2021). Plant volatiles as regulators of plant defense and herbivore immunity: molecular mechanisms and unanswered questions. *Current Opinion in Insect Science*, 44, 82-88.
- Huang, J., Zaynab, M., Sharif, Y., Khan, J., Al-Yahyai, R., Saddar, M., Ali, M., Alarab, S. R., & Li, S. (2024). Tannins as antimicrobial agents: Understanding toxic effects on pathogens. *Toxicon*, 247, 107812.
- Humphrey, B., Helton, W. S., & Nelson, X. J. (2019). Caffeine affects the vigilance decrement of *Trite planiceps* jumping spiders (Salticidae). *Journal of Comparative Psychology*, 133(4), 551-557.
- Jackson, R. R., & Cross, F. R. (2011). Olfaction-based mate-odor identification by jumping spiders from the genus *Portia*. *The Journal of Arachnology*, 39(3), 439-443.

- Jackson, R. R., & Pollard, S. D. (1996). Predatory Behavior of Jumping Spiders. *Annual Review of Entomology*, 41, 287-308.
- Jackson, R. R., & Whitehouse, M. E. A. (1986). The biology of New Zealand and Queensland pirate spiders (Araneae, Mimetidae): aggressive mimicry, araneophagy and prey specialization. *Journal of Zoology*, 210(2), 279-303.
- James, D. G., & Price, T. S. (2004). Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 30(8), 1613-1628.
- Jan, U., Mantoo, M. A., Sheir, A. H., Rafiq, S., Rehman, U., & Bashir, M. (2023). Evaluation of various Botanicals against Predatory Spider Population in Rice, *Oryza sativa* L. in Kashmir. *Biological Forum*, 15(1), 341-347.
- Jiao, C., Gong, J., Guo, Z., Li, S., Zuo, Y., & Shen, Y. (2022). Linalool Activates Oxidative and Calcium Burst and CAM3-ACA8 Participates in Calcium Recovery in Arabidopsis Leaves. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10), 5357.
- Johnson, A., Revis, O., & Johnson, J. C. (2011). Chemical prey cues influence the urban microhabitat preferences of Western black widow spiders, *Latrodectus hesperus*. *The Journal of Arachnology*, 39(3), 449-453.
- Jordt, S. -E., & Julius, D. (2002). Molecular basis for species-specific sensitivity to "hot" chili peppers. *Cell*, 108(3), 421-430.
- Junker, R. R., Bretscher, S., , S., & Blüthgen, N. (2011). Phytochemical cues affect hunting-site choices of a nursery web spider (*Pisaura mirabilis*) but not a crab spider (*Misumena vatia*). *The Journal of Arachnology*, 38(1), 113-117.
- Koh, K., Wang, J. K., Chen, J. X. Y., Hiew, S. H., Cheng, H. S., Gabryelczyk, B., Vos, M. I. G., Yip, Y. S., Chen, L., Sobota, R. M., & Chua, D. K. K. (2022). Squid Suckerin-Spider Silk Fusion Protein Hydrogel for Delivery of Mesenchymal StemCell Secretome to Chronic Wounds. *Advanced Science: Advanced Healthcare Materials*, (12), 1-18.
- Köllner, T. G., Held, M., Lenk, C., Hiltbold, I., Turlings, T. C. J., Gershenzon, J., & Degenhardt, J. (2008). A

Maize (E)- $\beta$ -Caryophyllene Synthase Implicated in Indirect Defense Responses against Herbivores Is Not Expressed in Most American Maize Varieties. *Plant Cell*, 20(2), 482-494.

Konan, Y. K. F., Kouassi, K. M., Kouakou, K. L., Koffi, E., Kouassi, K. N., Sekou, D., Kone, M., & Kouakou, T. H. (2014). Effect of Methyl Jasmonate on Phytoalexins Biosynthesis and Induced Disease Resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *Vasinfestum* in Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *International Journal of Agronomy*, 2014, 1-11.

Kumar, P., Pandit, S. S., Steppuhn, A., & Baldwin, I. T. (2013). Natural history-driven, plant-mediated RNAi-based study reveals CYP6B46's role in a nicotine-mediated antipredator herbivore defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(4), 1245-1252.

Kůrka, A., Řezáč, M., Macek, R., & Dolanský, J. (2015). *Pavouci České republiky*. Academia.

Kusin, S., & Lank, P. M. (2013). Pediatric Overdoses. *Emergency Medicine (Second Edition)*, 1343-1350.

Land, M. F. (1985). Short communication fields of view of the eyes of primitive jumping spiders. *The Journal of Experimental Biology*, (119), 381-384.

Lee, G. -Y., Lee, C., Park, G. H., & Jang, J. -H. (2017). Amelioration of Scopolamine-Induced Learning and Memory Impairment by  $\alpha$ -Pinene in C57BL/6 Mice. *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine*, 4926815.

Lee, J. C. (2010). Effect of Methyl Salicylate-Based Lures on Beneficial and Pest Arthropods in Strawberry. *Environmental Entomology*, 39(2), 653-660.

Lenth, R. V. (2025). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means* (R package version 1.11.0). <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

Levin, E. D. (2022). Chapter Three - Neurotoxicology of nicotine and tobacco. *Advances in Neurotoxicology*, 8, 93-103.

Li, J., Hu, H., Mao, J., Yu, L., Stoop, G., Wang, M., Mumm, R., de Ruijter, N. C. A., Dicke, M., Jongsma, M. A., & Wang, C. (2019). Defense of pyrethrum flowers: repelling herbivores and recruiting carnivores by producing aphid alarm pheromone. *New Phytologist*, 223(3), 1607-1620.

- Liu, J., Sun, L., Fu, D., Zhu, J., Liu, M., Xiao, F., & Xiao, R. (2022). Herbivore-Induced Rice Volatiles Attract and Affect the Predation Ability of the Wolf Spiders, *Pirata subpiraticus* and *Pardosa pseudoannulata*. *Insects*, 13(1), 90.
- Maayah, Z. H., Takahara, S., Ferdaoussi, M., & Dyck, J. R. B. (2020). The molecular mechanisms that underpin the biological benefits of full-spectrum cannabis extract in the treatment of neuropathic pain and inflammation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Basis of Disease*, 1866(7), 165771.
- Maguire, R., Kunc, M., Hyrsl, P., & Kavanagh, K. (2017). Caffeine administration alters the behaviour and development of *Galleria mellonella* larvae. *Neurotoxicology and Teratology*, 64, 37-44.
- Maisonnasse, A., Lenoir, J. -C., Besley, D., Crauser, D., & Le Conte, Y. (2010). E- $\beta$ -Ocimene, a Volatile Brood Pheromone Involved in Social Regulation in the Honey Bee Colony (*Apis mellifera*). *PLoS ONE*, 5(10), e13531.
- Mäntylä, E., Alessio, G. A., Blande, J. D., Heijari, J., Holopainen, J. K., Laaksonen, T., Piirtola, P., & Klemola, T. (2008). From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE*: 3(7): e2832, 1-8.
- McCormick, A. C., Unsicker, S. B., & Gershenzon, J. (2012). The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science*, 17(5), 303-310.
- Menda, G., Shamble, P. S., Nitzany, E. I., Golden, J. R., & Hoy, R. R. (2014). Visual Perception in the Brain of a Jumping Spider. *Current Biology*, 24(21), 2580-2585.
- Mhatre, N., Sivalinghem, S., & Mason, A. C. (2018). Posture controls mechanical tuning in the black widow spider mechanosensory system. *BioRxiv*, 484238.
- Michálek, O., Lubin, Y., & Pekár, S. (2019). Nest usurpation: a specialised hunting strategy used to overcome dangerous spider prey. *Scientific Reports*, 9, 1-10.
- Mortesen, B. (2013). Plant Resistance against Herbivory. *Nature Education Knowledge*, 4(4), 5.
- Mrazova, A., & Sam, K. (2018). Application of methyl jasmonate to grey willow (*Salix cinerea*) attracts insectivorous birds in nature. *Arthropod-Plant Interactions*, 12, 1-8.

- Mrazova, A., & Sam, K. (2019). Exogenous application of methyl jasmonate to *Ficus hahliana* attracts predators of insects along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4), 1-8.
- Mrazova, A., Houska Tahadlová, M., Řehová, V., & Sam, K. (2023). The specificity of induced chemical defence of two oak species affects differently arthropod herbivores and arthropod and bird predation. *Anthropod-Plant Interaction*, 17, 141-155.
- Mrazova, A., Sam, K., & Amo, L. (2019). What do we know about birds' use of plant volatile cues in tritrophic interactions? *Current Opinion in Insect Science*, 32, 131-136.
- Müller, C. H. G., Ganske, A., & Uhl, G. (2020). Ultrastructure of chemosensory tarsal tip-pore sensilla of *Argiope* spp. Audouin, 1826 (Chelicerata: Araneae: Araneidae). *Journal of Morphology*, 281(12), 1634-1659.
- Nelson, X. J., & Jackson, R. R. (2012). Flexibility in the foraging strategies of spiders. *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*, 31-56.
- Nelson, X. J., & Jackson, R. R. (2013). Hunger-driven response by a nectar-eating jumping spider to specific phytochemicals. *Chemoecology*, 23, 149-153.
- Nelson, X. J., Pratt, A. J., Cheseto, X., Torto, B., & Jackson, R. R. (2012). Mediation of a Plant-Spider Association by Specific Volatile Compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 38, 1081-1092.
- Nelson, X. J., Warui, C. M., & Jackson, R. R. (2012). Widespread reliance on olfactory sex and species identification by lyssomanine and spartaeine jumping spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(3), 664-677.
- Neuhofer, D., Machan, R., & Schmid, A. (2009). Visual perception of motion in a hunting spider. *The Journal of Experimental Biology*, (212).
- Olive, C. W. (1982). Sex Pheromones in Two Orbweaving Spiders, (Araneae, Araneidae): An Experimental Field Study. *The Journal of Arachnology*, 10(3), 241-245.
- Pandey, M. K., von Suskil, M., Chitren, R., Al-Odat, O., Jonnaladagga, S. C., & Aggarwal, B. B. (2022).

Cancer on fire: role of inflammation in prevention and treatment. *Current Advances for Development of Functional Foods Modulating Inflammation and Oxidative Stress*, 605-626.

Paré, P. W., & Tumlinson, J. H. (1999). Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. *Plant Physiology*, 121(2), 325-332.

Pekár, S. (2004). Predatory Behavior of two European Ant-Eating Spiders (Araneae, Zodariidae). *The Journal of Arachnology*, 32(1), 31-41.

Pérez-Álvarez, E. P., Rubio-Bretón, P., Intrigliolo, D. S., Parra-Torrejón, B., Ramírez-Rodríguez, G. B., Delgado-López, J. M., & Garde-Cerdán, T. (2022). Year, watering regime and foliar methyl jasmonate doped nanoparticles treatments: Effects on must nitrogen compounds in Monastrell grapes. *Scientia Horticulturae*, 297, 110944.

Persons, M. H., & Rypstra, A. L. (2001). Preference for Chemical Cues Associated with Recent Prey in the Wolf Spider *Hogna helluo* (Araneae: Lycosidae). *Ethology*, 106(1), 27-35.

Pocock, R. I. (1892). XXXVIII.—Liphistius and its bearing upon the classification of spiders. *Annals and Magazine of Natural History*, 10(58), 306-314.

Poelman, E. H., Bruinsma, M., Zhu, F., Weldegergis, B. T., Boursault, A. E., Jongema, Y., van Loon, J. J. A., Vet, L. E. M., Harvey, J. A., & Dicke, M. (2012). Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host. *PLoS Biology*, 10(11), e1001435.

R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.x) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.

Ramírez, M. J., Magalhaes, I. L. F., Derkarabetian, S., Ledford, J., Griswold, C. E., Wood, H. M., & Hedin, M. (2021). Sequence Capture Phylogenomics of True Spiders Reveals Convergent Evolution of Respiratory Systems. *Systematic Biology*, 70(1), 14-20.

Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). How variation in prey aposematic signals affects avoidance learning, generalization and memory of a salticid spider. *Animal Behaviour*, 130, 107-117.

Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2018). Perception of olfactory aposematic signals by jumping spiders.

*Ethology*, 124(10), 773-776.

Reichholf-Riehm, H. (1996). *Motýli*. Ikar Praha, spol.

Rind, F. C., Birkett, C. L., Duncan, B. A., & Ranken, A. J. (2011). Tarantulas cling to smooth vertical surfaces by secreting silk from their feet. *The Journal of Experimental Biology*, 2014(11), 1874-1879.

Rodriguez-Saona, C. R., Polashock, J., & Malo, E. A. (2013). Jasmonate-Mediated Induced Volatiles in the American Cranberry, *Vaccinium macrocarpon*: From Gene Expression to Organismal Interactions. *Frontiers in Plant Science*, 4, 115.

Roland, C. (1983). Chemical Signals Bound to the Silk in Spider Communication (Arachnida, Araneae). *The Journal of Arachnology*, 11(3), 309-314.

Rossi, M. N., Reigada, C., & Godoy, W. (2006). The effect of hunger level on predation dynamics in the spider *Nesticodes rufipes*: A functional response study. *Ecological Research*, 21(5), 617-623.

Rotem, R., Heyfets, A., Fingrut, O., Blickstein, D., Shaklai, M., & Flesher, E. (2005). Jasmonates: Novel Anticancer Agents Acting Directly and Selectively on Human Cancer Cell Mitochondria. *Cancer Research*, 65(5), 1984-1993.

Rovner, J. S. (1980). Morphological and Ethological Adaptations for Prey Capture in Wolf Spiders (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 8(3), 201-215.

Rovner, J. S. (1996). Conspecific Interactions in the Lycosid Spider *Rabidosa rabida*: The Roles of Different Senses. *The Journal of Arachnology*, 24(1), 16-23.

Salamanca, J., Souza, B., Kyryczenko-Roth, V., & Rodriguez-Saona, C. (2019). Methyl Salicylate Increases Attraction and Function of Beneficial Arthropods in Cranberries. *Insects*, 10(12), 423.

Santos, E. S., Coelho, G. L. A., Loula, Y. K. S. F., Landim, B. L. S., Lima, C. N. F., Machado, S. T. de S., Lopes, M. J. P., Gomes, A. D. S., da Costa, J. G. M., de Menezes, I. R. A., Coutinho, H. D. M., Kim, B., Felipe, C. F. B., Neves, S. de A., & Kerntopf, M. R. (2022). Hypoglycemic, Hypolipidemic, and Anti-Inflammatory Effects of Beta-Pinene in Diabetic Rats. *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine*, 2022(1), 8173307.

- Scala, A., Allmann, S., Mirabella, R., Haring, M. A., & Schuurink, R. C. (2013). Green Leaf Volatiles: A Plant's Multifunctional Weapon against Herbivores and Pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(9), 17781-17811.
- Scharff, N., Coddington, J. A., Blackledge, T. A., Agnarsson, I., Framenau, V. W., Szűts, T., Hayashi, C. Y., & Dimitrov, D. (2019). Phylogeny of the orb-weaving spider family Araneidae (Araneae: Araneoidea). *Cladistics*, 36(1), 1-21.
- Schausberger, P., Peneder, S., Jürschik, S., & Hoffmann, D. (2011). Mycorrhiza changes plant volatiles to attract spider mite enemies. *Functional Ecology*, 26(2), 441-449.
- Schettino, M., Grasso, D. A., Weldegergis, B. T., Castracani, C., Mori, A., Dicke, M., Van Lenteren, J. C., & Van Loon, J. J. A. (2017). Response of a Predatory ant to Volatiles Emitted by Aphid- and Caterpillar-Infested Cucumber and Potato Plants. *Journal of Chemical Ecology*, 43, 1007-1022.
- Searcy, L. E., Rypstra, A. L., & Persons, M. H. (1999). Airborne Chemical Communication in the Wolf Spider *Pardosa milvina*. *Journal of Chemical Ecology*, 25(11), 2527-2533.
- Selden, P. A., Shear, W. A., & Sutton, M. D. (2008). Fossil evidence for the origin of spider spinnerets, and a proposed arachnid order. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(52), 20781-20785.
- Shah, J. (2009). Plants under attack: systemic signals in defence. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(4), 459-464.
- Si, A., Zhang, S. -W., & Maleszka, R. (2005). Effects of caffeine on olfactory and visual learning in the honey bee (*Apis mellifera*). *Pharmacology, Biochemistry, and Behavior*, 82(4), 664-672.
- Siemens, J., Zhou, S., Piskorski, R., Nikai, T., Lumpkin, E. A., Basbaum, A. I., King, D., & Julius, D. (2006). Spider toxins activate the capsaicin receptor to produce inflammatory pain. *Nature*, 444(7116), 208-212.
- Stefani, V., Alves, V. N., & Lange, D. (2019). Induced indirect defence in a spider-plant system mediated by pericarpial nectaries. *Austral Ecology*, 44(6), 1005-1012.
- Steinhoff, P. O. M., Harzsch, S., & Uhl, G. (2023). Comparative neuroanatomy of the central nervous system

- in web-building and cursorial hunting spiders. *The Journal of Comparative Neurology*, (532.e25554), 1-31.
- Steppuhn, A., Gase, K., Krock, B., Halitschke, R., & Baldwin, I. T. (2004). Nicotine's Defensive Function in Nature. *PLOS Biology*, 2(10), e382.
- Symonds, M. R. E., & Elgar, M. A. (2008). The evolution of pheromone diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(4), 220-228.
- Talukder, M. B., Müller, C. H. G., Zhang, D., Schulz, S., Löfstedt, C., Wang, H. L., & Uhl, G. B. (2025). Olfaction with legs—Spiders use wall-pore sensilla for pheromone detection, 122(3), e2415468121.
- Tang, Y. T., Li, Y., Chu, P., Ma, X. D., Tang, Z. Y., & Sun, Z. L. (2022). Molecular biological mechanism of action in cancer therapies: Juglone and its derivatives, the future of development. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 148, 112785.
- Tewksbury, J. J., & Nabhan, G. P. (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, 412, 403-404.
- Thamm, C., DeSimone, E., & Scheibel, T. (2017). Characterization of Hydrogels Made of a Novel Spider Silk Protein eMaSp1s and Evaluation for 3D Printing. *Macromolecular Bioscience*, (11).
- Thiboldeaux, R. L., Lindroth, R. L., & Tracy, J. W. (1998). Effects of juglone (5-hydroxy-1,4-naphthoquinone) on midgut morphology and glutathione status in Saturniid moth larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 120(3), 481-487.
- Trossmann, V. T., & Scheibel, T. (2023). Design of Recombinant Spider Silk Proteins for Cell Type Specific Binding. *Advanced Science: Advanced Healthcare Materials*, 1-14.
- Turlings, T. C. J., Lengwiler, U. B., Bernasconi, M. L., & Wechsler, D. (1998). Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta*, 207, 146-152.
- Turlings, T., Tumlinson, J., Heath, R. R., Proveaux, A. T., & Doolittle, R. E. (1991). Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *Journal of Chemical Ecology*, 17(11), 2235-2251.
- Vezikov, L. V., & Simpson, M. (2025). Plant Alkaloids Toxicity. In *StatPearls*. StatPearls Publishing. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK587364/?report=printable>

- Vizueta, J., Frías-López, C., Marcías-Hernández, N., Arnedo, M. A., Sánchez-Gracia, A., & Rozas, J. (2017). Evolution of Chemosensory Gene Families in Arthropods: Insight from the First Inclusive Comparative Transcriptome Analysis across Spider Appendages. *Genome Biology and Evolution*, 9(1), 178-196.
- Vollrath, F. (1992). Spider Webs and Silks. *Scientific American*, 266(3), 70-77.
- Wang, B., Jacquin-Joly, E., & Wang, G. (2025). The Role of (E)- $\beta$ -Farnesene in Tritrophic Interactions: Biosynthesis, Chemoreception, and Evolution. *Annual Review of Entomology*, 70, 313-335.
- Wang, Y., Qu, X., Tian, Z., Zhou, H., Yu, Z., Zhou, Y., & Ren, B. (2024). Molecular basis of camphor repellency in *Hyphantria cunea*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 204, 106069.
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306-1320.
- Ward, T. M., & Humphreys, W. F. (1981). Locomotion in Burrowing and Vagrant Wolf Spiders (Lycosidae). *Journal of Experimental Biology*, 92(1), 305-321.
- Wasternack, C., & Hause, B. (2002). Jasmonates and octadecanoids: Signals in plant stress responses and development. *Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology*, 72, 165-221.
- Williams, D. S., & McIntyre, P. (1980). The principal eyes of a jumping spider have a telephoto component. *Nature*, 288(5791), 578-580.
- Wyatt, T. D. (2003). Animals in a chemical world. In T. D. Wyatt, *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste* (pp. 1-22). Cambridge University Press.
- Yu, H., Khashaveh, A., Li, Y., Li, X., & Zhang, Y. (2018). Field Trapping of Predaceous Insects With Synthetic Herbivore-Induced Plant Volatiles in Cotton Fields. *Environmental Entomology*, 47(1), 114-120.
- Yu, X., Zhang, W., Zhang, Y., Zhang, X., Lang, D., & Zhang, X. (2018). The roles of methyl jasmonate to stress in plants. *Functional Plant Biology*, 46(3), 197-212.
- Zhou, Z., Zhang, s., Cao, Y., & Marelli, B. (2018). Engineering the Future of Silk Materials through Advanced Manufacturing. *Advanced Science: Advanced Materials*, 1-26.

Zhu, J., & Park, K. -C. (2005). Methyl salicylate, a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8), 1733-1746.