

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra agroekologie a biometeorologie**



**Evoluce pavoučí sítě**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Martin Priadka**

**Obor studia: ABPS**

**Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.**

© 2017 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Evoluce pavoučí sítě" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.4.2017

---

### **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval svému vedoucímu Mgr. Stanislavovi Korenkovi, Ph.D., za jeho ochotu a trpělivost. Dále pak svým kamarádům speciálně Markétě Posseltové ze všechny rady a trpělivost, a také celé své rodině za psychickou podporu.

# Evoluce pavoučí sítě

## Souhrn

Pavouci jsou velká rozmanitá a velmi stará skupina bezobratlých. První pavouk se na zemi objevil již před více než 300 milióny let. Za tu dobu prodělali spoustu zásadních i méně důležitých změn, které vedli k vytvoření dvou, pro pavouky nejvíce charakteristických, mechanismů, tedy produkce vlákna a tvorby jedu. Pravděpodobně díky této adaptaci se stali jedni z nejúspěšnějších terestrických predátorů, kteří byli schopni osídlit téměř všechny ekosystémy ve všech částech světa kromě Antarktidy.

Vlákna jsou produkována pomocí snovacích žláz, a následně jsou vypouštěna přes vývody na snovacích bradavkách. Hedvábí je složené z aminokyselin, které se spájejí do molekul proteinů. Nejvíce jsou prozkoumány vlákna hlavních ampulárních žláz, využívány při stavbě sítí.

Hedvábní vlákna zpočátku využívali ke své ochraně své a svých vajíček, později ale také k lovu. Zřejmě díky této skutečnosti pavouci přežili až do dnes a zřejmě budou na Zemi ještě dlouhou dobu. Vlákna se v průběhu evoluce diverzifikovala v různé typy s odlišnými mechanickými a fyzikálními vlastnostmi. Asi nejznámější a také nejlépe prozkoumané jsou kruhové pavučiny, které však nejsou nejmodernější. Dále existuje mnoho různých trojdimenzionálních sítí odvozených od sítě kruhové.

Pavouci si vyvinuli různé překvapivé strategie pro lov kořisti. Pavučina je pro ně velmi výhodná, avšak najdou se i druhy, které schopnost spřádat sítě druhotně ztratily.

**Klíčová slova:** pavoučí vlákno, snovací bradavky, žlázy, predace, chování pavouků

# Evolution of spider web

## Summary

Spiders are big, diverse and very old group of invertebrates. The first spider appeared on earth more than 300 million years. In that time, have had a lot of fundamental and less important changes, which led to the creation of two, for spiders the most characteristic mechanisms, namely the production of fibers and the formation of the poison. Probably thanks to this adaptation became one of the most successful terrestrial predators, who were able to colonise almost all of the ecosystems in all parts of the world except Antarctica.

The fibers are produced by silk glands, and are then discharged through outlets at the silk nipples. Silk is composed of amino acids, which spájí into protein molecules. Are the most researched fiber main ampulárních glands, used in the construction of networks.

Silk fiber initially used to protect her and her eggs, but later also to hunt. Probably due to this fact, the spiders survived until today and probably will be on the Earth for a long time. The fibers in the course of evolution to diversify in different types with different mechanical and physical properties. Probably the most famous and also best-studied are circular webs, which, however, are not the most advanced. Furthermore, there are many different three dimensional networks derived from the network of circular.

Spiders have developed a variety of surprising strategies for hunting prey. A spider web is very convenient, but there are also species that the ability to weave a network secondarily lost.

**Keywords:** spider silk, spinnerets, glands, the predation, behavior of spiders

# Obsah

<b>1</b>	<b>Cíl práce.....</b>	<b>11</b>
<b>2</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>3</b>	<b>Přehled literatury.....</b>	<b>2</b>
<b>3.1</b>	<b>Biologie pavouků.....</b>	<b>2</b>
<b>3.2</b>	<b>Pavoučí vlákno .....</b>	<b>4</b>
<b>3.3</b>	<b>Snovací bradavky .....</b>	<b>5</b>
<b>3.4</b>	<b>Snovací žlázy a jejich evoluce.....</b>	<b>7</b>
3.4.1	Typy žláz.....	10
3.4.1.1	Velké ampulární žlázy.....	11
3.4.1.2	Malé ampulární žlázy .....	14
3.4.1.3	Pyriformní žlázy.....	14
3.4.1.4	Aciniformní žlázy .....	14
3.4.1.5	Tubuliformní (cylindrické) žlázy .....	15
3.4.1.6	Lapací vlákna kribelátních pavouků .....	15
3.4.1.7	Lapací vlákna araneoidních (ekribelátních) pavouků.....	16
<b>3.5</b>	<b>Plasticita hedvábí .....</b>	<b>17</b>
3.5.1	Vnitrodruhová variabilita ve vlastnostech hedvábí.....	17
3.5.2	Individuální plasticita vlastnosti hedvábí.....	17
3.5.3	Plasticita hlavních ampulárních žláz ovlivněna abiotickými faktory .....	17
3.5.4	Plasticita hlavních ampulárních žláz ovlivněna biotickými faktory .....	18
<b>3.6</b>	<b>Typy pavučin .....</b>	<b>19</b>
3.6.1	Lapací trubice a nora s ústím se signálními vlákny.....	19
3.6.2	Kruhová síť.....	21
3.6.3	Rozšířené kruhové sítě.....	26
3.6.3.1	Vzdušné plachetky (arialsheet web) .....	26
3.6.3.2	Elastické lepidivé pavučiny (gumfooted web ).....	27
3.6.3.3	Spleť trojrozměrných vláken (tangle web).....	29
<b>3.7</b>	<b>Evoluce .....</b>	<b>29</b>
3.7.1	Evoluce pavouků a pavoučího vlákna .....	30
3.7.2	Evoluce pavučin a pavoučí diverzifikace.....	32
3.7.3	Evoluce a predátoři.....	34
<b>3.8</b>	<b>Geneticky založené změny při budování pavučin.....</b>	<b>35</b>
<b>3.9</b>	<b>Plasticita budování sítí a struktury pavučin .....</b>	<b>35</b>
3.9.1	Rozsah intraspecifické a intraindividuelní flexibility.....	36

3.9.1.1	Ontogenetické faktory .....	36
3.9.1.2	Abiotické faktory .....	36
3.9.1.3	Biotické faktory .....	37
<b>3.10</b>	<b>Pavučina a její vnímání .....</b>	<b>37</b>
<b>3.11</b>	<b>Dekorace na pavučinách .....</b>	<b>38</b>
<b>3.12</b>	<b>Geneticky založené rozdíly v dekoracích pavučin.....</b>	<b>40</b>
<b>3.13</b>	<b>Plasticita dekorací na pavučinách .....</b>	<b>41</b>
<b>3.14</b>	<b>Kokon.....</b>	<b>41</b>
<b>3.15</b>	<b>Transport pomocí vlákna .....</b>	<b>43</b>
3.15.1	Létání .....	44
<b>3.16</b>	<b>Lov kořisti .....</b>	<b>45</b>
<b>3.17</b>	<b>Využití vláken .....</b>	<b>46</b>
<b>4</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>48</b>
<b>5</b>	<b>Seznam literatury.....</b>	<b>49</b>

# **1 Cíl práce**

Práce bude vypracována formou literární rešerše. Literární přehled bude zaměřen na poznatky o evoluci pavoučí sítě, o adaptacích architektury sítě na lov specifické kořisti a ostatního využití pavoučího vlákna a pavoučí sítě.



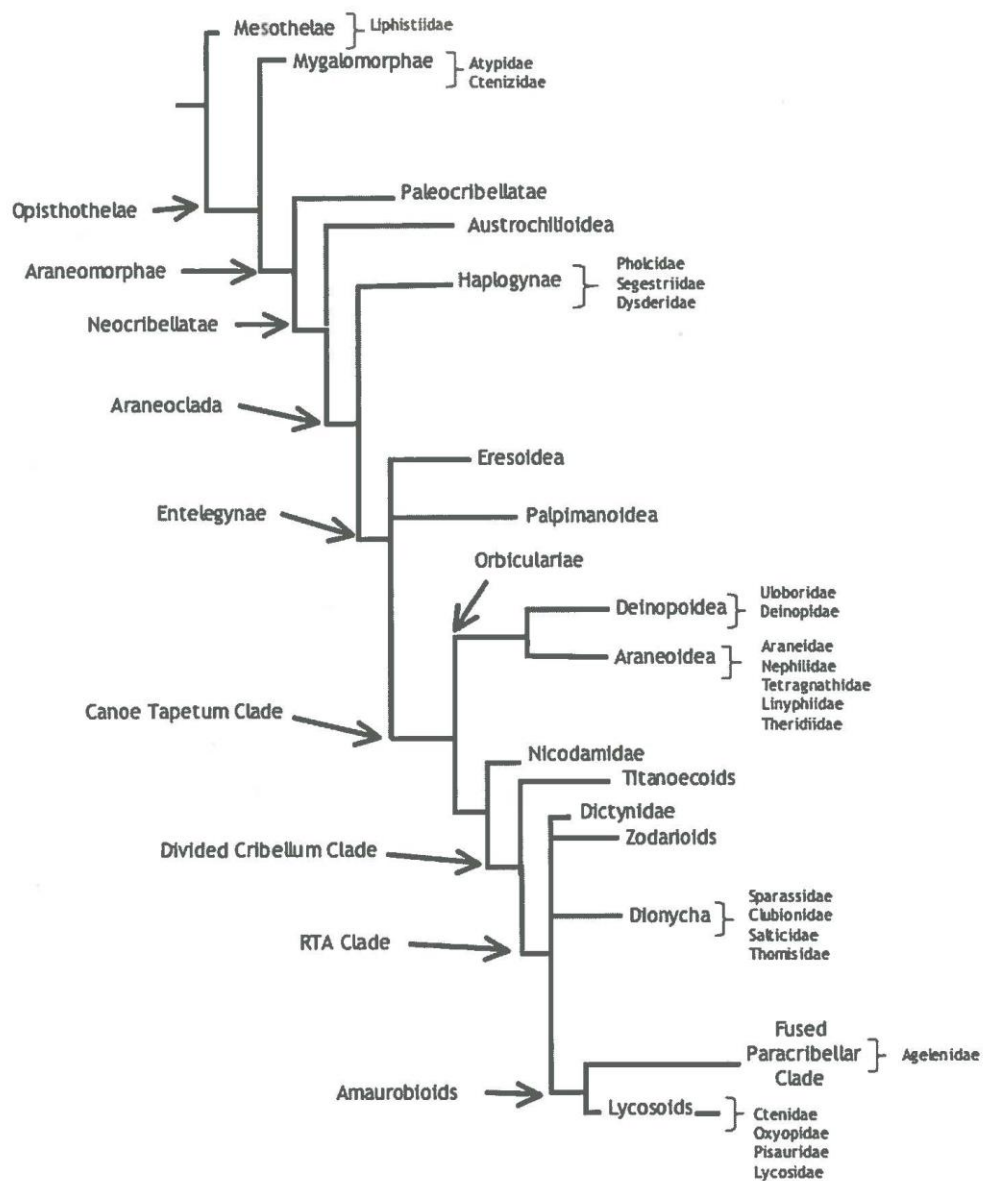
## 2 Úvod

Pavouci jsou na planetě již velmi dlouhou. Jednou z jejich nejvýraznějších vlastností je spřádání pavučin. Vytvářejí pavučiny různých velikostí, tvarů a jsou určeny k různým účelům. Jsou velmi důležitou součástí jejich života. Člověk se z pavučinami střetává velmi často, ale většina lidí si jich nevšimá, v opačném případě se je z domácností snaží odstranit. Ani se nezamýšlejí nad tím, jaké ohromné a působivé je toto dílo vytvořené malým pavoučkem. Možná je to způsobeno strachem, který má většina lidí už jen z pomyslení na pavouka. Pavouci jsou velmi důležití a prospěšní jak pro prostředí, tak pro člověka. V současnosti je snaha o vývoj různých materiálů vyrobených z látek pavoučího proteinu – spidroinu, protože tyto biopreparáty mají velký potenciál, jelikož by byly velmi odolné, ale zároveň šetrné k přírodě. Rád bych v této práci chtěl alespoň z části přiblížit pavoučí vlákno, jeho typy, využití a také žlázy, které ho vytvářejí, ale hlavně jeho evoluci, abychom pochopili, jak je důležité a všestranně využitelné nejen pro pavouka, ale pravděpodobně také pro lidstvo.

### 3 Přehled literatury

#### 3.1 Biologie pavouků

Řád pavouci (Araneae) patří do třídy Arachnida společně s roztoči (Acari), štíry (Scorpiones), sekáči (Opiliones), bičnatci (Thelyphonida), krabovci (Amblypygi), štírenkami (Palpigradi), štirky (Pseudoscorpiones), solifugami (Solifugae) a roztočovci (Ricinulei). Pavouci se dělí na dva podřády, primitivnější Mesothelae (sklípkoši) a více vyvinuté Opisthothelae, který obsahuje dva infrařády, Mygalomorphae (sklípkaři) a Araneomorphae (dvojplícní) (Wheeler a Hayashi, 1998) (viz. Obrázek 1)



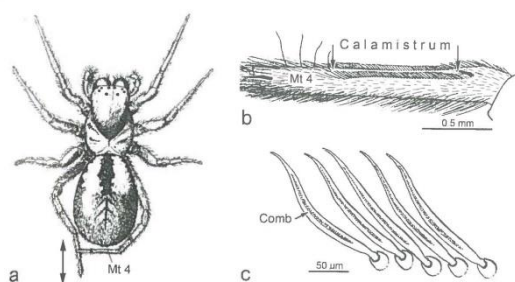
Obrázek č.1: rozdělení pavouků (zdroj: Herberstein, 2011)

V současnosti je evidováno 46 645 druhů (WSC, 2017) ve 110 čeledích (Cardoso, 2011). Tělo pavouků se dělí na dvě hlavní části, prosoma (hlavohruď) a opisthosoma (zadeček), které jsou spojené stopkou (Herberstein, 2011). Na hlavové části hlavohrudi jsou oči a chelicery, na hrudní části pak makadla (pedipalpy) a nohy. V hlavohrudi se nacházejí přední části trávicí soustavy, jedové žlázy, mozek a svaly (Kůrka a kol., 2015).

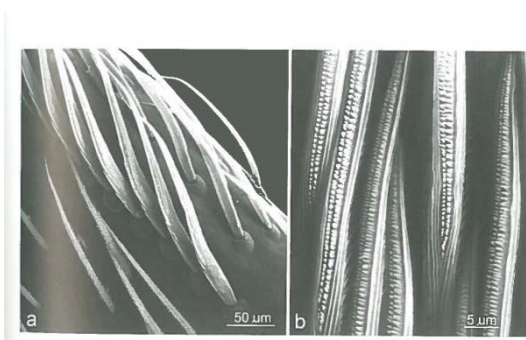
Chelicery tvoří dvě části: bazální článek a koncový drápek. Pavouci mají původně 4 páry očí. Fylogeneticky původní pavouci mají ve středu přední části hlavohrudi pár předních středních očí, zbývající oči jsou uspořádány ve trojicích po stranách hlavohrudi. U odvozených skupin jsou oči často uspořádány do dvou příčných řad, a pak se označují jako přední střední, přední postranní, zadní střední a zadní postranní (Kůrka a kol., 2015). Nejdokonalejší oči vlastní skákavkovití (Salticidae). Ti mají jeden pár velkých očí směřujících dopředu a 3 páry menších očí (Jackson a Hallas, 2012). Za chelicerami jsou končetiny zvané makadla, plní funkci ústních orgánů. U dospělých samečů jsou na jejich koncovém článku umístěny kopulační orgány. Používají je k předání spermií.

Kromě chelicer a pedipalp mají pavouci ještě 4 páry kráčivých končetin, jejichž délka a vzhled bývají velmi různorodé (Obrtel, 2005). Kráčivé končetiny se skládají z kyčle (koxa), předkyčlí (trochanter), stehna (femur), kolene (patela), holeně (tibia) a chodidla, které se ještě dělí na zánártí (metatarsus) a přednártí (tarsus). U všech pavouků je na konci nohy pár většinou hřebenitých drápků, které slouží k zachycení k podkladu. U pavouků pohybujících se na sítích, je navíc mezi těmito drápkami hladký drápek, sloužící společně s proti němu stojícími zubatými chlupy, k zachycení nohy na vláknech. Na čtvrtém páru nohou se nachází hřebínkovitý útvar z tlustých brv s názvem kalamistrum (viz. Obr. 1) Slouží k vyčesávání kribelového vlášení z kribela (Kůrka a kol., 2015).

Zadeček předchůdců pavouků byl tvořen dvanácti články, které jsou patrné u sklípkošů. Na rozdíl od hlavohrudi je kutikula zadečku měkká. V zadečku se nacházejí části trávicí soustavy, většina dýchací a oběhové soustavy, dále vylučovací ústrojí, reprodukční orgány a snovací žlázy. Snovací žlázy jsou vyvedeny na povrch přes spigoty, které jsou umístěny na snovacích bradavkách. Jsou umístěny na břišní straně 4. a 5. zadečkového článku. Za homologní strukturu je považováno kribelum – příčné políčko před snovacími bradavkami s vývodem kribelových žláz (Kůrka a kol., 2015). U pavouku bez kribela je na tomto místě je tzv. kolulus (Buchar, 1998). Snovací bradavky mohou být jedno- až čtyř článkované (Kůrka a kol., 2015).



Obrázek č. 2: Kalamistrum (zdroj: Foelix 2011).



### 3.2 Pavoučí vlákno

Genové změny vedly k vývoji různých typů vláken s odlišnou chemickou strukturou. Molekuly proteinů hedvábných vláken se tvoří v buňkách výstelky žláz, odtud jsou vylučovány jako tekutina, a přes kanálky jsou tlačeny až do shluku spigot na snovacích bradavkách. Následně ztuhnou do vláken nebo zůstávají jako vláknité kapaliny v závislosti na jejich molekulární struktuře. Vlákna jsou tvořena aminokyselinami. V proteinech se běžně vyskytuje asi 20 aminokyselin, ale pouze 3 z nich: alanin, glycin, serin, tvoří většinu pavoučích vláken. Každá sekvence aminokyselin vytváří jinou trojrozměrnou strukturu proteinu. Vlákno může mít různý vzhled, odolnost a sílu. Může být použito pro různé účely v závislosti na tom, zda je vlákno volně vázané do uzlů či pletiv. Např. struktura vláken hlavních ampulárních žláz dává vynikající pevnost a odolnost proti protržení (Brunetta a Craig, 2010).

U většiny hmyzu mají vlákna velmi jednostrannou funkci. Bourec morušový *Bombyx mori* (Linnaeus, 1758) používá vlákna pro vytvoření zámotku, který chrání kuklu před nepříznivými vlivy. Podobně jednostranný účel mají vlákna larev chrostíků, zakotvující vlákna některých mlžů či chodbičky snovatek (Buchar, 1998).

Obrtel (2005) uvádí, že většině druhů slouží vlákno jako jakési pojistné nebo záchranné lano. Pavoučí vlákno patří k nejtenčím, nejpevnějším a zároveň nejpružnějším materiálům. Jemnost hedvábí se v textilním průmyslu označuje jednotkou denier. Jeden denier je hmotnost devíti tisíc metrů vlákna, vyjádřená v gramech. Hedvábné vlákno bource morušového má jemnost jednoho denieru. Ve srovnání s nejtenčím pavoučím vláknem má jemnost 0,07 denieru. Devět kilometrů tohoto vlákna by vážilo pouhých 0,07 gramu. Další jeho významnou vlastností je pevnost. Zjistilo se, že k přetrhnutí jednoduchého pavoučího vlákna potřebujeme 7,8 gramu na jeden denier. Vlákno bource morušového má pevnost jen 3,7 gramu na denier. Zjištěná byla i nosnost. Pavoučí vlákno se skládá ze dvou pramenů, z nichž každý unese 0,5 gramu. Oba tedy unesou přes jeden gram. Dospělá samička křížáka obecného váží asi 0,6 gramu, takže vlákno je schopno unést její dvojnásobek.

Některé typy vláken odolávají skoro stejné síle jako ocelová vlákna. Na rozdíl od oceli jsou zároveň velmi pružná. Před svým prasknutím pohltní více energie než kterýkoli jiný materiál. Za pevností a zároveň pružností stojí jejich struktura. Jsou tvořeny dlouhými molekulami proteinů zvanými spidroiny. Ty se skládají z alaninů, malých aminokyselin uspořádaných do pevných krystalů. Jsou spojeny aminokyselinou prolin, která se snadno natahuje a tak dodává vláknu pružnost (Kůrka a kol., 2015).

Některé jsou silné jako kevlar, který je 5 krát silnější než ocel při stejné hmotnosti. Kevlar se vyrábí z ropy či uhlí při vysokých teplotách. Pavouk vyrábí svá vlákna při okolní teplotě a oproti kevlaru jsou recyklovatelné a biologicky odbouratelné (Brunetta a Craig 2010).

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že pravděpodobně díky schopnosti produkovat vlákna je skupina pavouků tak bohatá a schopna osídlit téměř všechny typy suchozemských biotopů.

Pavoučí vlákna často využívají nejrůznější živočichové na stavbu hnízd či příbytků (Obrtel, 2005).

### **3.3 Snovací bradavky**

První pavouci měli pravděpodobně čtyři páry snovacích bradavek, ty produkovali jeden typ hedvábí (Brunetta a Craig, 2010). Většina pavouků má tři páry snovacích bradavek a to přední, střední a zadní (viz. Obr. 3). Nacházejí se na břišní straně čtvrtého a pátého zadečkového článku. U fylogeneticky původních skupin byly na každém z článků dva páry snovacích bradavek – přední střední, přední postranní, zadní střední a zadní postranní. Přední střední jsou přítomné jen u sklípkošů (Kůrka a kol., 2015). Stavba bradavek se u jednotlivých

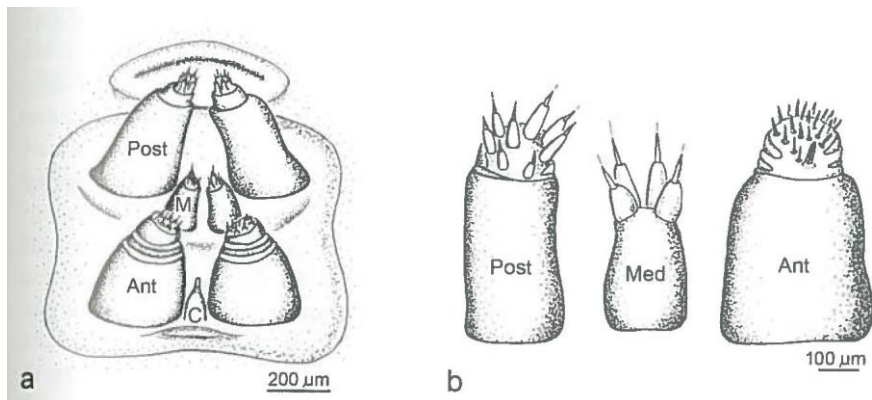
druhů liší (Obrtel, 2005). Snovací bradavky byli u sklípkošů umístěny v pŕlce tĕla, u moderních pavoukŕ jsou posunuty na konec zadečku, pro lepší manipulaci (Brunetta a Craig, 2010). (viz. Obr. 4)

Snovací bradavky jsou obvykle jedno- až dvoučlánekové, i když jsou u pokoutníkŕ rodu *Agelena* nápadně dlouhé. Zadní bradavky slípkánekŕ mohou být tří- až čtyř článekové. Skákavky mají dlouhé trubicovité snovací bradavky, s výjimkou rodu *Micaria*. Charakteristické jsou také výrazné přední snovací bradavky mravčíků rodu *Zodarion*, které vyrŕstávají ze společného podstavce (Kŕrka a kol., 2015).

Obrtel (2005) uvádí, že křížák má jako většina tři páry bradavek. Dvě z nich jsou větší a pokrývají povrch třetí. Oba páry větších bradavek jsou pohyblivé a pavouk je při snování dokáže od sebe oddĕlit a uvolnit prostor pro třetí pár. Křížák má na každé snovací bradavce až pĕt set otvorŕ nesterjné velikosti. Rŕzné druhy otvorŕku odpovídají rŕzným typŕm žlázy. Pavouk nedokáže vyvinout takový tlak, aby mohl vlákno vytlačit a tak si pomáhá zadním párem noh, jimiž vlákno vytahuje.

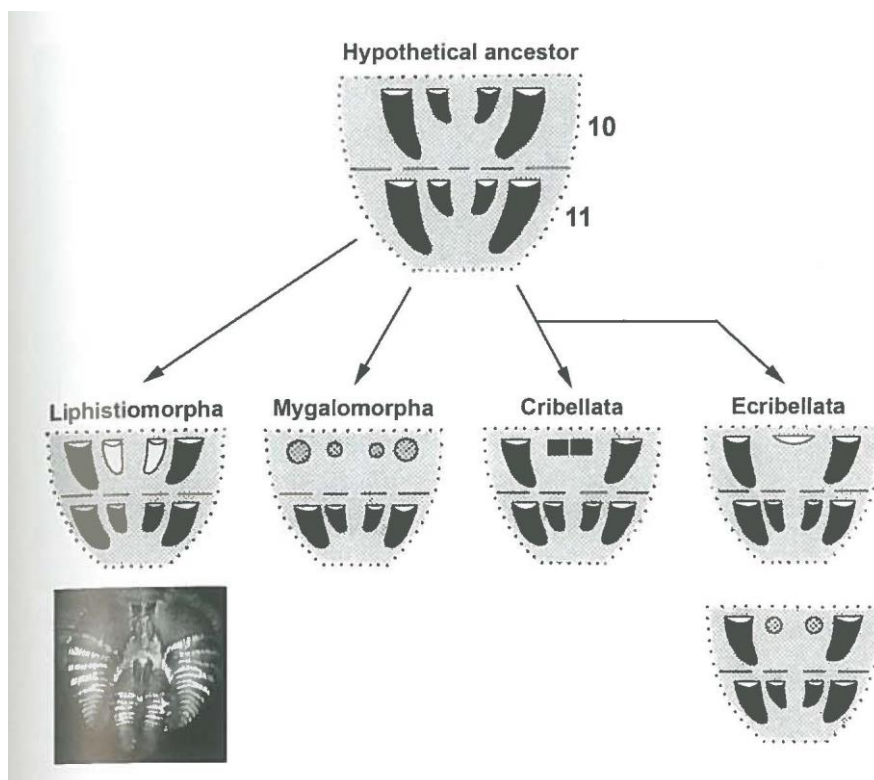
Kŕrka a kol. (2015) uvádí, že za homologickou strukturu je považováno kribelum. Nymfální a prenymfální stadia kribelátních pavoukŕ mají funkční snovací bradavky, umožňují jim tkát vlečná vlákna, ale kribelum nemají. Teprve následující stadia mají kribelum vyvinuté. Do té doby neloví. Samci mají funkční kribelum do subadultního stadia. Po posledním svlékání je redukované, nefunkční a vypadá jako kolulus.

Kribelum neboli sítko je příčná destička, na jejímž povrchu vyŕstŕuje velké množství ultramikroskopických vývodŕ jednobunĕčných kribelových žlázy. Tloušťka tohoto vlákna je 0,000 015 milimetra, co znamená, že je 500 krát tenčí než hlavní ampulární vlákno. Vlákna jsou z kribela vyčesávány klamistrem. Je tvořeno větším počtem stejně velkých a stejně prohnutých brv. Kribelové vlášení je vyčesáváno na vlákna produkovaná na vlákna z normálních snovacích bradavek. Sítko dodává modravý nádech. U pavouku bez kribela je na tomto místě je tzv. kolulus. Nebyli na něm zjištěny žádné snovací žlázy a jeho funkce je neznámá (Buchar, 1998), nachází se např. u skupiny Araneoidea, Thomisidae. Kribelum můžeme najít např. u Eresidae, Uloboridae, Titanoecidae, Dictinidae, Amaurobiidae (Kŕrka a kol., 2015).



Obrázek č. 3: rozdělení bradavek (zdroj: Foelix, 2011).

Obrázek č. 4: Počet bradavek u jednotlivých skupin (zdroj: Foelix, 2011).



### 3.4 Snovací žlázy a jejich evoluce

Snovací žlázy se skládají ze tří částí. Ze štíhlého koncového oddílu, z objemného rezervoáru a dlouhého trubicovitého vnitřního vývodu. Struktura buněk vystylajících jednotlivé úseky žláz je velice odlišná. Buňky koncového přívěsku rezervoáru produkují až 90% proteinové hmoty vláken. Tyto buňky nemají Golgiho aparát. Na rozhraní mezi rezervoárem a vývodem žlázy dochází ke změnám vláknité bílkoviny – fibroinu (Buchar, 1998). Jeden fibroin obsahuje víc než 3000 aminokyselin, je tvořen z částí obsahující 10 až 50 aminokyselin (Foelix, 2011). U fibroinu se snižuje obsah vody a značně se zvyšuje stupeň polymerizace. U křížáků rodu *Nephila* má fibroin v rezervoáru molekulovou hmotnost

30 000, v hotovém vlákne pak 200 000 až 300 000. Další oddíl vývodu je vystlán chitinózní intímou, která vlákno ovlivňuje mechanicky (Buchar, 1998).

Aby pavouci šetřili materiálem a zároveň mohli stavět lehké a pro kořist neviditelné lapací sítě, produkují vlákna tenká do 2  $\mu\text{m}$  v průměru. Část, ve které jsou syntetizovány spidroiny, je většinou trubcovitá. Na počátku je materiál vysoce koncentrovaný 40% roztok spidroinů ve vodě. Díky vysoké koncentraci na sebe proteiny působí nekovalentními vazbami a vzájemně se orientují paralelně k sobě. Uvnitř žlázy tak vznikne tekutý krystal. Tato konzistence je důležitá pro snadnější odchod ze žlázy. Tekutý krystal roztoku spidroinů se mění v pevné vlákno ve vývodním kanálku žlázy. Pomocí třecích sil v něm dochází k natahování molekul do vlákna. Další jeho funkcí je dehydratace materiálu a resorbce vodíkových iontů (Kůrka a kol., 2015), čímž se zvyšuje pH v lumenu. Kyselé prostředí napomáhá tvorbě hedvábí. Vnitřní valva sevře vlákno, když vychází ven přes elastické „rty“ na snovacích bradavkách a odstraní poslední zbytky vody z vlákna (Herberstein, 2011).

K dehydrataci u některých typů žláz napomáhá tvar kanálku, který je složen do tří paralelních ramének, uzavřených do společného obalu. Z ramének blíže vývodu žlázy jsou aktivně pumpovány kationty. Takto zvýšená koncentrace solí ve společném obalu vede k tomu, že se z raménka nejbližší sekreční části žlázy se stěnami propustnými pro malé molekuly bez spotřeby energie odčerpá voda, aby vyrovnala rozdíl osmotických tlaků. Pavouk zvýšením tlaku v zadečku vytlačí materiál až do otvoru spigotu. Poté se dotkne koncem spigotu podkladu nebo vlastní nohy a začne materiál ze žlázy aktivně vytahovat (Kůrka a kol., 2015). Spigoty jsou duté chlupy složené ze dvou částí, základní část je širší než koncová. Drobné spigoty se nacházejí na vývodech pirifomních a aciniformních žláz (Buchar, 1998).

Ve snovacích žlázách je většinou více než jedna sekreční zóna. Každá zóna syntetizuje jiný produkt, zóna dále od vývodu žlázy produkuje dřeň vlákna, blíže vývodu produkuje ochranný obal. Sekreční buňky nejbližší vývodu na vlákno aplikují feromony. Žlázy produkující velké množství materiálu za krátkou dobu mají část sekreční zóny rozšířenou do zásobní ampuly (Kůrka a kol., 2015).

Kůrka a kol. (2015) uvádí, že snovací žláza může mít až čtyři sekreční zóny, přičemž každá vyrábí nejméně dva různé produkty. Kvalita výsledného vlákna může být ovlivněna potravou, teplotou nebo rychlostí snování. Proto existuje velká variabilita vláken různých vlastností a slouží různým účelům.

U samců řady rodů se kromě snovacích bradavek tvoří protein na tvorbu vlákna i v tzv. epigastrické žláze, která se nachází před pohlavním otvorem a podílí se na tvorbě tzv.



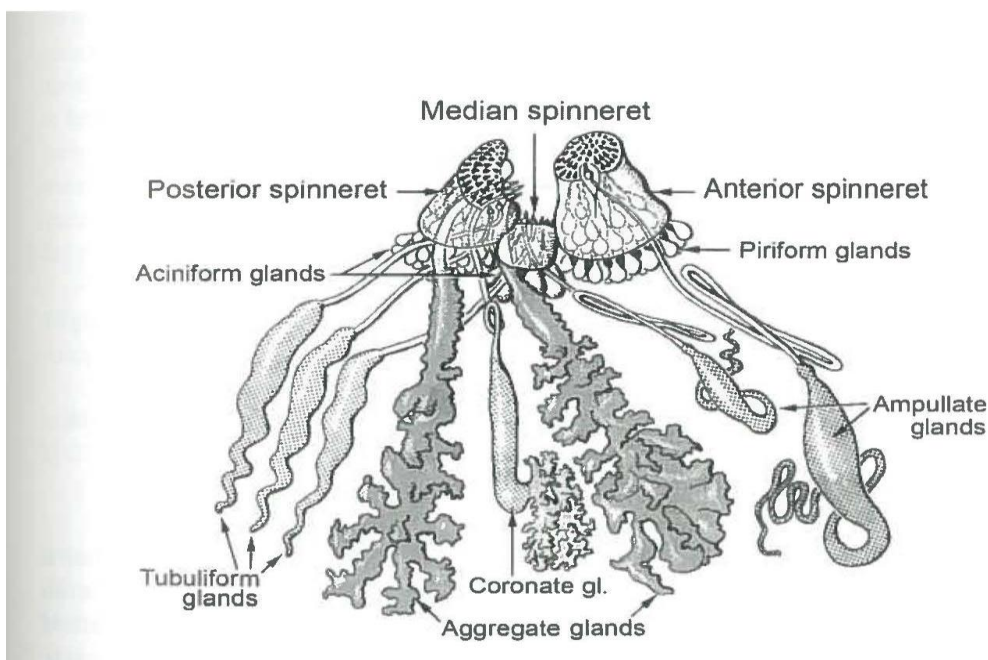
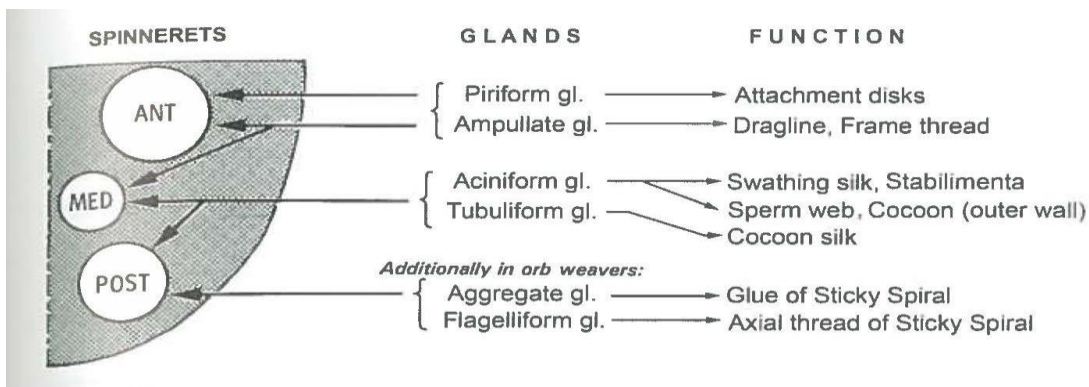
spermatické síťky na přečerpání ejakulátu z pohlavního otvoru do kopulačních orgánů (Kůrka a kol., 2015).

Lepovky mají v hlavohrudí jedovou žlázu, která také produkuje protein tuhnoucí do podoby lepkavého vlákna, který stříkají na kořist (Kůrka a kol., 2015). Jejich celicerové žlázy se vyvinuli z epidermální invaginace (Herberstein, 2011).

Hlavní snovací žlázy se u pavouků nacházejí na konci zadečku. U fylogeneticky původních skupin, jako sklípkoši a sklípkaní, jsou málo diferenciované a specializované. Větší žlázy vytvářejí delší pevnější vlákna, menší žlázy pak krátké pásy vláken na pokrývání povrchů, nebo produkci lepidla (Kůrka a kol., 2015).

Někteří dvouplícní mají až sedm typů žláz – aciniformní, tubuliformní, piriformní, velké ampulární, malé ampulární, flageliformní a agregátní žlázy (viz. Obr. 5). Jednotlivé typy mají odlišný charakter chemických a fyzikálních vlastností. Ještě významnější jsou vnitrodruhové a individuální variace ve složení, struktuře a vlastnostech pavoučího vlákna. Strukturu vlákna ovlivňuje potrava a s ní související aminokyselinová kompozice a chemické složení. Dále pak klimatickým podmínkám prostředí, dostupnosti kořisti, kondice jedince a rychlost vytlačování vlákna ze snovacích bradavek. Kontrola nad snovacími žlázami a bradavkami pomocí svalů a nervů, umožňuje regulovat průměr vlákna, a také rychlost jakou je vlákno vytlačováno. To ovlivňuje mechanické vlastnosti výsledného vlákna (Herberstein, 2011).

Chyby v přepisu DNA umožnily vznik nových typů žláz, avšak dějí se jen velmi zřídka. Buňky hedvábných žláz se nepředávají z rodiče na potomka. Důležité změny se dějí během reprodukčního procesu, při produkci pohlavních buněk. Všechny změny v pořadí aminokyselin snižují šanci na přežití organismu. Předek sklípkanů a dvouplícních vlastnil jen malý počet úzce souvisejících genů na produkci hedvábných vláken (Brunetta a Craig, 2010).



Obrázek č. 5 : typy žláz jejich umístění a funkce (zdroj: Foelix, 2011).

### 3.4.1 Typy žláz

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že každý pavouk má několik typů snovacích žláz, přičemž každý typ produkuje hedvábní jiného chemického složení, jiných mechanických vlastností a slouží k jiným účelům. Maximum je devět typů snovacích žláz zjištěných u některých pakřížáků. Nadčeleď Araneoidea mohou mít až sedm druhů žláz, produkující šest typů vláken a jedno lepidlo (Herberstein, 2011). Obrtel (2005) uvádí, že všechny typy vláken jsou složeny nejméně ze dvou pramenů, které se ve výsledném vlákně spojují.

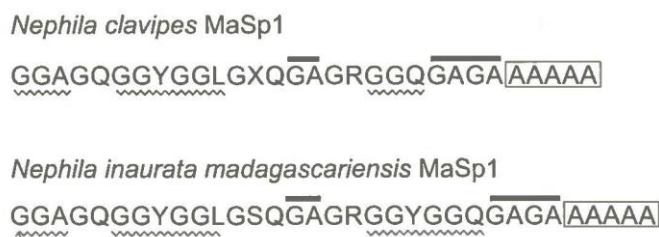
### 3.4.1.1 Velké ampulární žlázy

Velké ampulární žlázy jsou většinou jeden pár velkých žláz, ústící na předních bradavkách. Produkují dlouhá pevná a pružná vlákna schopna pohltit značnou kinetickou energii. Tato vlákna za sebou zanechávají všude, kde se pohybují, jako tzv. vlečná vlákna, která jim slouží při spouštění dolů a šplhaní zpět. Vlečná vlákna na sebe často nesou feromony a slouží tak ke komunikaci mezi jedinci stejného druhu (Kůrka a kol., 2015). Až 16 000 druhů využívá ampulární žlázy na zosnování únikového vlákna a jsou schopni na něm i viset (Brunetta a Craig 2010).

Dále je pavouci využívají jako nosná vlákna lapacích sítí, pro šíření větrem, ke znehybnění kořisti a jsou hlavní složkou babího léta (Kůrka a kol., 2015). Hedvábí produkované hlavními ampulárními žlázami je složené z proteinů, kódované alespoň dvěma geny. Hlavní ampulární vlákna byla podrobena většině výzkumů, máme tedy o nich nejkompaktnější informace o genetickém základu, fyzikálních vlastnostech, o procesu tvorby vláken a jejich potencionální aplikaci (Herberstein, 2011). Předci, jako i současní zástupci *Araneidae*, produkují vlákna hlavních ampulárních žláz. Sklípkoši a sklípkaní produkují ve svých žlázách víc než jeden typ proteinu, stejně tak i pavouci spřádající kruhové sítě produkují dva typy proteinů v hlavních ampulárních žlázách (Brunetta a Craig 2010), a to hlavní ampulární spidroin 1 – MaSp1 a hlavní ampulární spidroin 2 – MaSp2. Skládají se z opakujících se peptidů, ty jsou olemované neopakujícími se peptidy (tzv. C a N zakončení). Opakující se části MaSp1 pozůstávají z poly GA, poly A, poly GGX (G-glycin, A-alanin, X-jiná AMK). Části poly GA a poly A jsou hlavní složkou krystalizující částí  $\beta$  – plachetek, díky nim je vlákno pevné. Triplet GGX se váže mezi krystalické a nekrystalické části. Opakující se části u MaSp2 se skládají z GPGXX a GPGQQ (P-prolin, Q-glutamin) (viz. Obr. 6). Jsou hlavní složkou  $\beta$  – lapacích spirál, vlečného vlákna a jsou zodpovědné za jeho roztažitelnost. Neopakující se C zakončení v MaSp1 je zapojené do přeměny z kapaliny na krystaly. Funguje to při udržení kapalného spidroinu, nebo pro vytvoření disulfidových vazeb ke stabilizaci sousedních peptidů. Funkce neopakujícího se N zakončení v MaSp1 není doposud známa, ale možná je jeho funkce signální při sekreci spidroinů do lumenu z hlavních ampulárních žláz (Herberstein, 2011).

Vlákna MaSp2 nejsou tak pevná jako MaSp1, ale jsou elastičtější. MaSp2 se pravděpodobně vyvinulo z MaSp1. Mají podobné proteiny, takže do sebe lehko zapadají a proto je hlavní ampulární vlákno tak pevné. Ve spidroinu MaSp1 se základní sekvence

opakují, to mohlo postupně vést k malým chybám v zápisu a následnému vzniku spidroinu MaSp2 (Brunetta a Craig 2010).



Obrázek č. 6: sekvence aminokyselin hlavních ampulárních žláz u dvou druhů nefil (zdroj: Brunetta a Craig 2010)

Mnoho pavouků čeledí Araneidae, Nephilidae, Theridiidae mají změněné aminokyselinové kompozice, za různých podmínek okolního prostředí. Změna typu hlavních ampulárních žláz, může nastat ve dvou fázích vzniku: při genové posttranskripční úpravě, nebo kompletací hedvábného proteinu. Existují tři hlavní hypotézy odpovědné za hedvábní variace (Herberstein, 2011).

### **Hypotéza posttranskripční úpravy**

Vědci zjistili, že složení aminokyselin ve vlečném vlákně u *Argiope argentata* (Fabricius, 1775), se liší po konzumaci různých typů kořisti. Může to být způsobené jinou posttranskripční úpravou, nebo odlišnou expresí genu (Craig a kol., 2000). Hypotéza posttranskripční úpravy se jevila jako pravděpodobná, protože flageliformní hedvábí u pavouků s kruhovými sítěmi z nadčeledi Araneoidea, je kódováno jedním lokusem s více exony a introny. Vědci objevili různé formy MaSp1 u pavouka *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767). Objevili také inter- a intra- individuální rozdíly v MaSp1 u *Nephila pilipes* (Fabricius, 1793). Rozdíly byly jak v neopakujících se C- zakončeních tak i v opakujících se oblastech, takže bylo pravděpodobné, že jsou to právě alelické varianty. Všechny tyto výsledky naznačují, že každý pavouk s kruhovými sítěmi z Araneoidea má několik různých forem MaSp1 (Herberstein, 2011).

### **Hypotéza rozdílné exprese hedvábného genu**

Craig a kol. (2000) uvádějí další hypotézou o expresi různých genových systémů. Je podpořená molekulárními geny velkých ampulárních žláz. Byli zkoumány geny MaSp1 a MaSp2 pavouka *Latrodectus hesperus* (Chamberlin a Ivie, 1935). Oba geny byly neobvykle

velké a byly uloženy v jediném axonu. Zjistili, že spidroin MaSp1 je kódován vícero lokusy, to může vést k vytvoření různých proteinů. Vlákna obsahující méně proteinu MaSp2 se stala tužší a méně pružná. Geny MaSp1 a MaSp2 jsou u pavouků s kruhovými sítěmi ovlivněny jejich potravou. Vzhledem k tomu že spidroin MaSp2 je energeticky velmi náročný na výrobu, při nedostatku živin a základních chemických látek to může vést ke snížení jeho produkce. Dálším následkem mohou být změny mechanických vlastností vlečného vlákna. Příliš velká produkce MaSp2 také ovlivňuje pevnost a elasticitu vlečného vlákna. Stále není jasné, jak dokážou pavouci regulovat výrobu proteinů. Jednou z možností je modulace genově specifických transkripčních faktorů. Druhou z možností je kontrola syntézy klíčových aminokyselin, jako je prolin (Herberstein, 2011).

### **Hypotéza shromažďování hedvábných proteinů**

Chemické složení vláken není jediným faktorem ovlivňujícím mechanické vlastnosti vlákna. Nedávné výzkumy naznačují, že odlišné hedvábné proteiny mohou značně ovlivňovat vlastnosti hlavních ampulárních žláz. Hlavní ampulární vlákna se neliší průměrem, ani aminokyselinovým složením. Vlákna vystavena silnějším povětrnostním podmínkám jsou silnější, což naznačuje, že ne všechny změny v mechanických vlastnostech jsou ovlivněny jinými hedvábnými geny. Vítr může také ovlivnit vlastnosti vlákna. Mechanické vlastnosti hlavních ampulárních žláz nejsou určeny jen relativním množstvím MaSp1 a MaSp2 proteinů, ale také tím, jak jsou sestaveny. Během procesu spřádání kruhových pavučin, se zdá, že pavouci mohou ovlivnit relativní množství MaSp1 a MaSp2 proteinů a také jejich sestavení. Molekuly MaSp1, které byly uspořádány homologičtěji, usnadnili tvorbu krystalických oblastí a tím zlepšili i mechanické vlastnosti hedvábí. Naopak, biochemická povaha molekul proteinu MaSp2 a MaSp1, ovlivňuje jejich zarovnání a formování do krystalů. Teoreticky je mnohem rychlejší úprava mechanických vlastností hlavních ampulárních žláz, fyziologickým přeskupením MaSp1 a MaSp2 molekul, než jejich genetická změna. Další vliv na hedvábí má způsob spřádání a také pH v kanálu žlázy. Rychlost spřádání má velký vliv na uspořádání molekul v řetězci, to následně ovlivňuje mechanické vlastnosti. Někteří výzkumníci předpokládají, že pavouk je schopen ovlivnit pH kanálu v místě, kde dochází k přeměně z tekutého na pevné vlákno. Taková modulace pH může ovlivnit interakce mezi MaSp1 a MaSp2 a ovlivnit tak tvorbu krystalické struktury (Herberstein, 2011).

V roce 2008 vědci objevili v DNA rodu *Nephila* dva téměř totožné geny pro MaSp1. Druhý gen zřejmě vznikl během crossingoveru. To mohlo vést ke zvýšené produkci proteinu

hlavních ampulárních žláz a také ke zvlnění vláken. Tím získaly vyšší pružnost vláken bez ztráty pevnosti (Brunetta a Craig 2010).

#### 3.4.1.2 Malé ampulární žlázy

Všichni ze skupiny Orbiculariae, mají malé ampulární žlázy (Brunetta a Craig 2010). Většinou je to jeden pár velkých žláz ústící na středních bradavkách. Produkují dlouhá, pevná a tuhá vlákna (Kůrka a kol., 2015). Produkují podobné aminokyselinové sekvence jako velké ampulární žlázy, ty ale mají víc molekul alaninu, proto jsou i silnější (Brunetta a Craig 2010). Kribelátních pavouci, kromě pakřižáků, mají zvlněná vlákna, na která pavouk vyčesává kribelové vlášení. Pavouci skupiny Aranoidea je používají pro přemostování dvou míst na vegetaci a při stavbě tzv. provizorní spirály, tedy lešení pro pokládání lepidivé spirály (Kůrka a kol., 2015). Vlákna malých ampulárních žláz jsou složena alespoň ze dvou genů (Herberstein, 2011).

#### 3.4.1.3 Pyrifornní žlázy

Pyrifornní žlázy se nacházejí u všech pavouků větve Orbiculariae (Brunetta a Craig 2010). Velké množství malých žláz produkujících mnoho tenkých vláken pokrytých rychle schnoucím lepidlem (Kůrka a kol., 2015). U všech pavouků se nacházejí na předních postranních snovacích bradavkách (Netwing, 1987). Jejich úlohou je spojovat vlákna ampulárních žláz nebo je ukotvovat k podkladu (přichytné terče). U třesavek vznikly z pyrifornních žláz další specializované typy produkující lep a adhezivní zploštělá vlákna (Kůrka a kol., 2015). Sklípkoši a sklípkaní za sebou z vláknem těchto žláz zanechávají neviditelnou stopu (Brunetta a Craig 2010).

#### 3.4.1.4 Aciniformní žlázy

Aciniformní žlázy můžeme najít u všech dvouplicních pavouků, takže jsou zřejmě původní (Brunetta a Craig 2010). Velké množství malých žláz ústících na středních a zadních bradavkách (Netwing, 1987). Produkují mnoho suchých tenkých vláken, která slouží k zabalování kořisti a k tvorbě stěn úkrytů (Kůrka a kol., 2015). Samec je využívá ke stavbě spermatické sítě, samice k zabalení snášky (Brunetta a Craig 2010). Křižáci je používají pro volné spoje mezi radiálními vlákny a lepidivou spirálou - proklouzávání spirály skrz spoje zvyšuje její elasticitu při nárazu kořisti (Kůrka a kol., 2015). Někteří je používají i na tvorbu dekorací na pavučinách. Hlavní složkou je aciniformní spidroin 1 – AcSp1. Od ostatních proteinů se odlišuje tím, že je složen z velmi podobných opakujících se sekvencí. I když se

zdá, že komponentů na krystalizaci má relativně málo, jejich odolnost je o 50% vyšší než u hlavních ampulárních vláken (Herberstein, 2011). Pokoutníci pokrývají své sítě spleť aciniformních vláken, do kterých se zaplétá kořist. Mají proto prodlouženy zadní snovací bradavky poseté vývody těchto žláz (Kůrka a kol., 2015).

#### 3.4.1.5 Tubuliformní (cylindrické) žlázy

Jsou přítomné pouze u dospělých samic entelegynních pavouků, u primitivních entelegynních pavouků se nevyskytují. Jedná se o několik párů velkých trubicovitých žláz (Kůrka a kol., 2015). Ústí ve velkých spigotech, na středních a zadních bradavkách (Netwing, 1987). Produkují dlouhá, tlustá, hydrofobní, často barevná vlákna sloužící k ochraně snášky vajíček (Kůrka a kol., 2015). Hlavním genem je tubulární spidroin 1 - TuSp1 (Herberstein, 2011).

#### 3.4.1.6 Lapací vlákna kribelátních pavouků

Kribelátní pavouci produkují chomáčky extrémně tenkých vláček o průměru 0,01 – 0,03  $\mu\text{m}$ . Nazývají se kribelové vlášení a jsou produkovány stovkami až desítkami malých kribelových žláz ústících na kribelu. Díky jejich velkému množství a bohatému zastoupení hydrofilních aminokyselin dokážou s povrchem těla kořisti vytvořit dostatek van der Waalových a vodíkových vazeb, aby kořist udržely. Jsou ale jemná a potřebují podpurný materiál. Tím jsou vlákna parakribelová, malá ampulární a pseudoflageliformní. Aby pavouk vytvořil lapací pás ze čtyř hedvábí, využívá kalamistrum. Nejprve jim nabere chomáček adhezivních vláken z kribela, poté z parakribela a pár vláken z malých ampulovitých žláz. Materiál je vyčesáván a kondenzován do smyček. Takto vyčesaný pás pokládá na napnutá vlákna z pseudoflageliformních žláz ústících na zadních snovacích bradavkách (Kůrka a kol., 2015). Pseudoflageliformní hedvábí nadčeledi Deinopoidae je elastičtější, než hedvábí hlavních ampulárních žláz (MaSp2). Pseudoflageliformní vlákna nemají triplety GPG jako MaSp2, jsou ale bohatší na glycin a proto se lépe roztahují. Mnoho pavouků s horizontálními sítěmi nedokážou produkovat kribelátní vlákna až do prvního svlečení. Pak začnou stavět kruhové sítě, které však nedokážou pokrýt kribelovým vlášením a tak používají aciniformní hedvábí (Brunetta a Craig 2010). Kribelátní vlákno s kribelovým vlášením je suché a při namočení ztrácí své lepidivé vlastnosti (Blackledge a kol., 2010). Kribelátní suchá vlákna jsou poměrně tuhá, ale mohou se zhruba o 30% jejich délky natáhnout (Foelix, 2011).

### 3.4.1.7 Lapací vlákna araneoidních (ekribelátních) pavouků

Pavouci skupiny Araneoidea nanášejí na lapací vlákna lep. Oproti vláknům kribelátních pavouků je toto vlákno s lepivými kapkami adhezivnější, produkce je rychlejší a jsou energeticky méně náročná. Síť s lepem však vlivem větru, deště, rosy a cizorodých předmětů rychle degradují. Proto je musí pavouci každý den obnovovat, aby tím neztráceli mnoho esenciálních aminokyselin a vody, starou síť před stavbou nové sežerou. Některé skupiny araneoidních pavouků od tvorby lepu upustili. Vlákna s lepem jsou tvořena dvěma typy žláz. Osová vlákna produkuje pár flageliformních žláz na zadních bradavkách, které jsou homologické s pseudoflageliformními žlázami kribelátních pavouků. Každý z vývodů těchto žláz je obklopen dvěma vývody zcela nových agregátních žláz, které vlákno pokrývají vrstvou lepu (Kůrka a kol., 2015). U těchto pavouků došlo k vývoji agregátních žláz a k pohlcení kribela (Brunetta a Craig 2010).

Vlákna flageliformních žláz jsou dlouhá, extrémně pružná s průměrem jen 1 až 2  $\mu\text{m}$ . Jsou schopná proměnit kinetickou energii na teplo, takže po náraze není hmyz katapultován zpět, ale zůstane v síti. Rovnoměrně nanášená vrstva tekutiny na vlákno se ustálí do kapek konstantní velikosti a rozestupů. Uvnitř kapky, okolo flageliformních vláken, je prstenec silně adhezivních glykoproteinů. Ten je obklopen roztokem hygroskopických organických solí zabraňujících vysychání. Na povrchu je lipidová blanka. Glykoproteinové prstence mohou po vlákně klouzat a tak udržet chycenou kořist při snaze uniknout (Kůrka a kol., 2015).

Vlákna zůstávají mokrá, protože čerpají tekutinu se vzdušné vlhkosti. Rozptylují světlo to dává síti lesk a láká tím hmyz. Tento protein je lepkavější než kribelátní vlákna. Flageliformní vlákno je, v závislosti na druhu, dva až šestkrát pružnější než pseudoflageliformní vlákna, protože obsahují ještě více glycinu (Brunetta a Craig 2010), mohou být natažena až o 300% jejich délky (Foelix, 2011). Pseudoflageliformní vlákna používají pavouci tkající horizontální síť a flageliformní používají pavouci s vertikálními sítěmi. Flageliformní vlákna umožňují chytat i rychle létající hmyz. Jejich hlavní výhodou je pružnost a také že nimi světlo prochází a pro hmyz se tak stávají neviditelnými (Brunetta a Craig 2010).

U snovaček došlo k funkční diferenciaci agregátních žláz. Pouze jeden pár produkuje pomalu schnoucí lep umístěvaný na síť, druhý pár začal produkovat rychle schnoucí lep, který snovačka vrhá pomocí ozubených trnů na tarzech na nebezpečnou kořist, dříve než jí kousne a vpraví do jejího těla jed (Kůrka a kol., 2015).



## **3.5 Plasticita hedvábí**

### **3.5.1 Vnitrodruhová variabilita ve vlastnostech hedvábí**

Studie na vnitrodruhové rozdíly v pavoučích vláknech jsou zaměřené na velké ampulární vlákna a v omezené míře na agregátní vlákna. Výzkum vlečného vlákna u devíti populací *N. pilipes*, zjistil značné variace v aminokyselinovém složení vláken. Mezi různými populacemi se aminokyselinové složení lišilo až o 37% u glutaminu, 25% u prolinu a o 17% u alaninu. U čtyř populací s devíti se zkoumalo i složení kořisti, zjistil se významný rozdíl v podílu jednotlivých konzumovaných hmyzích skupin. Vědci se domnívají, že právě kvůli tomu jsou takové interpopulační rozdíly ve vláknech. Potvrdilo se, že pavouci jsou schopní upravit aminokyselinové složení vlákna v závislosti na různých typech kořisti (Herberstein, 2011).

### **3.5.2 Individuální plasticita vlastnosti hedvábí**

Strukturální a materiálové vlastnosti vlákna určují, jak efektivně síť kořist zachytí. Empirické důkazy ukazují, že pavouci s kruhovými sítěmi, za určitých abiotických a biotických podmínek vykazují plasticitu v různých vlastnostech hlavních ampulárních a agregátních vláken (Herberstein, 2011).

### **3.5.3 Plasticita hlavních ampulárních žláz ovlivněna abiotickými faktory**

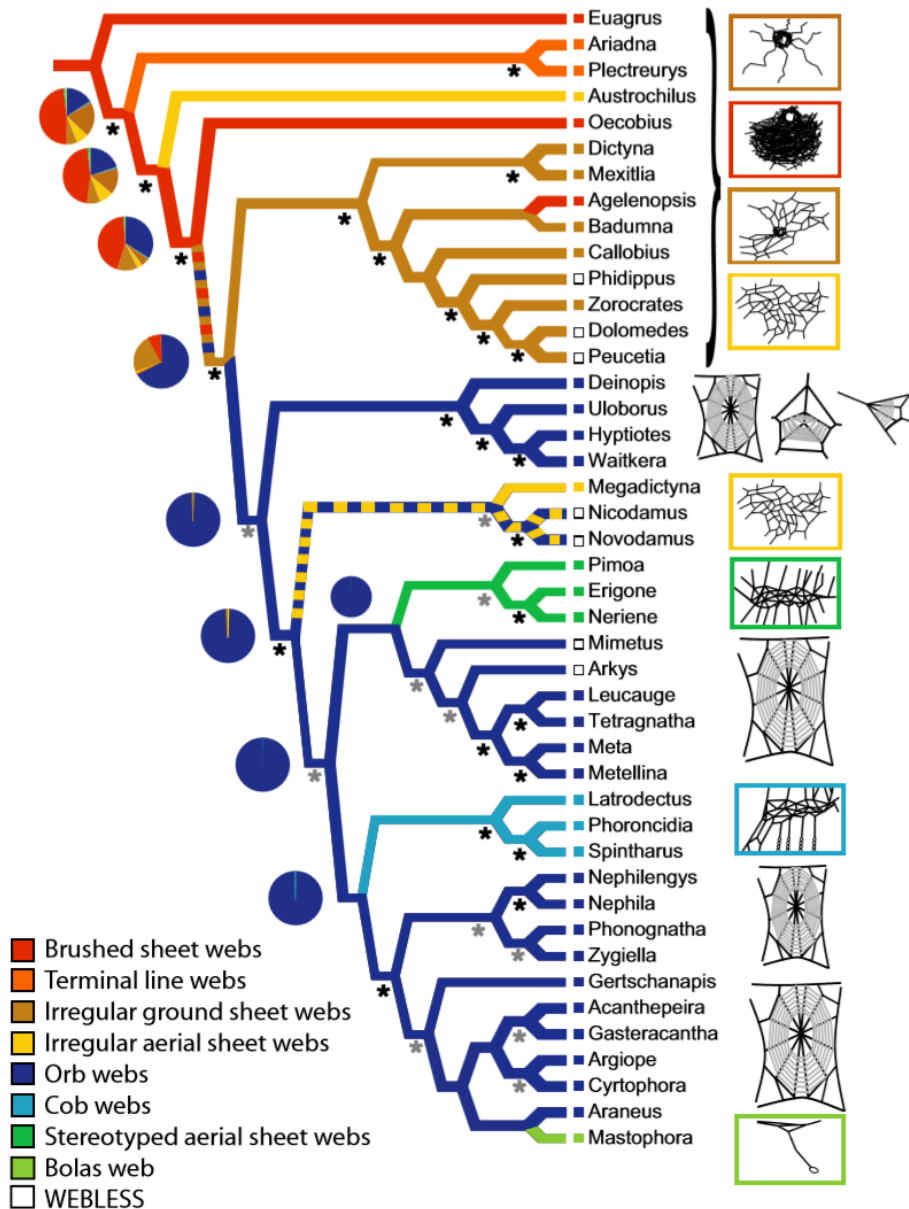
Již delší dobu se ví, že pavouci s kruhovými pavučiny čeledí Araneoidea a Nephilidea, jsou schopni upravit mechanické vlastnosti, na základě abiotických faktorů prostředí. Vědci zjistili, že vlečná vlákna *Argiope trifasciata* (Forsskål, 1775), vykazovali vyšší odolnost při lezení svisle než při lezení horizontálně. Také zjistili, že druhu *Araneus ventricosus* (Koch, 1878), produkuje pevnější vlečná vlákna, pokud je vzdálenost mezi jeho sítí a zemí větší (Herberstein, 2011). Když pavouk sestupuje z vyššího bodu směrem dolů, postupně se složení vlečného vlákna liší (Ortlepp a Gosline, 2004). V současnosti není jasné, jak vytvářejí takové změny mechanických vlastností, ale jedním způsobem je změna tloušťky. Uvádí se, že když se u *Araneus diadematus* (Clerck, 1757), s kruhovou pavučinou, uměle zvýší jeho hmotnost, pavouk zpočátku zvyšuje průměr radiálních vláken a následně zdvojnásobuje, až ztrojnásobuje počet radiálních vláken na pavučině (Herberstein, 2011). Průměr vlákna je určen valvou (Ortlepp a Gosline, 2004). Valva je neurálně řízena, což umožňuje pavoukovi aktivně manipulovat s průměrem vlákna, v různých podmínkách. Vzhledem k tomu že síla vlákna proti přetržení, je přímo úměrná s jeho průměrem, může to výrazně ovlivnit výslednou

sílu pavučiny. Bylo prokázáno, že vítr ovlivňuje rychlost spřádání a také sílu výsledného vlákna. Ovlivňuje orientaci a uspořádání molekul spidroinu, když je vlákno vytahováno při vyšší rychlosti. Vědci zjistili, že vítr indukuje malého pavouka *Cyclosa mulmeinensis* (Thorell, 1887), produkovat vlákna vyšší pevnosti a pružnosti. Vzhledem k tomu, že tento druh žije v pobřežních oblastech, značně to snižuje poškození jeho pavučin větrem. Pavouk zřejmě mění mechanické vlastnosti vláken tím, že fyziologicky mění uspořádání MaSp1 a MaSp2 proteinů (Herberstein, 2011).

#### **3.5.4 Plasticita hlavních ampulárních žláz ovlivněna biotickými faktory**

Množství kořisti má vliv na mechanické vlastnosti vlákna. Když byl pavouk *Nephila edulis* (Labillardière, 1799) asi měsíc bez jídla, elasticita jeho vlákna se výrazně snížila (Herberstein, 2011). Potom co se u *Argiope keyserlingi* (Karsch, 1878) změnila potrava z včel na cvrčky, výrazně se změnil i podíl serinu v hedvábí (Craig a kol., 2000). Vzhledem k tomu že serin není hlavní aminokyselinou ve vláknu, ekologický význam této změny není dosud jasný. Podobný pokus byl proveden u *N. pilipes*, s mouchami a cvrčky, vlákna pavouka krmeného cvrčky obsahovaly vyšší procento prolinu a nižší procento alaninu. Tyto změny vedli k silnějším vláknům, protože hlavní komponenty sekundární struktury určují mechanické vlastnosti vlákna. Studie zjistily, že pavouci dokážou přizpůsobit mechanické vlastnosti vláken, různým typům kořisti. U pavouka *N. pilipes* krmeného cvrčky se průměr vlákna zvýšil o 30%, oproti pavoukovi krmenému mouchami. Plasticitu vláken můžeme pozorovat i u pavouků s trojdimenzionálními sítěmi, jako u cob web pavouků. U pavouka *Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841), použili cvrčky a svinky. U pavouků krmených cvrčky byla nosná vlákna silnější, pevnější a odolnější proti protržení. Při jiných studiích bylo zjištěno, že různou kořistí se změnili mechanické vlastnosti vlákna, ale aminokyselinové složení se nezměnilo. Tyto výsledky naznačují, že pavouci s kruhovými sítěmi dokážou upravit svoje vlákna v závislosti na potravě. K tomu může dojít kvůli jejich alternativním mechanismům, které mohou mít vliv na mechanické vlastnosti sítě nebo i na složení proteinů tvořících vlákno (Herberstein, 2011).

### 3.6 Typy pavučin

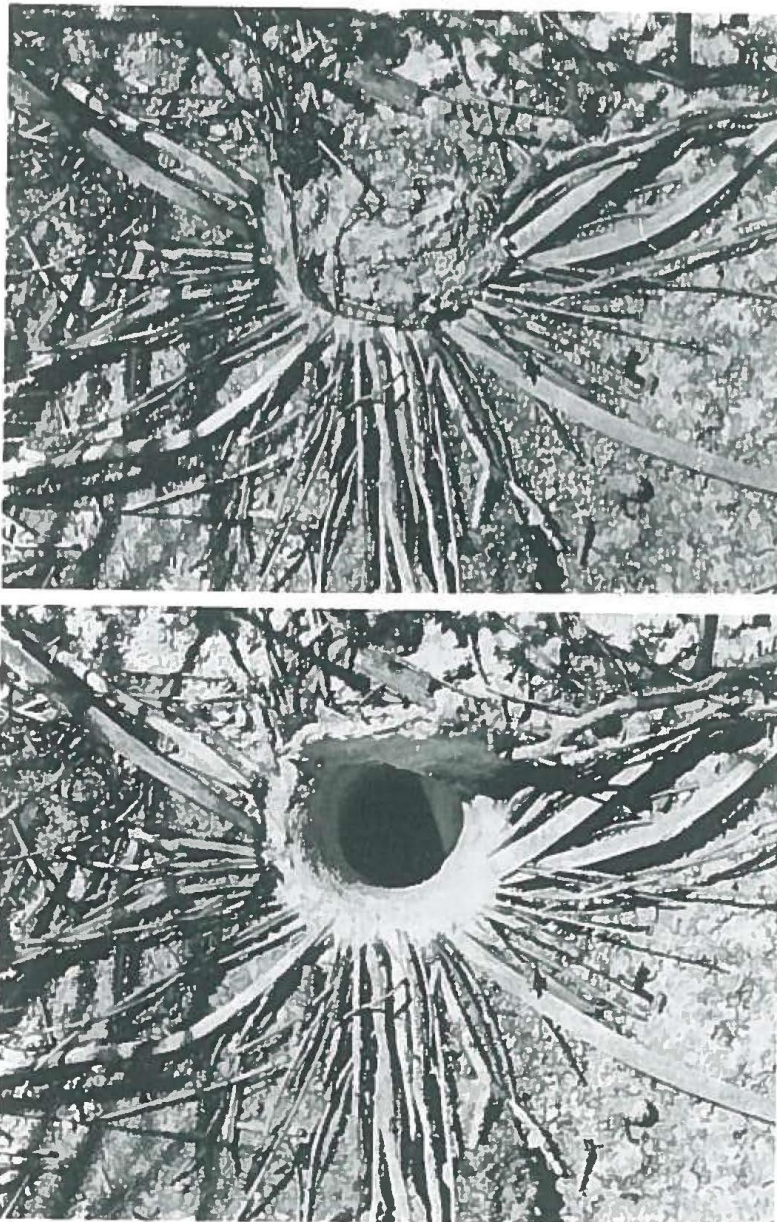


Obrázek č. 7: popisuje vývoj jednotlivých typů pavučin (zdroj: Blackledge a kol. 2010)

#### 3.6.1 Lapací trubice a nora s ústím se signálními vlákny

Hlavní prvkem těchto typů pavučin je hedvábní lemování před vstupem do nory, v půdě nebo v dutém stromě. Tímto způsobem loví bazální sklípkoši a sklípkaní (viz. Obr. 8), pavouci čeledi segestrovití (Segestriidae) a čeledi slíd'ákovití (Lycosoidae). Vstup do nory může, ale nemusí být obstarán víkem. Často jsou modifikovaná. Od vchodu vybíhají různá vlákna, plachetky, trychtýře či sloupce. Vibrace, které po vkročení na tyto vlákna způsobí

kořist, pavouka upozorní (Coddington a Levi, 1991). Nora je u segester ve spáře stromu či skály má od ústí paprscitě vyběhající signální vlákna vyzdvižená na drobných sloupcích. U stepníkovitých (Eresidae) je ústí vertikální nory překryto stříškou, ze které vyběhají vlákna vybavená kribelovým vlášením. U cedivkovitých (Amaurobiidae) jsou vlákna vyběhající od ústí nory také vybavená krybelovým vlášením (Kůrka a kol., 2015). Pavouci čeledi sklípkánkovití (Atypoidea) loví pomocí dlouhé trubice v ní se ukrývají a loví hmyz, který se dostane na vrch trubice. Pavouci čeledi Dipluridae mohou mít plachetku proměněnou v trychtýř o velikosti až 600 cm<sup>2</sup> (Herberstein, 2011).



Obrázek č. 8: Trubicovitá nora s padacími dveřmi (zdroj: Foelix, 1996).

### 3.6.2 Kruhová síť

Původně byli kruhové sítě společným znakem pro celou větev Orbiculariae (Kůrka a kol., 2015). Dnes existují čtyři hlavní čeledi sprádjící kruhové sítě a to pakřížákovití (Uloboridae), křížákovití (Araneidae), čelistnatkovití (Tetragnathidae), nefilovití (Nephilidae) (Coddington a Levi, 1991). Hlavními částmi jsou kotvící vlákno, rám sítě, radiální vlákna a spirála (viz obr. 9). Radiální vlákna a rám jsou vždy ze suchých vláken, spirála je buď ze suchých křebelových vláken (Uloboridae, Deinopidae), nebo lepkavých vláken (Araneidae, Tetragnathidae, Nephilidae). Pavouk obvykle čeká na kořist uprostřed sítě (Herberstein, 2011), jako u pakřížáků, čelistnatek a některých křížáků (Kůrka a kol., 2015). Existuje několik výjimek jako rod *Zygiella*. Jedinci tohoto rodu čekají mimo síť, se sítí je spojené signální vlákno aby mohl pavouk detekovat vibrace sítě (Herberstein, 2011).

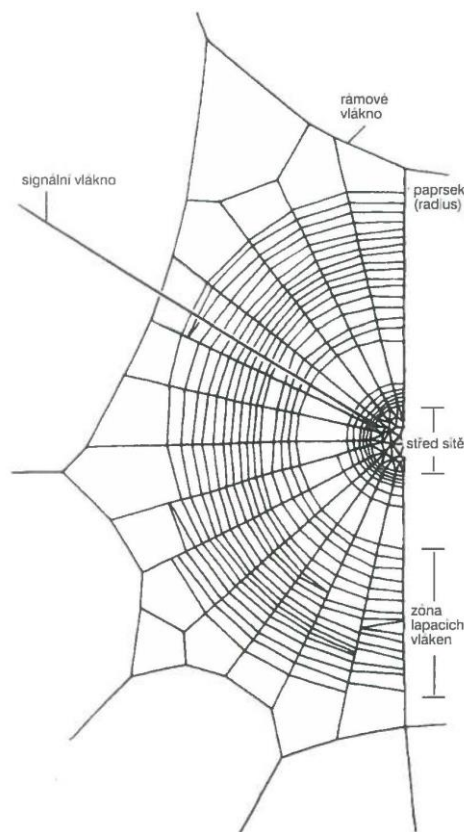
Základem kruhové sítě je rám uvnitř něho jsou napnuta radiální vlákna sbíhající se do středu. V horní části jsou méně hustá než v dolní a jejich počet je druhově specifický. Ukotvovací vlákna, rám i radiální vlákna jsou tvořeny vlákny z velkých ampulovitých žláz. Ukotvovací vlákna a rám jsou pod desetkrát větším napětím než radiální vlákna. Proto je dělá v porovnání s radiálními dvojitá. Radiální vlákna přenášejí vibrace chycené kořisti do středu. Když kořist přestane vibrace vysílat pavouk je lokalizuje kontrolou radiálních vláken předními nohama (Kůrka a kol., 2015) (viz. Obr. 10).

Brunetta a Craig (2010) publikovali, že pavouk při stavbě vertikální kruhové sítě používá tři typy vláken z troch různých žláz. Některé druhy na nich mají i lepkavé kapičky, ty vytváří další druh žláz. Tyto vlákna jsou pak velmi pružná a lepkavá. Když do takovéto pavučiny narazí létající hmyz pavučina se správa jako trampolína, ale díky lepidlu se kořist neodrazí. Lep jí znehybni, dokud jí pavouk neusmrtí.

Kůrka a kol. (2015) popisují, že křížáci obvykle střed sítě vypřádají, čelistnatky zde vykusují okénko. U pakřížáků je síť horizontální, u křížáku téměř vertikální, nebo mírně nakloněná. Pavouk sedí na spodní straně, aby se při nebezpečí snadno spustil dolů. Střed vertikální sítě je nad geometrickým centrem proto, aby měl stejnou kontrolu nad dolní i horní částí. Směrem dolů se pohybuje rychleji. Okolo středu je zpevňující zóna ze spirály. Vně zpevňující zóny spirála chybí tzv. volná zóna, pavouk zde může prolézat z jedné strany na druhou. Vně volné zóny je pak položená lepkavá spirála z flageliforních a agregátních žláz.

Obtel (2005) publikoval, že křížák obecný staví kolové sítě. Začíná hned po západu slunce a hotov je asi hodinu. Křížák nejprve mezi dvěma pevnými body natáhne vodorovné nosné vlákno. Pavouk využívá nočního vánku k vytahování vlákna. Když se vlákno zachytí,

pavouk jej přitáhne a napne. Potom po něm přejde na druhý konec, tam přichytí další vlákno a několikrát to zopakuje, čím vlákno zpevní. Na něm potom buduje vnější rám kolové sítě. Její tvar není vždy pravidelný, častěji je trojúhelný či pětiúhelný. Zaujímá víceméně svislou polohu. Pak se z pevného bodu nosného vlákna spustí dolů, vlákno upevní a překousne. Potom se po něm vrátí na horu a zopakuje to na druhé straně. Nakonec zhotoví spodní stranu obrazce. Tím je hotová první fáze stavby sítě. V další fázi se po některém hotovém vláknu vrátí na horu a přemístí se asi do poloviny jeho délky. Tam upevní pojistné vlákno a spustí se na něm zhruba do poloviny výšky budoucí sítě. Tam je budoucí střed. V něm se budou všechny paprsky stýkat. Křížák si toto místo označí spleť vláken a pokračuje, až dosáhne spodního okraje. Upevní a přeruší první svislý paprsek. Po něm se pak vrátí znovu do středu a napojí tam další pojistné vlákno. Pokračuje po starém dolů tak, aby se vlákna nespojilo s tím, po kterém leze.



Obrázek č. 9 : hlavní části kruhové sítě (zdroj: Bellmann, 2004).

Potom se po okraji vydá do jednoho z rohů. Poblíž ho upevní tak, aby bylo napjaté, jako první vlákno. Vrací se po něm do středu, kde znovu upevní pomocné vlákno a pokračuje na horu do rohu sítě, přičemž si vlákno přidržuje nohou. Tam ho upevní a napne. Podobným způsobem dodělá i zbytek sítě. Dovede je napínat tak, že celá soustava je pak v jedné rovině



(Obrtel, 2005). Křížáci nemají dobrý zrak, proto kontrolují uhel mezi paprsky pouze předníma nohama (Kůrka a kol., 2015).

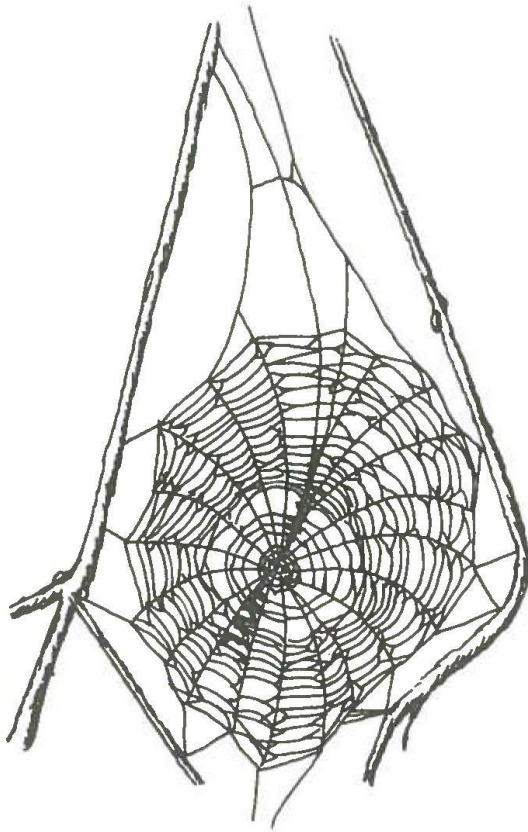
Na řadě je třetí fáze. Ještě před tím si ve středu vybuduje plošinku, ze které bude lovit a ze které pojedou signální vlákna do svého úkrytu mimo síť. Po dokončení plošinky z jemného vlákna pokračuje a vytváří spirálu od středu směrem k okraji. Postupně spirála nabývá na průměru. Cele spirálovité vlákno je len lešení k upevnění vlastního lepivého vlákna. Fyzikální vlastnosti povrchu zapříčiní, že se lepidlo stáhne do kuliček, které jsou na něm rozmístěny pravidelně. Lepivé vlákno staví rovněž ve tvaru spirály s menším odstupem. Při stavbě postupuje opačně a konzumuje přitom pomocné lešení, až se ocitá uprostřed sítě (Obrtel, 2005). Občas směr pokládání změní. Lepivou spirálu nedostaví až do centra, ponechává volnou zónu. Rám, paprsky a provizorní spirálu zhotoví za 15 minut, lepivou spirálu za 40 minut. Síť váží desetiny miligramu, hmotnost pavouka je okolo půl gramu (Kůrka a kol., 2015).

Tato pavoučí díla ale netrvají věčně, hlavně v období kdy ve vzduchu lítá velké množství chmýří topolů či pampelišek (Obrtel, 2005).

Křížáci mají schopnost stavět kruhové sítě už jako nymfy. Toto chování je vysoce instinktivní, ale dokážou se přizpůsobit. Pakkřížáci jsou schopni dostavět zničenou polovinu sítě. Křížáci ihned nahradí chybějící parsek. Když přemístíme pavouka na méně rozestavěnou síť, dokončí jí (Kůrka a kol., 2015).

Pakkřížáci používají jednu síť delší dobu, pouze jí opravují. Pavouci používající kapky lepu jako křížáci, čelistnatky a křížáčci, si každý den stavějí novou. Při zachování rámových vláken, trvá stavba 30-60 minut. Pokud jim na rámu nezáleží, ukousnou vlákna, síť zkolabuje. Zbude jen horizontální most. Některé druhy jí vyhazují, jiné je částečně sežerou a některé samice jí používají na zabalení snůšky (Kůrka a kol., 2015).

Pavouky rodu *Nephila* mají rozpětí nohou až patnáct centimetrů. Jejich pavučiny jsou jedny z největších na světě. Skládají se z vlákna delšího než tři sta metrů. Na vysoké mohou být až jeden a půl metru a široké až šest metrů. Musí být silné, aby odolávaly rychle létajícímu hmyzu a kolibříkům, jejichž také občas loví. Jejich vlákno je silnější a pevnější než kevlar. Jsou složeny minimálně ze dvou podobných vláken: první je vlákno produkováno hlavními ampulárními žlázami (spidroin 1. / MaSp1 /) jeho pevnost spočívá v krátkých sekvencích aminokyselin, které se často opakují, tím se snižuje šance na protržení. Na těchto pavučinách, se může žít hmyzem zachyceným na okrajích pavučiny vícero pavouků. Sítě jsou tak pevné, že zachytí i malého ptáka či netopýra, ale často se z nich osvobodí (Brunetta a Craig, 2010).

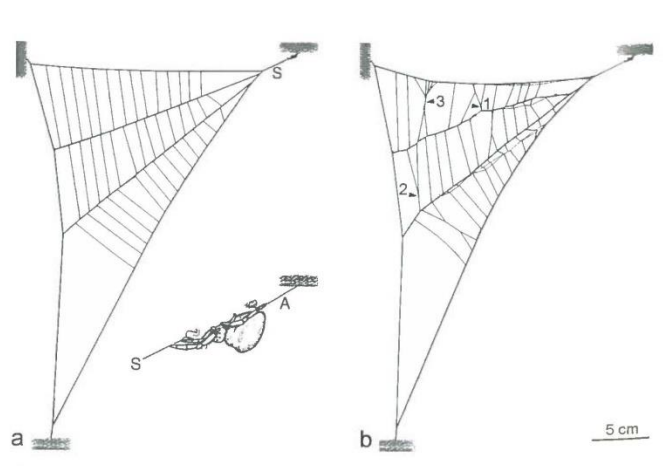


Obrázek č. 10: hlavní části kruhové sítě  
(zdroj: Bellmann, 2004).

Spousta druhů už ani nestaví dvourozměrné kruhy, ale odvozené, často nepřipomínající originální kruhové sítě. Odvozené sítě jsou důsledkem specializace, nebo zvýšením přístupu ke kořisti (Herberstein, 2011). Značně redukované sítě stavějí Mysmenidae a Anapidae. Jiné skupiny se naučily stavět trvalejší sítě, méně závislé na materiálově náročném lepu např. Linyphiidae, Nesticiidae a Theridiidae. Některé zcela přestaly stavět lapací sítě, příkladem je čeleď Mimetidae. (Kůrka a kol., 2015).

Pakřížák smrkový *Hyptiotes paradoxus* (C. L. Koch, 1834), staví trojúhelníkovitou síť obsahující čtyři radiální vlákna propojena příčkami s kribelovým vlášením (Kůrka a kol., 2015) (viz. Obr. 11). Vlákna jsou pokrytá lepivými kribelovými vlákny (Brunetta a Craig, 2010). Z vrcholu, ve kterém se radiální vlákna sbíhají, vybíhá signální vlákno, na němž pavouk sedí. Před sebou drží vlákno předníma nohama, za sebou drží jeho smyčky zadníma nohama. Když do sítě spadne hmyz, pavouk smyčky pustí a síť se zhroutí a uvězní kořist. Síť používá opakovaně (Kůrka a kol., 2015). Pavouk nemá jedové žlázy tak čeká, až se kořist unaví. Může se zdát, že ke stavbě využije méně vláken, ale jeho vlákna se skládají z vícero fibril (Brunetta a Craig, 2010).





Obrázok č. 11: síť pavouka *H. paradoxus* (zdroj: Foelix 2011)

Nejvíce redukovanou síť si staví bolasových pavouků z čeledi křížákovití a tribusu *Mastophoreae*. Pavouk bolasový nečeká, než kořist vletí do pavučiny, ale sám jí na ní vrhá. Pavouci vydávají podobné feromony jako samice některých mūr. Když se samec přiblíží do vzdálenosti, kdy je pavouk schopen detekovat vibrace, způsobené křídly, zaútočí na kroužit svým vláknem, zakončeným lepidivou kapkou. Začne s vláknem mávat jako s lasem. Tři další příbuzní těchto pavouků stavějí redukované kruhové pavučiny na lov mūr. Mnoho pavouků má s jejich ulovením problém. Mūry jsou pokryty drobnými šupinami. Když mūra narazí do pavučiny, pod její vahou se díky nim snadno uvolní. Zřejmě si to vyvinuli jako obranný mechanismus proti chycení do sítě. Mūry jsou těžké a energické. Tato vlákna jsou ještě silnější než u většiny pavouků. Jsou pokryty velkými kapkami agregátního lepidla. Když mūra vlákno zasáhne, část s lepidivou kapkou se oddělí a padá dolů. Tím jí ulamuje šupinky, až se mūře přilepí na exoskelet a zafixuje jí. Používáním pouze jednoho vlákna, pavouk ještě víc šetří energii (Brunetta a Craig, 2010) (viz. Obr.12).



Obrázok č 12: bolasovzdrojý pavouk a jeho pavučina (zdroj: Foelix 2011)

Pavučina rodu *Cyrtarachne* se skládá z několika radiálních vláken a jen pěti spirál. Zato vlákna jsou podstatně hrubší. Tato adaptace slouží k lovení mūr (Herberstein, 2011). Pavouci rodu *Miagrammopes* jsou to architektonický minimalisté. Pavouk natáhne horizontálně vlákno pod listem. Do středu vlákna ukotví lapací závitok jedním koncem, druhý připevní na zem. Někdy ještě přidá pár horizontálních vláken. Lapací vlákna drží pavouk napjaté pomocí kribelových vývodů. Když se vlákna dotkne kořist, pavouk ho uvolní a kořist tak uvězní (Brunetta a Craig, 2010).

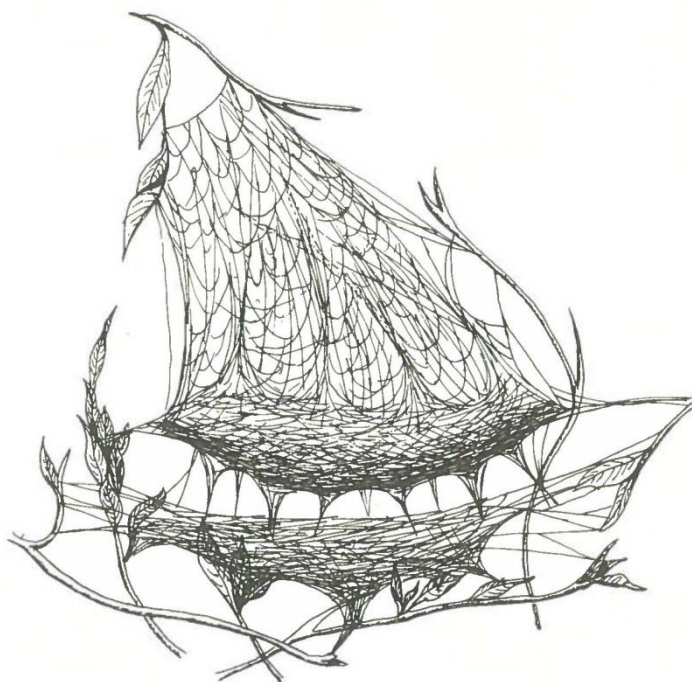
### 3.6.3 Rozšířené kruhové sítě

Kruhová síť zůstává beze změn. Někteří pavouci jako rodu *Cyrtophora*, mají horizontální síť rozšířenou o další vlákna nad ní, nebo rody *Nephila* a *Argiope* před a za vertikální sítě. Pavučiny jsou třídímenzionální z nelepivých vláken. Tyto vlákna mohou sloužit jako opora ve větru nebo při nedostatku vegetace. Fungují také jako včasný systém odhalení blížícího se predátora, nebo srážejí kořist na horizontální síť, jako u rodu *Cyrtophora*. Pavoučí rody *Scoloderus*, *Cryptaronea*, *Talaprocea* z čeledi křižákovití, rody *Clitaetra*, *Herennia* z čeledi nefilovití a rod *Tylorida* z čeledi čelistnatkovití si pavučinu spíše zvětšili, než redukovali. Mohou být velké až jeden metr. U rodu *Scoloderus* je to adaptace na lov mūr. Nepravidelné třídímenzionální sítě stavějí čeledě *Phalcidae*, *Desidae*, *Anapidae*, pravidelné staví zástupci čeledě *Theridiidae*. Nepravidelné třídímenzionální sítě dělíme do třech hlavních typů: pavučiny s výraznou horizontální plachetkou (arialsheet web), druhé chybí výrazní plachetka ale mají lepivá lapací vlákna (gumfooted web) a třetí jsou nepravidelné plachetky bez lepkavých vláken (tangle web) (Herberstein, 2011).

#### 3.6.3.1 Vzdušné plachetky (arialsheet web)

Pavouci konstruující horizontální vzdušné plachetky zahrnuje čeledě *Lycosidae*, *Linyphiidae*, *Theridiidae*, *Angelenidae*, *Pisauridae* (Eberhard, 1990). Pavouci rodu *Pholcidae* stavějí pavučinu ve tvaru na opak otočené mísy (Herberstein, 2011). Pavouk je na ní zavěšen hlavou dolů. Když se do vlákna nad plachetkou dostane hmyz, pavouk se sítě třese, dokud kořist nepadne na plachetku, poté ji skrz plachetku kousne. Stavba trvá několik dní, využívají ji dlouho (Kůrka a kol., 2015). Pavučina se skládá z primitivní horizontální plachetky, pavouk je buď na ní, jako u čeledi *Angelenidae*, *Lycosidae*, alebo pod ní čeledě *Linyphiidae*. Mohou mít přídavní vlákna nad, pod plachetkou nebo aj. aj. Pokoutníkovití (*Angelenidae*) zakomponují do plachetky hedvábní tunel do tvaru trychtýře (Eberhard, 1990), z kterého útočí

na kořist. Vědci zkoumají, jestli jsou lepivá vlákna použitá ke stavbě této sítě podobná těm z kruhových sítí. Linyphiidae produkují rychle schnoucí lepivá vlákna, čeledě Theridiidae a Pholcidae používají lepivém gumfooted vlákna. Pavouci rodu *Cyrtophora* mají vlákna nad i pod plachetkou na srážení kořisti (Herberstein, 2011). Druh *Frontinella communis* (Hentz, 1850), staví miskovité pavučiny nad ní je spleť hlavních ampulárních vláken vytvářející rám. Pod miskou natáhne plachetku s malou mezerou mezi nimi (viz. Obr. 13). Pavouk visí ze spodu na miskovité pavučině a čeká, až kořist narazí do vláken a spadne do misky (Brunetta a Craig, 2010).



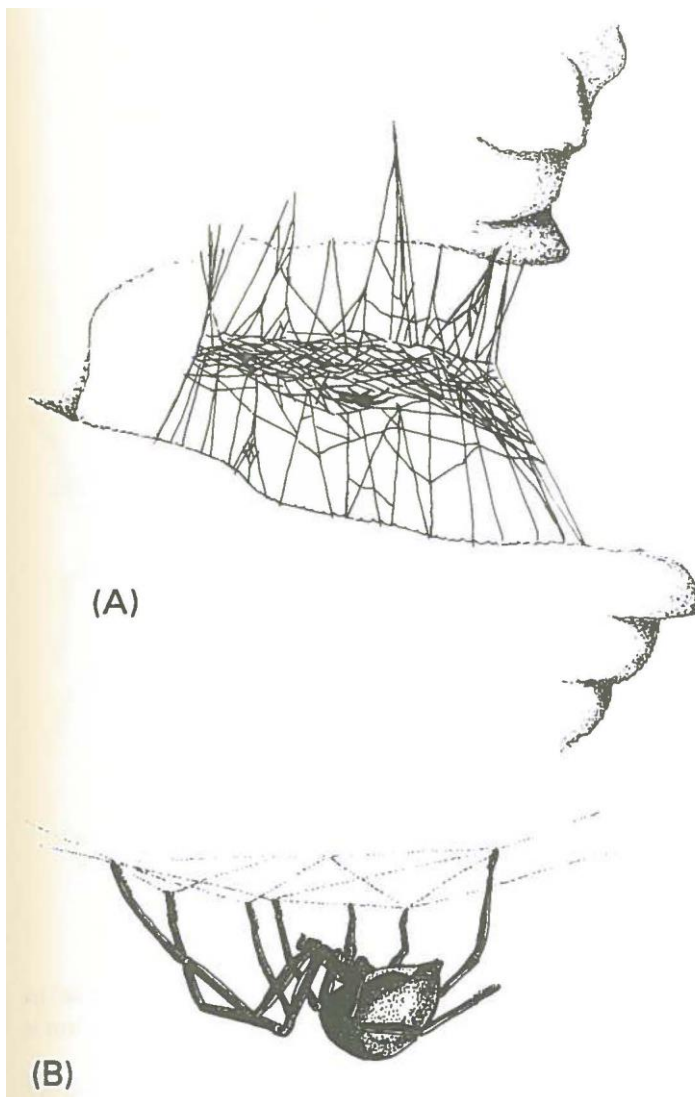
Obrázek č. 13: vzdušní plachetka  
(zdroj: Wise, 1993).

### 3.6.3.2 Elastické lepivé pavučiny (gumfooted web )

Tento typ pavučiny se nejčastěji vyskytuje u čeledi Theridiidae a Nesticiidae. Ve stavbě mají velkou variabilitu. Základem je nosná konstrukce a několik gumfooted vláken, které jsou natažené a lepkavé. Často je postavená pod listem či v šterbině. Pavučina se kládá z několika vláken a je trojdimenzionální (viz. Obr. 14). Kořist zachytí tak, že když se hmyz dotkne vláken, to praskne a kořist přilepí. Když se odlepí, pavouk jí uloví (Herberstein, 2011). U třesavek jsou vybaveny adhezivními materiály z modifikovaných pyriformních žláz. Ze sítí snovaček a temnomilů vybíhají napnutá vlákna s velkými kapky lepu, která se při kontaktu s kořistí odtrhnou od podkladu a kořist vyzdvihnou do vzduchu. Stavba sítě trvá několik dní.

Teplomilové a cedivečky stavějí drobné sítě s krybelovým vlášením, jsou ukryté na okraji sítě (Kůrka a kol., 2015).

Mnoho pavouků si svoje cobweb pavučinami ještě vylepšují a staví gum-foot line. Najdou si vhodné místo v rohu, mezi kameny či listy, vytvoří více či méně ampulárních vláken, někteří si stavějí husté konstrukce a vybíhají z ní vlákna do různých směrů, když se pak po vlákně vrací zpět, vypouští další zpevňující vlákno. Ke konci naň vypouští agregátní lepidlo. Pak od zemi ke konstrukci natahuje několik lepivých elastických vláken. Když se hmyz dotkne vlákna pod napětím, vlákno praská, uvolní se agregátní lepidlo a kořist přilepí. Nebo vletí kořist do konstrukce vláken, pavouk ji uloví a obalí. Gumfoot cobweb pavouky nejen ochraňuje, ale poskytuje rozmanitější kořist než kruhové sítě (Brunetta a Craig, 2010).



Obrázek č. 14: typická síť s elastickými lepivými vlákny (zdroj: Wise, 1993).

### 3.6.3.3 Splet' trojrozměrných vláken (tangle web)

Trojrozměrné sítě z kribelárního či ekribelárního vlákna. Čítá mnoho typů. Čeď Synotaxidae staví sítě žebříkovitého typu. Pavučiny čeledi Pholcidae jsou dost nepravidelné (Herberstein, 2011). Typická pro pokoutníky. Plachetka je prohnutá dolů, pavouk pobíhá po jejím svrchním povrchu. Nad plachetku jsou vertikální vlákna, do kterých narazí hmyz a padá na plachetku (Kůrka a kol., 2015).

## 3.7 Evoluce

Poprvé přišel s teorií evoluce Darwin a Wallace v roce 1858 (Brunetta a Craig, 2010). Z období pozdního karbonu je dochováno nejvíce důkazů o přítomnosti pavouků. Nejstarší fosilií je *Palaeothele*. Je okolo 300 milionů let stará a patří do podřádu sklípkoši. Z období permu jsou známy dva rody, *Permarachne* a *Arthrolycosa*, oba jsou sklípkoši. Z období triasu jsou první zmínky o podřádu Opisthothelae. První velký rozmach pavouků nastal před pozdním triasem, souběžně s vývojem hmyzu, jako jejich kořisti. V období jury se již vyskytují sklípky i dvouplícní, kteří jsou rozmanití, moderně vypadající a stavějící kruhové sítě (Herberstein, 2011). Avšak ne všechny změny vedly ke kruhové pavučině (Brunetta a Craig, 2010). Z období křídly a třetihor se našlo mnoho fosilií. Více než tři sta druhů pavouků bylo identifikováno z Baltského jantaru, včetně několika existujících rodů (Herberstein, 2011). Zajímavé je, že z jantarových fosilií jsou zachovány úseky pavučin, střety s predátory či kanibalismus, což dává lepší představu o vývoji pavučin a chování pavouků (Vollrath a Selden, 2007). Pavouci přežili největší vymírání druhů v období Křídly a Třetihor. Na základě fosilií se z historie pavouků ví, že vymřelo jen několik čeledí. V současnosti jsou pavouci nejvíce diverzifikovaní suchozemští členovci a také nejdůležitější suchozemští predátoři. Tuto pozici si drží už velmi dlouhou dobu (Herberstein, 2011).

Brunetta a Craig (2010) uvádí, že některé druhy se dokážou měnícím se podmínkám přizpůsobit rychleji, tedy že genomy těchto organismů mají neustále se měnící úseky. Tyto úseky mají tendenci vytvářet větší genetické variace. Existují populace s relativně stabilním genomem. Jestliže se jedinci v populaci moc neliší, bude se jim zřejmě dařit za konstantního prostředí. Když by se změnilo klima nebo by se vyskytli noví predátoři či parazité, tato populace nemusí být schopna se přizpůsobit. Kvůli těmto změnám bude počet jedinců postupně klesat, až to jde k úplnému zániku. Některé populace mají tendenci produkovat víc chyb při přepisu, což vede k různým změnám, které poskytují výhodu.

Pavouci se v průběhu evoluce ukázali jako velmi přizpůsobiví širokému spektru podnebí, atmosférických úrovní, množství kyslíku či variabilitě kořisti a predátorů. Přežili i masové vymírání druhů v Permu. V populaci nikdy nevznikne organismus perfektně adaptovaný na všechny změny. Svět se neustále mění a s nástupem člověka jsou tyto změny ještě rychlejší (Brunetta a Craig, 2010).

Brunetta a Craig (2010) uvádí, že sklípkan *Microhexura montivaga* (Crosby a Bishop, 1925) v severní Americe a lovčík mokřadní *Dolomedes plantarius*, (Clerck, 1757) v Anglii, začínají být ohroženy zřejmě kvůli lidské činnosti a přírodním změnám. Lovčík žije těsně pod hladinou vody v rybnících a potocích. Tam si staví pod listy nebo mezi vodními rostlinami hedvábné uzavřené vzduchové komůrky. Upřede si hustou pavučinku, pak vyplave na hladinu a vystrčí zadeček, na něj se mu pomocí chloupků zachytí vzduch, který přenesse pod pavučinu. Nohami ho uvolní a opakuje tento postup, dokud není pavučina napnutá a naplněna vzduchem. V těchto podvodních vacích se krmí, rozmnožuje a klade vajíčka (Brunetta a Craig, 2010).

### 3.7.1 Evoluce pavouků a pavoučího vlákna

Pavouci vytvářejí vlákna téměř od dob svého vzniku (Brunetta a Craig, 2010). Důvody proč se hedvábní vyvinulo, jsou pořád neznámé. Existují dvě hypotézy: první tvrdí, že se vyvinulo kvůli ochraně vajíček a na tvorbu spermatoforu, druhá podporuje teorii o ochraně žaber prvních pozemních pavouků (Herberstein, 2011). Mohlo být původně používáno pavouky v přílivové zóně. Je známo, že pavouk dokáže přežít v trubici naplněné vzduchem i několik dní od vodou, protože stěna trubice propouští dovnitř kyslík z okolní vody (Foelix, 2011).

Později ho zřejmě využívali při rozmnožování, vystlání svých nor a nakonec i k lovu. Pavučina ale nebyla podmínkou pro přežití v drsných podmínkách před 400 milióny lety (Brunetta a Craig, 2010)

Vlákna dokážou produkovat pavouci i hmyz. U hmyzu se schopnost produkovat vlákna vyvinula v evoluci několikrát s různými typy žláz. Téměř všichni pavouci, i ti, co druhotně ztratili schopnost spřádat pavučiny, si zachovali snovací žlázy. Snovací žlázy se u pavouků vyvinuli jen jednou, s výjimkou chelicerových žláz pavouků čeledě lepovkovití, které nimi také produkují vlákna (Herberstein, 2011).

Brunetta a Craig (2010) uvádějí, že *Attercopus*, blízký příbuzný *Permarochne*, pochází z doby před 290 milióny let. Byli si podobní, ale ani jeden neměl snovací bradavky. Na spodní straně zadečku měli abdominální desku pokrytou spigoty.

Snovací žlázy se od dob vzniku sklípkošů a sklípkanů neustále vyvíjeli. Sklípkoši, kteří se za posledních 290 milionů let změnili jen velmi málo, mají 3 typy snovacích žláz, které produkují 3 různé typy proteinů (Brunetta a Craig, 2010). Sklípkaní ztratili dva páry snovacích bradavek: přední střední a střední postranní. Mají pouze jeden typ snovacích žláz, malou diverzitu spigot a produkují jenom dva typy proteinů. Sklípkoši a sklípkaní používají síť podobné struktury (Herberstein, 2011). Kopou si nory a hedvábím si je vystýlají, často si vchod do nory opatří padacími dveřmi. Většinou mají od nich natažené radiální vlákna na signalizaci kořisti (Coddington a Levi, 1991). Slípkoši a sklípkaní jsou spíše noční lovci (Herberstein, 2011).

Sklípkoši a sklípkaní tvoří stejné množství hedvábných proteinů. Sklípkaní vlákna jsou složená z jiných proteinů, což jim umožnilo jako prvním osídlit prostor nad zemí. Počet druhů sklípkanů začal sklípkoše přesahovat až 30 násobně. Dvouplícní s vláknem z hlavních ampulárních žláz převyšovali sklípkaný 14 krát. Pavouci produkující super natahovací flageliforní vlákna převyšují nadčeleď *Deinopoidea*, která je neprodukuje, až 35 krát. Pokaždé když se objevil nový druh vláken, počet druhů pavouků vzrostl (Brunetta a Craig, 2010).

Společný předek skupiny *Orbiculariae* měl zřejmě sedm různých typů žláz (Brunetta a Craig, 2010).

Fosilie infrařádu *Araneomorphae*, z dob před 225 milionů let naznačují, že pavouci už tehdy měli schopnost produkovat vlákna ampulárních žláz. Odehrálo se to na konci permu nebo začátkem triasu, kdy se počty živočichů začaly znovu navyšovat. Může to být způsobeno vysokou atmosférickou hladinou kyslíku, na základě které se ze společného předka sklípkošů a sklípkanů vyvinul nový infrařád dvouplícní. U nich se zvýšila produkce hedvábného proteinu a s tím byla spojena větší možnost lovu kořisti. Více aminokyselin z kořisti dávalo více možností k míchání aminokyselin a tím vznik různých typů hedvábných žláz. Začali vytvářet síť, které je chránily před predátory a umožňovaly chytit větší množství hmyzu (Brunetta a Craig, 2010).

Dvouplícní jsou charakterističtí přítomností kribela a předních středních snovacích bradavek, avšak u mnohých skupin kribelum zcela zaniklo. Dvouplícní produkují až sedm typů hedvábí z několika snovacích žláz. Používají základní žlázy, nicméně si vyvinuli i nové odvozené žlázy. Pavoučí vlákna jsou složená z různých typů proteinů. Fylogenetické analýzy

spidroinů ukázaly, že u sklípkanů a dvouplcnicích, jsou vlákna tvořena zmnoženými tripletami genů. U dvouplcnicích jsou ještě frekventovanější, to se odrazilo na jejich rozmanitosti (Herberstein, 2011).

Morfologie snovacího aparátu koreluje s fylogenetickým vývojem pavouka. Bazální skupiny mají jen jeden nebo dva typy hedvábí. Odvozené skupiny jsou rozmanitější, u některých jsou snovací žlázy velmi složité (Herberstein, 2011).

### **3.7.2 Evoluce pavučin a pavoučí diverzifikace**

Herberstein (2011) uvádí, že kruhové pavučiny mohli pavouci stavět už i v triasu.

Kruhové sítě se v evoluci vyvinuly pouze jednou, buď z nepravidelných pozemních plachetek, nebo jiných plachetek. Evoluce kruhových sítí vedla ke geometrické pravidelnosti a stereotypnímu chování při spřádání. Tento posun v stavění sítí dal pavoukům větší prostor pro stavbu, již nebyli omezení na stavění pavučin na substrátu jako bazální skupiny. Původní kruhové pavučiny s lepkavými vlákny nahradili kribelátní a kruhové sítě se ještě nejméně 3 krát transformovali v jiné pavučiny, jako například v méně pravidelné vzdušné plachetky. Kruhové sítě byly zredukovány nezávisle u čeledí Tetragnathidae a Araneidae (např. u bolasových pavouků) (Blackledge a kol., 2010). První kruhové pavučiny byli zřejmě podobné těm, co stavějí Deinopoidae, tedy horizontální z kribelového hedvábí (Herberstein, 2011).

I když pavouci používají na stavbu kruhových sítí různá vlákna, jsou monofyletického původu. Suché adhezivní zachytňovací spirály byly v průběhu evoluce nahrazeny ekribelátními lepivými spirálami. Velké změny nastali i v umístění těchto pavučin. Jádro vlákna moderních ekribelátních pavouků tvoří flageliformní vlákno které je mnohem elastičtější, než pseudoflageliformní vlákno kribelátních pavouků. Flageliformní vlákno se chová jako guma, neboť molekuly vlákna jsou rezistentní vůči natažení a absorbují spoustu kinetické energie při zachycení kořisti. Kribelátní vlákno funguje na principu praskání molekulárních vazeb, tím absorbuje kinetickou energii, ale nenávratně se při tom deformuje (Blackledge a kol., 2010). Fosilní nálezy lepivých vláken sahají do rané křídy před 110 až 130 miliony let (Herberstein, 2011).

Druhý hlavní posun je v přilnavosti. Suché kribelátní vlákna využívají van der Waalsovou sílu k udržení kořisti a ekribelátní vlákna využívají hygroskopické interakce lepidla. Tyto vlastnosti vedly k přechodu z horizontální do vertikální orientace. Modifikace výroby vlákna je pravděpodobná, protože u obou typů vlákna vychází ze stejných snovacích bradavek (Blackledge a kol., 2010).



Kruhové pavučiny prošli dvěma hlavními transformacemi. První je extrémní behaviorální stereotypie ve spřádání, což zahrnuje pravidelné rozmíst'ování radiálních vláken a záchytných spirál. Druhou je používání hlavního ampulárního vlákna (Blackledge a kol., 2010). Vývoj proteinu MaSp1 hlavních ampulárních žláz vedl k velkému triumfu v stavbě pavučin ve vzduchu. Později s vývojem MaSp2 byly pavučiny také velmi pružné. Díky tomu měli pavouci možnost chytit více létajícího hmyzu a snížily také energii na stavbu pavučiny (Brunetta a Craig, 2010).

Většina druhů pavouků pochází ze dvou hlavních větví. RTA větev zahrnuje víc než 21 000 druhů a větev Orbiculariae obsahuje více než 11 000 druhů. Obě se vyvinuli z předků, jejichž sítě byly vázány na substrát. Orbiculariae a RTA zahrnují 2/3 všech pavouků, obě jsou charakteristické tvorbou kribelátních lapacích vláken a tvorbou sítí nezávislých na substrátu (Blackledge a kol., 2010).

Mnoho čeledí z RTA větve přestalo stavět pavučiny a sekundárně ztratili schopnost spřádat kribelátní vlákna. Důvod, proč tolik pavouků upustilo od tvorby pavučin, není doposud jasný. Může to být kvůli predátorům zaměřujících se na stacionární pavučiny (Herberstein, 2011), ale je jasné, že mnohé z těchto čeledí ztratili schopnost spřádat pavučiny nezávisle na sobě (Blackledge a kol., 2010).

Více než 90% druhů v jednotlivých čeledích stále používá k lovu ekribelátní pavučinu. Kribelátní vlákna se jeví jako velmi nákladné na výrobu. Stavba kribelátní lapací spirály může trvat až 3 hod, zatím co tvorba lepidivé spirály u Araneoidních pavouků zabere asi 30 minut, tím snižují energii a náklady na stavbu a mají tedy více času na hledání kořisti (Blackledge a kol., 2010).

Ne všechny plachetky nejsou homológní. V evoluci se vyvinuli 2 krát, z předků s kruhovými sítěmi a to jak vzdušných plachetek (Liniphiidae) tak i lepkavé gumfooted cobweb (Theridiidae) (Blackledge a kol., 2010).

Největší čeledi v Orbiculariae jsou právě Liniphiidae a Theridiidae. Obě transformovali kruhovou síť v různé vzdušní plachetky. Obě čeledi stavějí odlišné pavučiny v porovnání s původními plachetkami. Vědci se domnívají, že úspěch z hlediska druhového bohatství může být způsoben dalším částečným snížením nákladu na jejich výrobu a používáním méně lepidla. Pavučiny čeledi Liniphiidae obsahují několik kapiček lepidla, avšak samotná pavučina lepkavá není. Čeď Theridiidae používá lepidlo na koncích svých gumfooted vláken (Blackledge a kol., 2010).

Zajímavé je, že pouze novější ekribelátní pavouci s kruhovými sítěmi pravidelně recyklují vlákna svých pavučin. Pavouci s plachetkami a cobweb pavučinami svá vlákna

nepožirají. Kleptoparazitičtí pavouci požírají pavučiny svých hostitelů, což naznačuje, že jsou cenným zdrojem bílkovin. Toto chování je často uváděno jako ekonomické hospodaření s bílkovinami a lepidlem, což by vysvětlovalo proč odvození Orbiculariae ztratili toto chování. Mnoho faktorů hraje důležitou úlohu při diverzifikaci pavučin (Blackledge a kol., 2010). Příčinou byl zřejmě přechod z lovu létajícího hmyzu na skákající či lezoucí, nebo ochrana před vosami, ale to tvrzení je pravděpodobné u plachetnatek, méně pak u snovaček (Herberstein, 2011).

Herberstein (2011) uvádí, že kruhové pavučiny se zdají být vrcholem evoluce, ale není tomu tak. Poskytují totiž jen další možnosti k vytvoření nových typů pavučin (Blackledge a kol., 2010).

### 3.7.3 Evoluce a predátoři

Dvoudimenzionální kruhové sítě se vyvinuli před 145 miliony lety a začali se diverzifikovat nejméně před 125 miliony lety. Vosy byli loveni už tehdy, to znamená, že se vyvinuly nejméně před 120 miliony let. Po této diverzifikaci stále více pavouků začalo stavět trojrozměrné sítě (Brunetta a Craig, 2010). Poprvé se objevili před 130 miliony let (Blackledge a kol., 2003).

Z bezobratlých jsou vosy primární predátoři pavouků budujících sítě. Vyskytují se ve většině suchozemských ekosystémů (Blackledge a kol., 2003). Každá vosa může denně paralyzovat více než dvacet pavouků různých druhů (Brunetta a Craig, 2010). Z hnízd vos byli identifikováni pavouci s kruhovými sítěmi a tvořili až 76% kořisti. Pavouci s trojdimenzionálními sítěmi tvořili jen 17% kořisti, ačkoliv větev Oviculariae tvoří 81% všech pavouků (Blackledge a kol., 2003). Vědci zjistili, že jeden druh vosy uloví víc pavouků než patnáct druhů ptáků živících se pavouky (Brunetta a Craig, 2010). Úlovky čeledě hrabalkovití (Pompilidae) tvoří až z 99% dospělí slíd'ákovití. Studie zaměřená na vosy lovcí koloniální pavouky v Mexiku zjistila, že jednotlivý pavouci měli 1,5% šanci, že budou uloveni. Výsledkem bylo, že místy se populace pavouků snížila o 54 až 57% (Blackledge a kol., 2003). Z čeledi kutilkovití (Sphecidae) se živí pavouky šest druhů vos (Brunetta a Craig, 2010). Je možné, že částečně díky selektivním tlakům ze strany vos se postupně vyvíjeli trojdimenzionální sítě, které chrání pavouky před vosami dvěma způsoby: vosy se přes spleť vláken těžko dostávají k pavoukovi a také mohou vlákna včas varovat prostřednictvím vibrací. U rodů vos *Miscophus* a *Pisonopsis* byl zjištěn vyšší počet ulovených pavouků s trojdimenzionálními sítěmi (Blackledge a kol., 2003).

Pavouci čeledi maloočkovití (Sparassidae) žijící v Namibijské poušti si vytvořili si velmi zajímavou strategii útěku před predátory. Tito pavouci jsou noční lovci a staví si v písku nory, ve kterých se ukrývají před horkým sluncem. Musí se ukrývat také před vosami, které tyto pavouky vyhledávají, aby do nich mohli naklást vajíčka a posloužily pak jako potrava pro jejich potomstvo. Vosa kvůli hledání pavouka prokope i 4,5 kilogramu písku za den. *Carparachne aureoflava* (Lawrence, 1966), proto vyhledává svahy dun, které by se mohly na vosu při kopání sesypat, ale jejich stavba by zůstala neporušena. Když vosa pavouka přeci jen objeví, má stále šanci přežít. Sklopí končetiny pod sebe, převalí se na bok a rychle se začne kutálet dolů z duny. Vosa tím ztrácí stopu a už ho nedokáže znovu najít. Vědci zjistili, že se pavouk točí rychlostí až 220 km / h (Brunetta a Craig, 2010).

Jak již bylo zmíněno, pavouky loví i ptáci, kteří v Anglii uloví za den 4 pavouky na metru čtverečním (Blackledge a kol., 2003).

Pavouky při přechodu na trojdimenzionální sítě zřejmě ovlivnilo více faktorů. Jedna z hypotéz tvrdí, že se z plachetek mohli vyvinout trojdimenzionální sítě, díky lepší ochraně proti vosám. Při počtu více jak 6000 popsaných druhů stavějících plachetky, to je možná jeden z nejdůležitějších faktorů (Blackledge a kol., 2003).

### **3.8 Geneticky založené změny při budování pavučin**

Vědci se zaměřili na aspekty ovlivňující chování při stavbě pavučiny, jako jsou okolní podmínky, zkušenosti a jiné aspekty ovlivňující toto chování. Spřádání pavučin je jasně ovlivňováno geneticky, protože už čerstvě vylíhlá mláďata pavouků dokážou stavět pavučiny svého druhu bez předchozích zkušeností. I když jsou pozorovány značné variace v rámci druhově specifických pavučin. Je tedy nesporné, že rozdíly mezi pavučinami, jsou vrozené a z části stereotypní. Stále nám chybí podrobné znalosti o genetickém vlivu na stavění pavučin (Herberstein, 2011). Na zvětšení či zmenšení kruhových sítí má velký vliv genetika a také potrava a prostředí (Eberhard, 1990). Nicméně v nedávných studiích podlouhlých žebříkovitých pavučin bylo zjištěno, že když měli pavouci malý prostor pro spřádání tohoto typu pavučiny, vraceli se k typičtějším kruhovým strukturám. Takže není jasné, jak moc jsou rozdílné pavučiny mezi druhy ovlivněny geneticky (Herberstein, 2011).

### **3.9 Plasticita budování sítí a struktury pavučin**

Jedna studie uvádí, že pavouci jsou schopni využít informace o životním prostředí či kinestatické informace při stavbě sítě (Herberstein, 2011).

### 3.9.1 Rozsah intraspecifické a intraindividální flexibility

Flexibilita se může pohybovat mezi jednotlivci stejného druhu či populace, nebo i u jedinců v průběhu času. Ovlivňuje ji například místo a zkušenosti využití při stavbě sítě a uspořádání vláken v pavučině. Odchytky v rozmístění se nejlépe pozorují na kruhových pavučinách. Někteří pavouci si staví denně nové sítě i na jiných místech, jiní jednu síť používají i tři týdny. Počet spirál a radiálních vláken se u jednoho pavouka může měnit až o 150% v rámci tří postavených pavučin. U čeledi Linyphiidae s plachetkami se ukázalo, že nemají téměř žádné stereotypní chování při stavbě sítě, opakem jsou pavouci s kruhovými a cob web pavučinami (Herberstein, 2011).

#### 3.9.1.1 Ontogenetické faktory

Velikosti a struktury pavučin během vývoje jedince jsou zapříčiněny různými změnami. Se zvětšením velikosti a hmotnosti pavouka se zvyšuje také množství použitého vlákna při stavbě. Dramatičtější změny při vývoji mohou zapříčinit absenci horní části pavučiny (například u rodu *Nephilengys*), nebo že v dospělosti přestanou budovat síť úplně. Jak pavouci dospívají, získávají zkušenosti o budování a zachytávání kořisti, například zvětšení dolní poloviny sítě, do které se chytá víc kořisti. Mohou i stavět pavučiny tak aby je vystavili menšímu nebezpečí poškození. Oba příklady poukazují, že mají dobrou prostorovou paměť a pamatují si události, které pak využívají při stavbě pavučiny (Herberstein, 2011).

#### 3.9.1.2 Abiotické faktory

Abiotické faktory jsou podmínky prostředí, jako teplota, světlo, vlhkost vzduchu či prostor, mohou ovlivnit velikost a strukturu sítě (Herberstein, 2011). Vollrath a kol., (1997) zkoumali, jak působí tyto faktory na velikost a architekturu sítě pavouka *A. diadematus*. Zjistili, že pavouk upraví velikost a symetrii sítě podle prostoru. V malém prostoru postavil menší pavučinu s více spirálami. Velikost pavučiny a jejich ok určuje úspěšnost při zachycení kořisti. Při snížení teploty pavouk postaví síť s normální velikostí, ale sníží počet spirál, tudíž má větší oka. Předpokládá se, že při nižších teplotách je aktivnější větší hmyz a velká oka jsou pro lov většího hmyzu vhodnější. Může to být ale také tím, že se pavouk za chladných podmínek pohybuje pomaleji. Při nižší vlhkosti pavouk staví menší síť s méně spirálami. Snížená vlhkost může mít vliv na výrobu lepivého vlákna, tím i na velikost pavučiny, nebo pavučiny jen přizpůsobují kořisti, která se za těchto podmínek vyskytuje. Herberstein, (2011) uvádí, že jiná studie zjistila, že pavouci kruhové sítě za jasného světla zmenšují.

Pravděpodobně, aby predátor neměl takovou šanci je zahlédnout. Poukazuje to, jaký jsou pavouci při stavbě sítě obezřetní a vnímavý i na malé změny prostředí.

### 3.9.1.3 Biotické faktory

Pavouci mohou dynamicky přizpůsobit své pavučiny podle typu kořisti, podle nutričního a reprodukčního stavu pavouka, nebo na základě přítomnosti predátoru či jedinců stejného druhu. Schopnost předvídat a reagovat na převažující kořist a podmínky, může dávat selektivní výhodu. Pavouk *Parawixia bistriata* (Rengger, 1836), z Jižní Ameriky, si staví malou kruhovou síť s jemnými vlákny, pro chytání malých much. Na začátku období dešťů, si začíná stavět větší síť s většími oky, aby mohly lépe zachytit rojící se termity. Působivé je, jak pavouk změnil své chování, ještě před tím, než zachytí prvního termita. Zřejmě tak dělá díky environmentálním podnětům předpovídající rojení. Reakce pavouků na nutriční stav je taková, že když mají nedostatek kořisti a postrádají energii k spřádání, jejich sítě jsou menší. Rovněž když mají kořisti až moc, spřádají sítě rovněž malé, aby šetřili časem a energií. Když jsou výživově na střední úrovni, stavějí velké sítě. Vliv dravců na spřádání pavučin není dosud přesný. Pavouk *Argiope versicolor* (Doleschall, 1859) s kruhovou sítí se brání proti araneofágní skákavce rodu *Portia*, zmenšením sítě a redukcí dalších vláken. Zkrácením času budování zároveň snižuje možnost napadení. Pavouk *L. hesperus* staví síť zabudováním nových vláken do staré pavučiny. Tím zvyšuje šanci na ulovení kořisti a šetří vláknem (Herberstein, 2011).

Vzhled sítě není závislý jen na fyzickém stavu jedince, ale i na stavu jeho nervové soustavy. Když byl v rámci pokusu připevněn na tělo křížáka brok, zkrátil pavouk délku vláken, ze 16 na 10,75 milimetru, aby byla vlákna pevnější a pavouka unesla. Zajímavým pokusem bylo i vyslání kromě kosmonautů i dva křížáci (*A. diadematus*), na kosmické lodi Apollo. Pavouci se chovali velmi přizpůsobivě. Oba upředli síť, která se příliš nelišila od těch, co pletli před startem. Cílem pokusu bylo přesvědčení o vysoké organizovanosti centrální nervové soustavy (Buchar, 1998).

## 3.10 Pavučina a její vnímání

Brunetta a Craig (2010) publikovali, že mnoho vědců se snažilo přijít na to, proč hmyz nalétává na tak velkou a dobře viditelnou síť jakou stavějí pavouci rodu *nefila*. Hmyz vnímá barvy jinak než člověk. Vidí ultrafialové světlo a také světlo odrážející se od objektů v kratších vlnových délkách. Mnoho květin odráží ultrafialové světlo v pruzích a láká tak

hmyz na nektar. Mnoho lidí si myslí, že do sítě se chytá jen hmyz, který tam omylem vletí. Různé molekulární struktury proteinů hedvábí vede k jejich odlišným fyzikálním vlastnostem. Jednou z těchto vlastností je stupeň, ve kterém různé proteiny dokáží absorbovat, ohýbat nebo odrážet různé vlnové délky. Proto různé typy pavučin vypadají jinak. Plachetkovité sítě vypadají jako bílé či šedé, zatím co kruhové sítě se zdají být průhledné. Vlákna sklípanů a časných dvouplicních silně odrážejí ultrafialové světlo. Člověk je vnímá jako bílo šedé. Hmyz je vnímá jako bělavě modré. S kontrastem s prostředím jako půda či vegetace pohlcují ultrafialové světlo. Proč se jim hmyz tedy nevyhne? Odpovědí může být, že obě skupiny loví do sítí buď v noci nebo žijí na stínem místě. Proto je pravděpodobné že se tento znak vyvinul náhodně. Zdá se to být výhodné pro nadčeled' Deinopoidea s horizontálními sítěmi. Protože je ultrafialové světlo hlavní složkou slunečního záření a také hlavním navigačním znakem pro hmyz. V zastíněném místě jako je dutina stromu je pro vzhůru letící hmyz jasným cílem. Vertikální pavučiny (Araneoidea) se v mnoha ohledech liší od horizontálních (Deinopoidea). Jejich pavučiny odrážejí ultrafialové světlo jen velmi málo. Využívají jiné strategie. Loví za dne na otevřených prostranstvích. Výhodou je že síť snižuje viditelný kontrast mezi sítí a vším co je za ní. Navíc jsou vlákna téměř průhledná a světlo přes ně prochází. Kapičky agregátního lepidla rozptylují světelné louče do různých směrů, proto síť působí jako orosená. Toto zřejmě hmyz přitahuje. Všechno to přispívá k tomu, že i když hmyz síť lokalizuje, neurčí přesně, kde začíná a kde končí. Vědci zjistili, že když je zbavená lepkavých kapiček je málo viditelná a snáz do ní narazí. Když do sítě kořist narazí, může se uvolnit a to je pro pavouka problém. Hmyz se rychle učí a podruhé už do sítě nenarazí. Proto jsou sítě pavouků rodu *Neftila* také zářivé. Barvou hmyz lákají, můžou jí měnit podle světelných podmínek. U této sítě platí, že kdež do ní hmyz vletí a uvolní se, narazí i znovu a nepoučí se. Zřejmě pro to, že žlutá, bílá nebo modrá jsou i barvy květů a nespojují si je s nebezpečím, podobně berou zelenou. Když by se síť nabarvila jinou barvou, naučili by se, že je to nebezpečí.

### 3.11 Dekorace na pavučinách

Herberstein (2011) uvádí, že dekorace na pavučinách používá dvacet dva rodů v pěti čeledích. Vědci je rozdělují do dvou skupin: dekorace z hedvábí a jiného materiálu. Tvar a jejich uspořádání se liší. Dospělí jedinci *Argiope savignyi* (Strand, 1916), (Araneidae) někdy staví uprostřed sítě hedvábní disk. Ostatní jedinci tohoto rodu stavějí cik – cak pásy vláken, buď vertikálně (*Argiope aurantia*, Lucas, 1833), nebo diagonálně (*Argiope argentata*, Fabricius, 1775). Někteří pavouci jako *Lubinella morobensis*, (Opell, 1984) *Octonoba varians*

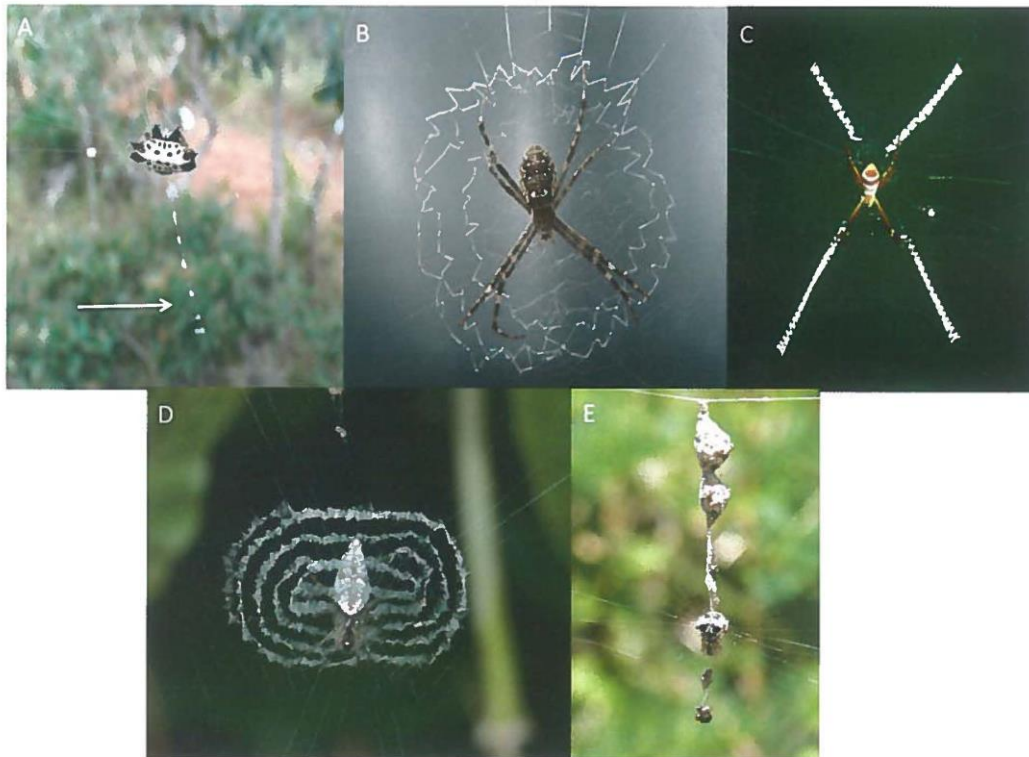
(Bösenberg & Strand, 1906), *Cyclosa sedeculata* (Karsch, 1879) stavějí kolem středu pás vláken. *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758), a *Micrathena sexspinosa* (Hahn, 1822) dělají na různých částech pavučiny hedvábné tečky. Na výzdobu jiným materiálem používají zbytky kořisti, rostlinný materiál, zbytky kokonu, které jsou začleněny do sítě. Existuje mnoho hypotéz, na co tyto dekorace slouží. Všeobecně je můžeme rozdělit podle vizuálního a nevizuálního charakteru (viz. Obr. 15).

Pravděpodobně nejstarší hypotéza o nevizuální vlastnosti je že slouží ke stabilizaci pavučiny. Stabilimentum, jako ho v roce 1895 nazval Simon, se podílí na strukturální stabilitě sítě. Bylo zjištěno, že u Uloboridae zlepšuje detekci kořisti. Humphreys (1992) zjistil, že husté kotoučovitě hedvábné napomáhá regulaci tělesné teploty, když na něj svítí slunce. Další hypotézy je, že regulují aktivitu aciniformních žláz. Aciniformní vlákna používají k obalení kořisti a také ke stavbě dekorací. Další skupina studií uvádí, že tyto dekorace způsobují vizuální interakci mezi pavoukem, kořistí a predátorem. Pro kořist jsou atraktivní, ochraňují pavouka před predátory a slouží jako výstražné znamení sítě. Atraktivnost pro hmyz byla vědecky prokázána laboratorními experimenty na pavoucích z rodů *Cyclosa*, *Octonoba*, *Araneus*, *Argiope* s diskovitými, lineárními a křížovými dekoracemi. No některé pozorování přímo nepotvrdili tuto funkci (Herberstein, 2011).

Herberstein (2011) uvádí, že teorie o antipredačních účincích je také podložena studii a experimenty. Zjistilo se, že sítě s dekoracemi rodu *Argiope*, pavouci žijící na Galapágách, negativně korelují s výskytem obratlích predátorů. Pavouk *A. argentata* si svoje sítě zdobí často. Když si tento středně velký pavouk udělá ve středu sítě dekoraci ve tvaru X působí pak pro ještěrky větší. Sojka chocholatá napadá častěji pavouky právě s dekorací. Pavouci *A. trifasciata* bez dekorace byli častěji napadáni vosami. Eisner a Nowicki v 1983 zjistili, že míra poškozených pavučin s dekorací byla nižší. Jedním z problému při přiřazení funkci je, že tvar je při mnoha druzích nekonzistentní a polymorfní.

Brunetta a Craig (2010) publikovali, že druh *A. argentata* vyskytující se na jihu USA ve střední a jižní Americe. Často si v síti vytvářejí ze 4 diagonálních paprsků neúplné X. Ta silně odráží ultrafialové světlo. Zbytek sítě z hlavních ampulárních, flageliformních vláken neodráží téměř žádné. Hmyz ho nedokáže identifikovat. Ve snaze vyhnout se aciniformním paprskům do něj narazí. Někteří si je zdobí pravidelně jiné ne. Často si je každý den zdobí jinak. Zřejmě proto že jejich hlavní kořisti jsou včely a ty si dokážou věci dobře zapamatovat. Pavouci zdobící si sítě pravidelně žijí kratší dobu, zatím co ty co zdobí nepravidelně, žijí stejně dlouho jako ty co nezdobí vůbec, a ještě chytí víc kořisti.

Dekorace z jiných materiálů neobdrželi tolik pozornosti. No některé druhy rodu *Neffila* svou kořist zakomponují do sítě a vytvoří pás. Laboratorní studie ukázaly, že to může sloužit jako zásoba potravy. Rozkládající se těla lákají další hmyz. Nicméně se studii v terénu prokázalo, že jejich přítomnost nemá žádný významný dopad na přežití a růst pavouků. Jeden druh rodu *Cyclosa* (Uloboridae) zahrnuje do své sítě zbytky kořisti, zbytky kokonu a části detritu. Hypotéza pro tento typ zní, že je to kamufláž. Nedávné studie ukázali, že tyto sítě lákají predátory, vosy. Pavučiny s dekoracemi napadají dokonce častěji, ale často je jejich pozornost odváděna právě na dekorace (Herberstein, 2011).



Obrázek č. 15: ukázka dekorací (zdroj: Herberstein 2011)

### 3.12 Geneticky založené rozdíly v dekoracích pavučin

Několik pozorování naznačují, že typ dekorace na pavučinách je dán geneticky a individuálně pavoukem. Existuje několik druhových specifíků ve vzoru a tvaru dekorace. Nápadný je ontogenetický posun v zdobení pavučin mezi mladými a dospělými pavouky, jako i rozdíly v rychlosti zdobení poukazuje na genetický základ. Většina mláďat staví diskovité dekorace, v dospělosti mají tendenci zdobit svou síť každý den jinak. Jedna studie zkoumala, zda je toto chování dědičné. Sledoval se *A. argentata* druh s velkou variabilitou dekorací v dospělosti a proto, že ne všichni jedinci si pavučinu zdobí. Zjistili, že je to ovlivněno



chováním rodičů. U *A. argentata* se udržuje polymorfní projev tohoto chování (Herberstein, 2011).

### 3.13 Plasticita dekorací na pavučinách

Dřívější snahy o identifikaci negenetických faktorů ovlivňujících plasticitu dekoraci u *Argiope*, nebyly úspěšné. Vědci se v laboratořích snažili zjistit, co všechno to ovlivňuje. Došli k závěru, že okrem extrémní teploty, svlékání a věku, ovlivňuje plasticitu dekoraci i stres. Několik dalších studií ukázalo, že několik abiotických a biotických faktorů ovlivňuje stavbu dekorací. Například že intenzita světla negativně působí na velikost dekorací. Několik studií ukázalo, že velikost dekorací není závislá na předešlém úspěchu z lovu. Vědci si myslí, že tvorbu dekorací ovlivňují aciniformní žlázy, z kterých vláken jsou vyrobeny. Velikost dekorací závisí na množství rezerv této žlázy, což je ovlivněno množstvím obalované kořisti. Pavouci s menšími zásobami stavěli menší dekorace. Myslí si, že dekorace mohou sloužit k fyziologické regulaci tvorby aciniformních žláz. Subadultní *A. keyserlingy* před posledním svlékáním zvětšuje svoje dekorace. Velké dekorace pak mohou sloužit jako zásoba proteinů (Herberstein, 2011).

Studie provedené v minulosti identifikovali mnoho výhod, které dekorace poskytují. Například, že slouží vizuálně jako lákadlo pro hmyz u *A. argentata*, *A. trifasciata*, *A. keyserling*, *A. versicolor*, *A. aurantia* a *Argiope aemula* (Walckenaer, 1841) Nedávné studii se zjistilo, že dekorace zvyšují možnost ulovení, při jejich zhotovování. Protože i araneofágní skákavky využívají dekorace k lokalizování pavouka. Experiment ukázal, že v přítomnosti skákavky snižuje frekvenci budování a také velikost dekorací. U *A. aemula* byli pavouci s dekoracemi více napadáni vosami, než pavouci bez dekorací. Dekorace hmyz vnímá a je možné, že když si dokážou predátoři dekorace spojit s pavoukem, dokáže si i kořist spojit dekorace s nebezpečím. Přesto že jejich barva může být podobná jejich potravě. Studie v budoucnu budou zkoumat, zda relativní klady těchto dekorací ovlivňují jejich plasticitu (Herberstein, 2011).

### 3.14 Kokon

Všichni pavouci používají vlákna na ochranu vajíček před fyzikálními a biotickým hrozbám (Netwing, 1987).

Kůrka a kol. (2015) publikovali, že některé druhy kladou málo velkých vajíček, jiné tisíce malých. Samice některých rodů kladou za život řadu snůšek, některé jen jednu. Vajíčka

jsou k sobě přilepena viskózní tekutinou, samice je obaluje hedvábnými vlákna do kokonu. U haplogynních pavouků je tvořen několika vlákny, u entelegynních složitou stavbou tvořenou vlákny z několika typů snovacích žláz.

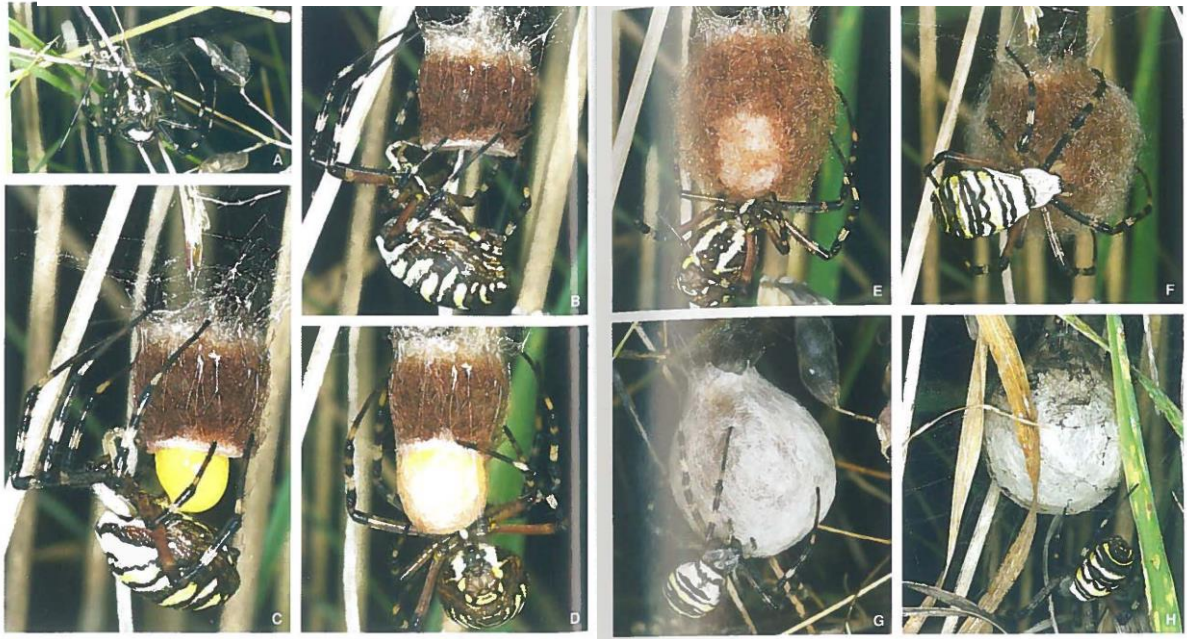
Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že složitý kokon mají křížáci například křížák pruhovaný (*Argiope bruennichi*, Scopoli, 1772). Samice vytvářejí bazální destičku, na kterou nakladou vajíčka, uzavřou je do komůrky, prostor okolo ní zaplní řídkými nadýchanými vlákny a vše uzavřou do pevné papírovité schránky (viz. Obr. 16). Takovéto kokony umožňují snůšce přezimovat. Vylíhlá mláďata vylezou z komůrky do prostoru s nadýchanými vlákny, kde se svlékají.

Stavba kokonu se ale může lišit i v rámci čeledi. Například skákavky rodu *Heliophanus* vajíčka nebalí, ale nakladou je do komůrky, ve které je hlídají. Skákavky rodu *Marpissa* na sebe vrství několik snůšek, které odděluje vrstvami hedvábí (Kůrka a kol., 2015).

Hedvábí poskytuje vajíčkům komplexní ochranu. Vlákna jsou hydrofobní, fungují jako tepelná izolace a barevné kokony pohlcují sluneční energii, ale hlavní funkcí je kamufláž. Stěna kokonu chrání vajíčka i mechanicky, proti proniknutí kusadel predátorů a kladélek parazitů. Vlákna navíc nesou repelentní látky odpuzující hmyz. Samice je schopna posoudit kvalitu kokonu, když se jí nepovede, sežere ho a vytváří nový (Kůrka a kol., 2015).

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že některé druhy zvyšují ochranu umístěním kokonu do ukrytu pod kůru, pod kameny, mezi spředené listy atd. Nebo ho kamuflují kousky detritu. Zápředka *Agroeca brunnea* (Blackwall, 1833) svůj kokon zavěšeny na krátké stopce den po dokončení oplácá bahnem. Někdy samice kokon hlídají, buď volně sedí v jeho blízkosti (snovačky, pokoutníci), nebo pro něj a sebe vytváří speciální zámotky (šestiočky, zápřednice, některé skákavky a skálovky), či nory (někteří slídáci). Samice některých druhů je nosí s sebou, u lovčků, třesavek či lepovek ho nosí v chelicerách, u slídáků ho mají připředený ke snovacím bradavkám. Pokud samice slídáka kokon ztratí, je schopná ho dlouho hledat, v případě, že jej nenajde přijme velikostně podobný předmět a pečuje o něj jako o kokon.

Brunetta a Craig (2010) publikovali, že Jan Henry Fáber francouzský entomolog, který v devatenáctém století zjistil, že pokud matce odebere kokon a následně jí dá na výběr mezi opravdovým a umělým, vybere si ten, kterého se dotkne nejprve a nadále ho zuřivě brání. Samice před vylíhnutím vytvářejí pomocí chelicerů v kokonu otvor, aby se mláďata snadněji dostali ven. Bez její pomoci by zahynuli. Vědci zjistili, že rod *Sycosa* má zvláštní chování co se týká péče o mláďata. Po vylíhnutí vylezou na matčino břicho, kde je může být i dvě stě. Takto zůstávají i pět až šest měsíců bez potravy protože matka nedokáže lovit.



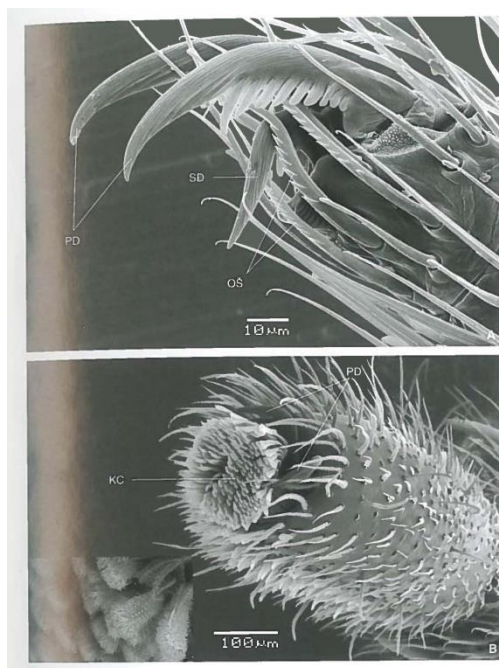
Obrázek č. 16: stavba kokonu u *A. bruennichi* (zdroj: Kůrka a kol., 2015).

### 3.15 Transport pomocí vlákna

Specifickým pohybem pro pavouky je spouštění se na vlákně. Používají ho k přesouvání a úniku před predátorem. Rychlost pádu zpomalují regulací vlákna. U fylogeneticky původních skupin např. třesavky, tak činí chopením vlákna zadním párem nohou. U odvozených skupin k tomu využívají valvu. K lezení na horu používají přední pár nohou, třetím párem nebo pedipalpy za sebou vlákno balí (Kůrka a kol., 2015).

Pavouk pohybující se po pevném povrchu čas od času na něm upevní pojistné vlákno. Udělá to tak že nastříká malý terčik, zhotovený z velmi jemných vláknem, které bylo zhotovené předním párem snovacích bradavek (Obrtel, 2005).

Pavouci stavějící kruhové sítě mají morfologické adaptace pro chůzi po vlákně. Mají mediální bazální čelisti na svírání vlákna. Mediální bazální čelisti se zaháknou za vlákno, zatím co štětina, z jedné strany ozubené, drží vlákno na místě (Herberstein, 2011) (viz. Obr. 17)



Obrázek č. 17: adaptace končetin pro chůzi po vláknech (zdroj Kůrka a kol., 2015)

### 3.15.1 Létání

Někteří dvouplícní pomocí ampulárních žláz dokážou vytvořit jakýsi balón a pomocí něj cestovat vzduchem. I když Sklípkani nemají ampulární žlázy některá mláďata to dokážou také (Brunetta a Craig, 2010). Pavouci se naučili vlákna používat pro plachtění vzduchem. Tímto jsou schopni se šířit na velké vzdálenosti. Proto má málokterý druh malý areál rozšíření. Fylogeneticky původní skupiny vzlétají tak, že z vyvýšeného místa se spouštějí na vlákně dolů, dokud je vítr i s vláknem neodtrhne. U odvozených skupin vylezou jedinci na vyvýšené místo, zvednou zadeček a začnou z něho vypouštět vlákno, dokud ho vítr i s ním neodnese (Kůrka a kol., 2015). Po určité době úspěšného letu často pavouk vyleze doprostřed. Zdvojené vláko klade vzduchu větší odpor a je snáze unášeno. Stoupavé proudy teplého vzduchu pak vynesou pavouka až do horních vrstev atmosféry. Spolu s drobným okřídleným hmyzem se tak stávají vzdušným planktonem. Podmínky příznivé pro létání, se nejčastěji vyskytují na sklonku léta a časném podzimu, období říkáme „babí léto“. Každoročně se tak vydávají na cesty mláďata slíďáků, běžníků, křížáků, skákavek, ale i dospělci plachetnatek a pavučenek (Obrtel, 2005). Nejzdatnějšími letci jsou plachetnatky rodu *Erigone*. Naopak šestiočky rodu *Dysdera*, se tímto způsobem nešíří vůbec (Kůrka a kol., 2015).

### 3.16 Lov kořisti

Pavouci jsou převážně masožravci, dosud bylo identifikováno více jak 90 druhů herbivorních pavouků. Vyskytují se na všech kontinentech kromě Antarktidy. Živí se převážně nektarem, listy pylovými zrny, semeny a výtrusy (Nyffeler, 2016).

Pavoučí morfologiči a fyziologiči poukazují na masožravý původ. Původně lovili kořist volně a hedvábí používali jako ochranu před vysicháním, nakonec se stala pomůckou pro lov. Nejdřív jako roury a tunely s padacími dveřmi, pro lov pozemní kořisti, kterou i dnes využívají sklípkonosi (Liphistiidae), sklípkani. Z dvouplnicích čeledí Atracinae staví trubicovité sítě. Jak se u hmyzu vyvinula schopnost létat, vyvíjeli se i sítě na jejích lov. Nicméně fosilní důkazy z tohoto období chybí (Herberstein, 2011).

Pavouci loví převážně menší, nebo stejně velkou kořist, jako jsou oni sami, ale mnoho pavouků loví i mnohem větší kořist (Wise, 1993).

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že většina pavouků detekuje kořist na základě jí vydaných vibrací. Ty mohou být přenášeny povrchem půdy, listu, sítě či vodní hladiny. Registrovat kořist očima jsou schopny především skákavky, díky výbornému zraku. Většina pavouků loví bez sítě. U některých skupin je lov pomocí sítě vázán na určité životní stádium. Samice rodu *Pachygnathapo* dospění opouštějí sítě a loví volně. Dospělý samec většinou už neloví, při posledním svlékání u nich mizí snovací žlázy produkující vlákna k lapání kořisti (flagelforní, agregátní, kribelové, parakribelové, pseudoflageliforní).

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že druhy s neúčinným jedem zabalují kořist zadním párem nohou do širokého pásu vláken. Křížáci kořist nejprve takto svážou a teprve poté jí kousnou. Pakřížáci ztratili jedové žlázy, balení do hedvábí je proto jediným způsobem znehybnění kořist konzumují zaživa.

Strategie lovu spoutáním je charakteristická pro některé skálovky. Když detekují kořist, začnou kolem ní rychle běhat a ze svých prodloužených snovacích bradavek na ní vypouštějí lepivá vlákna (Kůrka a kol., 2015).

Snovačky a lepovky si vyvinuli žlázy produkující rychleschnoucí kontrahující lep, pro znehybnění kořisti. Snovačky ho ze snovacích bradavek pomocí zadního páru nohou vrhají na kořist. Lepovky ho za 30 milisekund vystříknou z modifikovaných jedových žláz. Přitom chelicerami kmitají frekvencí 1800 Hz, takže výsledný „plivanec“ má tvar dvou klikatých čar (Kůrka a kol., 2015).

Křížák *Larinioides sclopetarius* (Clerck, 1757) žije parasociálně. Akumulace jejich kruhových sítí jim poskytuje lepší ochranu a umožňuje lovit více kořisti, když se vymaní z jedné, spadne do druhé. (Kůrka a kol., 2015).

Druhotně se u některých druhů schopnost spřádat pavučiny ztratila jako u běžníkovitých (Thomisidae), aktivně pronásledují kořist slíd'ákovití (Lycosidae), skákavkovití (Salticidae), listovníkovití (Philodromidae), paslíd'ákovití (Oxyopidae), lovčikovití (Pisuaridae). Skákavkovití také svou kořist stopují a využívají mimikry (Herberstein, 2011).

Kůrka a kol. (2015) uvádějí, že mnoho pavouků nepoužívá pavučinová vlákna k lovu kořisti. Jako někteří haplogynní pavouci – Dysderidae, Oonopidae, Scytodidae, zástupci skupiny Araneoidae specializovaní na lov síťových pavouků Nimetidae, někteří zástupci čeledi Hahniidae, zástupci skupiny Amaurobioidea specializovaní na lov mravenců, zástupci skupiny Lycosoidae – Oxyopidae, Pisauridae, Thomisidae, Lycosidae, a skupina Dionycha – Anyphaenidae, Liocranidae, Gnaphosidae, Clubionidae, Sparassidae, Philodromidae, Salticidae, Miturgidae, Eutichuridae, Trachelidae, Phrurolithidae.

### 3.17 Využití vláken

Chov pavouků na průmyslové využití vláken zmařili tři okolnosti: vlákna byla příliš tenká (mají jen několik setin milimetru), nedařil se velkochov nejvhodnějších křížáků, vzhledem k jejich sklonu ke kanibalismu a také proto, že bez sítí nepřijímají potravu (Buchar, 1998).

Díky dnešním znalostem může být spidroin syntetizován biotechnologicky, pomocí převodu plasmidů do bakterií, kvasinek, rostlin, nebo hospodářských zvířat. Pořád jsou tu ale překážky, jako optimalizace délky proteinu či zabezpečení dostatečného množství výroby. V budoucnu se díky molekulární biologii dočkáme různých typů vláken s novými vlastnostmi. Vlákna by měla široké využitelná například v biomedicině (Foelix, 2011). Pavoučí hedvábí by se dalo využít v chirurgii, jako šicí materiál nebo jako různé biomateriály v regenerativní medicíně. Vlákna jsou pro medicínu zajímavá, kvůli svým mechanickým vlastnostem a pro svou biologickou rozložitelnost. Jsou vhodné i formou obvazu, protože výrazně podporují hojení ran na kůži (Netwig, 2013). V moderní medicíně by se mohlo pavoučí hedvábí využívat při regeneraci nervových vláken. Také by se mohlo využívat pro regeneraci kostní tkáně. Takovíto biomateriál je lidským tělem tolerovaný (Foelix, 2011).

Pavoučí vlákno by se dalo využít na výrobu lehkých, přizpůsobivých a zároveň pevných a trvanlivých oděvů. Mohou sloužit také na výrobu lan, sítí na lov ryb, folií nebo pro biomedicínskou aplikaci léčivé látky (Netwig, 2013).

Nedávno bylo zjištěno, že přidáním malého množství kovů (zinek, titan, hliník) je vlákno ještě tvrdší a pružnější. Takovéto vlákno dokážou absorbovat až deset krát více energie. Mechanismus této reakce není známí, ale zřejmě jsou vodíkové vazby nahrazeny silnějšími kovovými (Foelix, 2011).

## 4 Závěr

Většina z nás si při pomyšlení na pavouka vzpomene na pavučinu. Tato všem známá struktura je složena z mnoha biologických látek, které společně vytvářejí jeden z nejvíce všestranných materiálů. Pavouci ho dokáží velmi dobře využít a budují úžasné útvary, které v živočišné říši nemají obdoby. Stavějí několika metrové pavučinové stěny i několika milimetrové pavučinky. Jsou dokonce schopni jí využít jako laso a stylem profesionální kovboj si chytit potravu. Vytvořit podobné syntetické vlákno je stále velmi náročné ale z postupujícím výzkumem můžeme v budoucnu očekávat velký pokrok ve využívání vlákna v medicíně, v průmyslu, v kultuře a v mnohých dalších odvětvích.



## 5 Seznam literatury

- Buchar, J., Kůrka, A. 1998. Naši pavouci. Academia. Praha. 162 s. ISBN: 8020003312.
- Bellmann, H. 2004. Pavouci. Příroda do kapsy. NS Svoboda. Praha. 96 s. ISBN: 802051046x.
- Blackledge, T. A., Coddington, J. A., & Gillespie, R. G. 2003. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations?. *Ecology Letters*, 6(1), 13-18.
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(13), 5229-5234.
- Brunetta, L., Craig, C. L. 2010. Spider Silk: evolution and 400 million years of spinning, waiting, snagging and mating. New Haven. Yale University Press. USA. p. 229. ISBN: 9780300149227.
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J. A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS One*, 6(6), e21710.
- Coddington, J. A., Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spider (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22. 565-592.
- Craig, C. L., Reikel, C., Herberstein, M. E., Weber, R. S., Kaplan, D. Pierce, N. E. 2000. Evidence for diet effects on the composition of silk proteins produced by spiders. *Molecular biology and evolution*. 17. 1904-1913.
- Eberhard, W. G. 1990. Function and phylogeny of spider web. *Annual review of Ecology and Systematics*. 21, 341-372.
- Foelix, R. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford University Press. USA. p. 336. ISBN: 9780195095937.
- Foelix, R. 2011. *Biology of Spiders*. Oxford University Press. USA. p. 432. ISBN: 9780199734825.

- Herberstein, M. E. 2011. Spider behaviour: flexibility and versatility. Cambridge University Press. New York. ISBN: 9780521749275.
- Humphreys, W. F. 1992. Stabilimenta as parasols: shade construction by *Neogea* sp. (Araneae: Araneidae, Argiopinae) and its thermal behaviour. Bulletin of the British Arachnological Society. 9. 47-52.
- Jackson, R. R., & Hallas, S. E. 1986. Comparative biology of *Portia africana*, *P. albimana*, *P. fimbriata*, *P. labiata*, and *P. shultzi*, araneophagic, web-building jumping spiders (Araneae: Salticidae): Utilisation of webs, predatory versatility, and intraspecific interactions. New Zealand journal of zoology, 13(4), 423-489.
- Kůrka, A. 2015. Pavouci České republiky. Praha: Academia. 621 s. ISBN: 9788020023841.
- Nentwig, W. (Ed.) 1987. Ecophysiology of Spiders. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. p. 448. ISBN: 9783642715549.
- Nentwig, W. (Ed.) 2013. Ecophysiology of Spiders. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. p. 529. ISBN: 9783642339882.
- Nyffeler, M., Olson, E. J., & Symondson, W. O. 2016. Plant-eating by spiders. Journal of Arachnology. 44(1). 15-27.
- Obrtel, R. 2005. Nebojte se pavouků. Moravské zemské muzeum. Brno. 156 s. ISBN 8070282215.
- Ortlepp, C. S., Gosline, J. M. 2004. Consequences of forced silking. Biomacromolecules. 5. 727-731.
- Vollrath, F., Downes, M., Krackow, S. 1997. Design variability in web geometry of orb-weaving spider. Physiology and Behavior. 62. 735-743.

Vollrath, F., Selden, P. 2007. The role of behaviour in the evolution of spiders silk, and webs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 38. 819-846.

Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological web*. Cambridge university press. p. 344. ISBN: 9780521310611.

Wheeler, W. C., Hayashi, C. Y. 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistic – the International Journal of the Willi Henning Society*. 14. 173-192.

### **Internetové zdroje**

World Spider Catalog (2017). World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 18.0, accessed on (1.4.2017)