

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



Nepřátelé pavouků

Bakalářská práce

Autor práce: Štěpán Fiřt

Obor studia: Veřejná správa v zemědělství a krajině

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

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Nepřátelé pavouků" 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 _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D. za jeho odborné rady, trpělivost a pomoc při zpracování této bakalářské práce. Dále bych rád poděkoval své rodině a přátelům, kteří mě podporovali a poradili mi během psaní této bakalářské práce.

Nepřátelé pavouků

Souhrn

„Nepřátelé pavouků“ je velmi rozmanitá a rozšířená skupina, týkající se mnoha druhů, rodů až řádů. Ačkoli zástupci všech těchto skupin aktivně útočí na pavouky, mnohdy se vzájemně liší důvodem či příčinou tohoto útoku. Proto je zejména rozdělujeme na: predátory, parazity a parazitoidy, přičemž každý z těchto oddílů se vyznačuje jiným způsobem lovecké strategie i celého života.

Predátoři disponují širokou škálou loveckých strategií od přímého napadení pavouka (např. čeleď Salticidae), až po vlákání nevědomé kořisti do pasti (např. čeleď Mimetidae). Vzhledem ke koevoluci pavouků, se u některých skupin stávají tyto strategie také velmi sofistikovanými. Rozdílné metody lovu nemusí být výhradně rozdílné jen mezi řády, ale často se liší i mezi příbuznými rody.

Parazitoidi nemají potřebu pro svůj život a vývoj zabíjet pavouka okamžitě, paraziti vůbec, a proto ke své činnosti využívají mnoho efektivních a mnohdy i specifických strategií. Největší zastoupení nepřátel – parazitoidů a parazitů asociovaných s pavouky je v řádu Hymenoptera.

Pro specifitější určování jsou výše uvedená rozdělení dále členěna podle životních fází, ve kterých se napadený pavouk nachází. Z této klasifikace se dá usuzovat, že bude zásadní rozdíl mezi strategiemi použitými na aktivní a nebezpečné dospělé, či juvenilní pavoučí jedince, a parazitování na jejich vajíčkách.

Kromě specializovaného lovu či různorodé parazitace, je několik zástupců „nepřátel pavouků“ schopných manipulovat chování svého hostitele, za účelem zvýšení šance přežití larev, vyvíjejících se uvnitř nebo na povrchu pavoučího těla. Jedny z nejpozoruhodnějších manipulací chování pavoučího hostitele je například u hlístic (Mermithidae), které „donutí“ pavouka vyhledat vodní prostředí, i za cenu, že se pavouk utopí, nebo u blanokřídlých (lumci skupiny *Polysphincta* genus-group), kteří vyvolají změny v snovací činnosti pavouka, za účelem vybudování úkrytu pro zakuklení larvy parazitoida.

Klíčová slova: Predátor, parazit, parazitoid, kleptoparazitoid, araneofagie

Enemies of spider

Summary

"Enemies of spiders" is a very diverse and widespread group, concerning many species, genera and orders. Although representatives of all these groups actively attack spiders, they often differ between the reason or cause of this attack. Therefore, in particular, we divide them into: predators, parasites and parasitoids, each of these compartments being characterised by a different way of hunting strategy and of life.

Predators have a wide range of hunting strategies ranging from directly attacking a spider (e.g. the Salticidae family) to luring unconscious prey into a trap (e.g. the Mimetidae family). Due to the coevolution of spiders, for some groups these strategies also become very sophisticated. Different hunting methods may not only differ between orders, but they often differ between related genera.

Parasitoids have no need for their life and development to kill a spider instantly, neither do parasites, so they use many effective and often specific strategies for their activities. The largest group of enemies – parasitoids and parasites associated with spider, is within the order of Hymenoptera.

For a more specific determination, the above divisions are further broken down by the life stages in which the attacked spider is found. It is conceivable that from this classification, there will be a fundamental difference between the strategies applied to active and dangerous spider adult or juvenile spider individuals and parasitism on its eggs.

In addition to specialized hunting or varied parasitisation, several representatives of "enemies of spiders" are even able to influence the behaviour of their host, which rapidly increases the chances of survival for larva's, during its development inside of or on the surface of spiders body. One of the most remarkable of spider hosts is for example done by Nematode (Mermithidae), which „forces“ the spider to look for a water environment, even for the cost of drowning itself, or Hymenoptera (ichneumon of Polysphincta genus-group) who are able to induce changes into spiders spinneret in order to build a shelter for pupation of parasitoids larva's.

Keywords: Predator, parasite, parasitoid, kleptoparasitoid, araneophagy

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Pavouci (Araneae) jako kořist	3
3.1	Nutriční hodnota pavouků	3
3.2	Pavouk jako nebezpečná kořist	3
3.3	Snovací činnost	5
3.4	Morfologie pavoučího hostitele	6
4	Hlístice (Nematode) asociované s pavoučím hostitelem	7
4.1	Bionomika Mermithidae	7
4.2	Morfologické změny	8
4.3	Změny chování	9
4.4	Dosah hostitele a výskyt infekce	9
4.5	Jiné hlístice	10
5	Blanokřídlí (Hymenoptera)	10
5.1	Lumkovití (Ichneumonidae)	11
5.1.1	Ephialtini	11
5.1.1.1	Predátoři pavoučí snůšky	11
5.1.1.2	„ <i>Polysphincta</i> genus-group“ a síťový pavouci	12
5.1.1.3	„ <i>Polysphincta</i> genus-group“ a síťový pavouci	12
5.2	Hrabalkovití (Pompilidae)	14
5.3	Kutilkovití (Crabronidae a Sphecidae)	15
5.3.1	Lovecké chování	15
5.3.2	Důsledky pavoučí paralýzy	16
5.3.3	Zásobování	16
5.3.4	Dopad lovu Crabronidae a Sphecidae na populace pavouků	17
6	Dvoukřídlí (Diptera)	17
6.1	Endoparazitoidi	18
6.1.1	Kulatěnkovití (Acroceridae)	18
6.1.2	Kuklicovití (Tachinidae)	18
6.2	Predátoři a parazitoidi vajíček	19
6.2.1	Roupcovití (Asilidae)	19
6.2.2	Dlouhososkovití (Bombyliidae)	19
6.2.3	Octomilkovití (Drosophilidae)	19
6.2.4	Břežnicovití (Ephydriidae)	19
6.2.5	Zelenuškovití (Chloropidae)	20

6.2.6	Hrbilkovití (Phoridae).....	20
6.2.7	Masařkovití (Sarcophagidae).....	20
7	Pavouci.....	21
7.1	Ostníkovití (Minetidae).....	21
7.1.1	Predace na pavoucích.....	21
7.2	Skákavkovití (Salticidae).....	22
7.2.1	Lovecké strategie	23
7.2.2	Rod <i>Portia</i>	25
7.2.2.1	Lov síťových pavouků	25
7.2.2.2	Lov skákavek	25
7.2.3	Rod <i>Phiale</i>	26
7.3	Archaeidae	26
7.3.1	Lov kořisti.....	27
8	Kleptoparaziti.....	27
8.1	Kleptoparaziti živící se pavučinovými vlákny	27
8.2	Reakce hostitele	28
9	Obratlovci (Craniata), jako nepřátelé pavouků.....	28
10	Závěr	30
11	Literatura.....	31
11.1	Knižní zdroje	31
11.2	Odborné články	31
11.3	Webové stránky.....	39

1 Úvod

Tato bakalářská práce se zabývá problematikou týkající se nepřátel pavouků, a to jak přímých, tak nepřímých. S ohledem na poměr zástupců obou skupin, se považuje hlavní zaměření na přímé nepřátele pavouků, kterými jsou predátoři, paraziti a parazitoidi. Nepřímým škůdcem, je pro pavouky skupina kleptoparazitů, uvedená ke konci této bakalářské práce.

Pavouci, jakožto jedni ze zástupců skupiny globálně rozšířených organismů, neobývají pouze větší vodní plochy (např. moře a oceány), disponují řadou různorodých a často specifických životních strategií. Kvůli osidlování klimaticky mnohotvárných typů habitatů, se jejich schopnosti lovu a přežití přizpůsobily tamnějším příkořím, od podnebí po rizika ze stran predátorů.

Základním a pro většinu zástupců nepostradatelným talentem je tvorba pružných, ale také velmi pevných vláken, za pomoci evolučně velmi dobře vyvinutých snovacích žláz. Zpravidla nejčastějším využitím vláken mnohými zástupci je budování pavučin, které slouží nejen k jejich ochraně, ale i k lapení kořisti. Kromě výstavby sítí, jsou u některých druhů vlákna používána při lovu, například při slaňování na nic netušící kořist.

Tímto způsobem však bývají loveni i samotní pavouci. Několik pavoučích čeledí obsahuje zástupce, specializující svou loveckou strategii výhradně na další pavouky. Predace se může lišit podle životního stádia pavouků. Kromě dospělých jedinců, mohou být primárním cílem útoku i nehybná vajíčka. Jen proto, že jsou vajíčka nehybná a bezbraná, nemusí jejich predace znamenat jednoduchý proces. V mnoha případech jsou bráněna dospělým jedincem, který je schopen velmi přesně, a hlavně rychle, detekovat pohyb na své pavučině. Proto i v těchto směrech predace došlo k zásadním strategickým modifikacím. Naprostá většina druhů totiž konzumuje pavoučí vajíčka jen v larválních stádiích. Z tohoto důvodu je cílem mnoha útoků „jen“ naklást vajíčka do hnízda.

Život parazitů a parazitoidů bývá u většiny zástupců podstatně komplexnější než u predátorů. Stejně jako pavouci jsou i tyto skupiny velmi rozšířené a mnoho z nich je asociováno jen a pouze na pavouky. Kvůli druhové rozmanitosti jsou životní strategie zastoupeny od přímých a primitivních až po stupňovité a velmi sofistikované. Každý z těchto zástupců do značné míry ovlivňuje život hostitele. Ačkoli se každý jedinec živí na svém hostiteli, liší se v míře poškození tkáně, což může mít za následek usmrcení pavouka. Existují specializované skupiny, které jsou schopny do jisté míry ovlivňovat chování hostitele ve svůj prospěch.

2 Cíl práce

Cílem práce bylo sestavení přehledu hlavních predátorů a parazitických organismů, které napadají pavouky v jejich přirozeném prostředí. Přehled bude tvořen podle relativní, vědecké a především zahraniční literatury, věnované asociacím pavouků s jejich predátory, parazity, parazitoidy a jinými organizmy, kteří mají negativní dopad na pavouky, a to na úrovni jedince, populace či celého společenstva.

3 Pavouci (Araneae) jako kořist

Pavouci (Araneae), se v živočišné říši řadí do kmene členovci (Arthropoda) a třídy pavoukovci (Arachnida). Jejich vysoká druhová rozmanitost z nich dělá největší známý řád pavoukoců. Jsou rozmístěni po celém světě a dobývají všechny typy habitatů, snad s výjimkou vzduchu a otevřeného moře. Dosavadní diverzita pavouků je 48 642 druhů ze 128 čeledí (World Spider Catalog 2020).

Většina pavouků je relativně malá (2 - 10 mm délka těla), ale jsou i velcí zástupci, například „tarantule“ může dosáhnout délky těla 80 - 90 mm. Samičky pavouků jsou téměř vždy větší a dožívají se vyššího věku než samci.

Pavouci jsou až na pár výjimek predátoři, převážně bez vyšší potravní specializace. Mnoho z nich loví kořist za pomoci svých sítí, pastí vyrobených z pavučiny a jiní loví aktivně. Nejčastějším typem kořisti pro pavouky jsou zástupci hmyzu (Insecta), ale častou potravou jsou i ostatní členovci (Ruppert et al. 2004).

3.1 Nutriční hodnota pavouků

Podle základní teorie hledání potravy, by potrava měla být určována energetickým obsahem a velikostí kořisti. Navzdory tomu, se postupnými výzkumy dochází k hypotéze, že masožravci regulují příjem specifických živin (Schmidt et al. 2012).

Schmidt et al. (2012) testoval hypotézu, že složení živin kořisti a historie výživy predátora ovlivňuje intenzitu hledání a výběr kořisti. Pro tento experiment byl použit slíďák druhu *Pardosa milvina* (Hentz, 1844) čeledi Lycosidae. Během určité doby byl vystaven pouze kořisti, obsahující jen některé potřebné živiny. Po doplnění kořisti s chybějícími živinami byl predátor pozorně sledován. Výsledkem pozorování je, že ačkoli predátor zabil téměř stejné množství od obou druhů, konzumoval převážně kořist obsahující potřebné živiny.

Jensen et al. (2011) pozoroval schopnost pavouka *Pardosa prativaga* (L. Koch, 1870), příjmu a regulace potřebných látek. Výzkumem bylo dokázáno, že dobře živený jedinec obsahuje vyvážené množství látek s vyšším množstvím proteinů. Proteiny jsou u pavouků, stejně jako u většiny predátorů, přijímány ve větších dávkách kvůli schopnosti jejich efektivní přeměny na energii. Toto zjištění, vyjma nebezpečí z jejich lovu (viz kapitola „Pavouk jako nebezpečná kořist“), činí z většiny pavouků živinově vyváženou stravu, se zvýšeným množstvím proteinů.

3.2 Pavouk jako nebezpečná kořist

Jako mnoho různých druhů zvířat si i pavouci vyvinuli mnoho způsobů obrany proti predátorům (Pekár 2014). Pavoučí obrana byla podle Ruxton et al. (2004) rozdělena do dvou hlavních odvětví. Účelem primární neboli pasivní obrany, jako například krypse (viz Obrázek 1) (kryptické zbarvení) a mimikry (napodobování), je snížit riziko napadení predátorem. Pokud predátor navzdory primární obraně zaútočí, pavouk použije sekundární neboli aktivní obranu, jakou může být únik, zvyšující šanci na přežití (Pekár 2014).

Pasivní obrana je dále dělena do pěti kategorií (Ruxton et al. 2004):

- anachoresis - je definován jako druh, který vychází pouze během noci, kdežto během dne se ukrývá v jeskyni, noře, či jiném úkrytu
- crypsis (krypse) - je-li druh zbarvený do vzoru pozadí (viz Obrázek 1)
- masquerade - pokud druh napodobuje jakýkoli nepoživatelný předmět rozložením těla a končetin
- aposematism (aposematismus) - má-li pavouk kontrastní barevný vzor (např. černá a žlutá)
- Batesian mimicry (Batesovské mimikry) - pokud se pavouk výrazně podobá jinému zvířeti



Obrázek 1 Krypse pavouka *Menemerus sp* (Autor: Muhammad Mahdi Karim)

Aktivní obrana pavouka má mnoho prvků, které navyšují jeho šance na úspěšný únik či sebeobranu. Jedním z těchto prvků je schopnost autotomie. Při zachycení predátorem (či kořistí při nepovedeném lovu) je pavouk schopen odtrhnout chycenou končetinu a uniknout. Tato končetina doroste jen u juvenilních jedinců, avšak nedoroste do přirozené délky (Brown et al. 2018).

Mnoho skupin pavouků má na svém těle mnoho jemných chloupků. Kromě vnímání okolí mohou být tyto chloupky nápomocny při napadení predátorem. Několik skupin, jako jsou například sklípkani rodu *Epebopus*, při ohrožení předvádí krátké švihy makadly jako obranou reakci. Během těchto pohybů se chloupky odlomí a odletí (Foelix et al. 2009). Pozorování Foelix et al. (2009) dokázalo, že je tato schopnost pro predátora velmi dráždivá a nepříjemná.

Pro útočníky je nejnebezpečnějším obranným mechanismem většiny pavouků jed. Ačkoli je primárním účelem jedu paralyzovat nebo rovnou zabít kořist, jeho včasné využití při sebeobraně může jedinci zachránit život (Ruxton et al. 2004). Wigger et al. (2002) prokázal, že zástupci druhu *Cupiennius salei* Keyserling, 1877 jsou schopni při kousnutí regulovat množství vypuštěného jedu podle situace. Hlavním důvodem regulace je pro pavouky omezené množství jedu. Proto je vypuštěné množství úměrné velikosti a rezistenci oběti. Michálek et al. (2019) uvedl, že efektivita použité látky je zvýšena u preferované kořisti.

Mnoho zvířat, pro snížení rizika predace, modifikuje své okolí a ani pavouci nejsou výjimkou. Jedním z hlavních účelů pavučinového vlákna je jak lov kořisti tak i aktivní obrana proti predátorům (viz. snovací činnost) (Manicom et al. 2008).

3.3 Snovací činnost

Snovací činnost je pro pavouky zcela typická a pro většinu z nich i velmi důležitá. Pavouci však nejsou jediní živočichové, u kterých nacházíme snovací žlázy potřebné pro tuto aktivitu. Existuje více druhů hmyzu, jež využívá podobný orgán, než kolik je všech druhů pavouků dohromady. V případě těchto organismů však produkty snovací činnosti nejsou tak všestranně využitelné jako u pavouků. Obecným termínem „pavučina“, tolik používaným právě pro produkty snovací činnosti pavouků, lze chápat a používat nejen pro samotné vytvořené vlákno, ale i pro jakékoliv z něj utkané dílo (Ruppert et al. 2004), viz Obrázek 2.



Obrázek 2 Pavoučí síť „Pavučina“ (Autor: Luc Viatour)

Je známo mnoho různorodých typů snovacích žláz, jež pavoukům vytváří vlákna. Rozeznáváme pak zejména základní žlázy, jež se v podobné struktuře vyskytují u většiny druhů. Jinými typy žláz se pak mohou vyznačovat pouze různé jednotlivé skupiny či jejich malé soubory. Avšak shoda konkrétních typů žláz neznamená tvorbu též vláken. Je známo nejméně šest druhů snovacích žláz, z nichž každá vytváří jiný druh vláken (Ruppert et al. 2004).

Většina z těchto žláz jsou jen rozměrově drobné a nachází se v bezprostřední blízkosti snovacích bradavek. Tvar jejich vývodů (tzv. spigotů) je většinou podobné stavby. Na pohled vypadají jako krátké ze dvou částí složené duté chloupky, které se od těla zužují. Vlastní žláza se pak skládá ze tří částí: štíhlého koncového oddílu, objemného rezervoáru a dlouhého trubicovitého vnitřního vývodu; z nichž každá je tvořena velmi odlišnými buněčnými strukturami (Buchar & Kůrka 1998).

Hlavní a tudíž primární funkcí vlákna vytvořeného ampulátními žlázami je jištění pavouka během přesouvání. Většina pavouků se při této činnosti nejčastěji pohybuje hřbetem

směrem dolů, přičemž v daných sekvencích vypouští a přilepují vlákno k určitému podkladu (a to i pavouci nestavící síť). U konce podkladu (např. větve) mohou vlákno vypouštět i po větru a čekat až se zachytí. Za určitých podmínek a okolností mohou někteří pavouci tímto principem na větrem unášené pavučině dokonce i sami odletět a jednoduše se tak přemísťovat (Buchar & Kůrka 1998).

Využívání ampulátních žláz k rychlému úniku či návratu není jediná schopnost aktivní obrany spojená se snovací činností. Samotná pavučina představuje překážku a nelehký přístup predátora k jejímu majiteli. Ve většině případů je spředená z mnoha lepkavých vláken tvoří pavoukovi bezpečnější zázemí (Manicom et al. 2008).

Pavouci mají v kloubu každé ze svých osmi končetin velmi citlivé smyslové orgány detekující vibrace pavučinových vláken. Vyjma klimatických vlivů, které pavouk okamžitě rozpozná, vibrace způsobují kořist nebo predátor. V případě nezkušeného predátora vlastník sítě bezprostředně vycítí nebezpečí a podle situace reaguje (Jeong & Kim 2014). Nicméně někteří specializovaní predátoři (např. zákeřnice *Stenolemus bituberus* Stål, 1874) dokážou přelstít i tak vyvinutý smyslový orgán pouhým brnkáním na vlákna pavučiny v rytmu napodobujícím kořist (např. Salticidae).

Postupem evoluce a nátlaku predátorů, se různé skupiny pavouků začali zdokonalovat v rozličných způsobech obrany (Blackledge et al. 2008). Blackledge et al. (2003) popisuje hypotézu tvorby třírozměrné pavučiny, která by mohla být adaptací na predaci ze strany čeledi kutilkovitých označované jako „mud-dauber wasps“. Pro pavouky dalším užitečným evolučním postupem je používání viscidního záchytného vlákna. Produkce a přilnavost je o mnoho rychlejší než u klasické adhezivní pavučiny, a proto je budovatel vystaven nebezpečí po nesrovnatelně kratší dobu (Blackledge et al. 2008).

3.4 Morfologie pavoučího hostitele

Kromě snovacích žláz, mají pavouci charakteristickou tělesnou stavbu pavoučího těla, která je tvořena ze dvou hlavních částí: z přední části zvané prosoma (hlavohruď) a ze zadní části označované jako opisthosoma (zadeček). Tyto dvě hlavní části těla jsou spojeny stopkou (petiolus) (Ruppert et al. 2004).

Funkce prosomy neboli hlavohrudi je zejména vykonávání pohybu, zajišťování příjmu potravy a je také místem nervové integrace pavouka (místo centrálního nervového systému). Naproti tomu opisthosoma zabezpečuje hlavně vegetativní funkce těla pavouka čili tělesné pochody jako např. trávení, oběhovou soustavu, dýchání, vylučování, rozmnožování nebo výrobu hedvábí (pavučiny) (Foelix 1996).

Opisthosoma je válcovitého tvaru, z níž u některých skupin pavouků navíc vyrůstají trny či jiné výběžky (Preston-Mafham 1998). Prosoma je na vrchu kryta hřbetní a ventrální destičkou, respektive krunýřem a hrudní kostí. U všech druhů pavouků slouží jako místo pro připojení šesti párů končetin, kterými se v postupném pořadí rozumí: jeden pár kousavých chelicer (klepítka), druhý pár pedipalp (makadel), za nimiž se nachází čtyři páry chodících nohou (Buchar & Kůrka 1998).

Chelicery jsou rozděleny do dvou částí, které jsou zakončeny „tesáky“, jež jsou u většiny druhů jedovaté. V horní části chelicer se nachází silné „vousy“ sloužící pro filtrování pevných hrudek obsažených v jimi přijímané potravě.

U dospělých samců pavouků jsou pedipalpy, tedy makadla, modifikovány do kopulačních orgánů. Toto je zcela výjimečný rys, který dosud nebyl zaznamenán u žádných jiných druhů členovců. (Ruppert et al. 2004).

4 Hlístice (Nematode) asociované s pavoučím hostitelem

Mezi hlístice (škrkavky) lze zařadit i několik druhů, které se vyznačují parazitismem na pavoucích. V těchto případech časná juvenilní stádia hlístic vstupují do opistosomu (zadečku) napadeného pavouka a živí se na jeho tkáních. Účinky parazitování se nejčastěji projevují redukcí svalů, střev a reprodukčního systému, což nakonec vede k tzv. parazitické kastraci (Poinar 1985).

Hlístice jakožto paraziti pavouků mohou být vnímány ve dvou hlavních aspektech. První pojetí chápe hlístice jako druh infekce, která se přirozeně vyskytuje a v literatuře se s touto interpretací lze setkat již na přelomu 19. a 20. století. Tyto dochované záznamy se týkají hlístic z čeledi Mermithidae (řád Mermithida), velké skupiny, která parazituje výhradně na bezobratlých, zejména na členovcích (Nentwig 1987). Nejstarším dochovaným důkazem je 40 milionů let stará parazitovaná fosilie pavouka čeledi běžníkovitých (Thomisidae) zalitá v Baltském jantaru (Poinar 2005).

Druhý aspekt se týká některých rhabditoidních hlístic, jež byly izolovány z půdy nebo z hmyzu v půdě žijícího. V simulovaných laboratorních podmínkách určité druhy těchto hlístic prokázaly schopnost infikovat a zabít pavouky. Avšak často bývají vynechány, protože na rozdíl od zástupců čeledi Mermithidae, tyto háďátka (například *Neoaplectana* a *Heterorhabditis* sp.) způsobují úmrtnost hostitele během 2-3 dnů po kontaktu (Nentwig 1987).

4.1 Bionomika Mermithidae

V základním životním cyklu Mermithidae lze rozeznat základních pět fází (Poinar 1983). V prvním stádiu hlístice ukládají vejce do značně vlhkého typu habitatu. Výzkum Penney & Bennett (2006) ukázal, že ačkoli se většina zástupců Mermithidae pohybuje převážně u vody, jsou i skupiny, které kladou vajíčka na listy trav v bahnitých oblastech.

Po krátké době od snesení vajec nastává druhá fáze juvenilních (tzv. infekčních juvenilních nebo preparazitických juvenilních) jedinců. Na tuto etapu navazuje kontakt se samotným hostitelem, kdy vývojové stádium hlístice vstupuje do jeho tělních dutin a pokračuje ve vývoji až do třetího stadia parazitární juvenilnosti (Nentwig 1987). Ranade & Prakash (2016) pozorovali zástupce čeledi Sparassidae při lovu kobylek v oblasti popisující Penney & Bennett (2006).

Po dokončení tohoto vývoje parazit dosahuje zralého postparazitického mladistvého třetího stupně, který dál roste a než dosáhne dospělosti, ještě se dvakrát svléká (Nentwig 1987). Tento základní cyklus lze různě chápat a upravovat, ale v zásadě jej lze modifikovat do dvou základních typů na přímý a nepřímý cyklus.

Přímý cyklus, který je mezi zkoumanými hlísticemi, zahrnuje jediného vývojového hostitele. Preparazitický juvenilní stupeň se líhnou z vajec uložených v prostředí a vstupují a vyvíjí se uvnitř přístupného hostitele až do postparazitického juvenila. Tato fáze se následně

vrací zpět do prostředí, aby dospěla, spárovala se a nakladla další vajíčka (Poinar et al. 1976; Allard & Robertson 2003; Penney & Bennett 2006).

Nepřímý cyklus na rozdíl od prvního zahrnuje nejméně dva hostitele tedy jednoho nebo více paratenických (rezervoárových) hostitelů a jednoho vývojového hostitele (Poinar et al. 1976). Dospělci ukládají svá vejce přímo do vodního prostředí nebo poblíž vodních zdrojů (Penney & Bennett 2006). Tato vejce jsou požitá různými druhy bezobratlých (larvy hmyzu, ploštěnky, kroužkovci), v jejichž střevech se z vajec líhnou larvy. Následně preparazitičtí juvenilní jedinci vniknou do tkáně a zahájí dormanci („klidové stádium“) (Poinar et al. 1976). Dormance je přerušena pouze za předpokladu, je-li původní paratenický hostitel požit vývojovým hostitelem (Lida & Hasegawa 2003). Hlístice pak dokončí svůj vývoj v predátorovi a objeví se jako postparazitický mladistvý. Tento cyklus zahrnuje dvě další proměnné k normální, přímé formě vývoje (Poinar et al. 1976).

Jednou proměnnou je šance, že paratenický hostitel (hostitel stojící mimo vývojový cyklus parazita) padne za kořist vhodnému predátorovi, a ke splnění druhé proměnné je třeba, aby se parazitovaný hostitel vrátil do vodního prostředí ve chvíli, kdy je hlístice připravena jej opustit (Poinar et al. 1976).

Ranade & Prakash (2016) pozorovali zástupce Mermithidae opouštějícího hostitele čeledi Sparassidae mimo vodní prostředí (podobná situace viz Obrázek 3). K úmrtí pavouka došlo ještě před opuštěním těla parazitem, který následně kvůli nepřítomnosti vody zahynul. Po bližším zkoumání Ranade & Prakash (2016) zaznamenali vzhled prosomy, který byl na rozdíl od tmavého a pomačkaného zadečku, průhledný a zachovalý.



Obrázek 3 Hlístice (Mermithidae) po opuštění pavouka čeledi maloočkovití (Sparassidae) (Autor: Wynand Uys)

4.2 Morfologické změny

Vnější morfologické abnormality jsou obvykle jednou ze známek parazitismu pavouků hlísticemi čeledi Mermithidae. Např. skrze hostitelův povrch těla (integument) lze dobře zahlédnout smotek parazita, protože hlístice obvykle zaujme prostor celého břicha infikovaného

jedince a příležitostně i jeho hlavohrud' (Nentwig 1987). Infikovaní pavouci proto často v pozdějších stádiích vývoje parazita vykazují oteklé břicho (Lida & Hasegawa 2003; Košulič & Mašková 2019).

Leech (1966) uvedl, že parazitovaný druh pavouka *Pardosa glacialis* (Thorell, 1872) měl buď nadměrně zvětšenou hlavohrud', případně ji měl nakloněnou do strany. Dále byly pozorovány příznaky jako malformovaná makadla (pedipalpy), oproti normálu kratší a tlustší nohy, jakož i špatně vyvinuté nebo zcela chybějící některé mužské sekundární sexuální charakteristiky. U samic rovněž docházelo i ke změně vnější genitální struktury (epigynum). Nentwig (1987) pozoroval, že u infikované samičky druhu *Pardosa furcifera* (Thorell, 1875) byla změněna vnější genitální struktura, a u samce druhu *Xysticus durus* (Sorensen, 1898) se zase vlivem parazitismu pozměnil kopulační orgán.

Vnitřní účinky parazitismu hlístic zahrnují zase redukci trávicích žláz a parazitární kastraci. Toto bylo zaznamenáno u pavouků napadených *Aranimermis aptispicula* (n.g., n.sp.) (Poinar & Benton 1986). V extrémních případech mohou být poškozeny i další orgány. Leech (1966) také uvedl, že parazitismus u druhu *P. glacialis* vedl ke ztrátě hlavních svalů v části hlavohrudí, celého trávicího a reprodukčního systému, a způsobil také různé stupně parazitické kastrace jak u samečků tak i u samic.

Navzdory předešlým příkladům, Meyer (2014) a Rodrigues et al. (2005) u infikovaných pavouků nezaznamenali žádné morfologické změny.

4.3 Změny chování

Je známo, že např. paraziti kmene hlístic mohou ovlivnit chování napadnutých jedinců, neboť právě k dokončení životního cyklu parazita jsou nezbytné určité behaviorální odchylky jeho hostitele. Např. jak již bylo zmíněno výše, hlavní změnou chování u pavouků infikovaných některými druhy dospělých hlístic je jejich častější migrace ke zdroji vod, což je pro hlístice s nepřímým cyklem ideální místo pro opouštění svých hostitelů (Poinar 1985; Allard & Robertson 2003; Meyer 2014). Toto nadměrné přemísťování k vodním zdrojům bylo zaznamenáno i u pavouků parazitovaných druhem hlístice *A. aptispicula*, kdy infikovaní jedinci enormně často vycházeli ze sousedních lesů a polí, aby se shromáždili právě u vodních zdrojů (Nentwig 1987).

Nentwig (1987) po zkoumání mygalomorfního pavouka rodu *Atypoides*, obecně zvaného „turret spider“, uvedl, že během sledovaného období opustily své nory pouze tři jedinci a všichni tři se vyznačovali konečným stádiem infekce hlísticemi. Leech (1966) zaznamenal, že v týdnů před tím, než se objevily zástupci čeledi Mermithidae, přestali parazitovaní slídáci *P. glacialis* přijímat potravu, ale zato vypili hodně vody. Rovněž uvedl, že infikovaní jedinci byli velmi pomalí a když se přiblížil, nepokusili se ani uniknout.

4.4 Dosah hostitele a výskyt infekce

Mnoho rozličných druhů pavouků, kteří představovali různé návyky ve vyhledávání potravy bylo vystaveno parazitismu hlísticemi čeledi Mermithidae. Leech (1966) prokázal, že u zástupců *P. glacialis* v Kanadě bylo zhruba 1 % populace parazitováno. Výskyt parazitismu ve vybraných oblastech podél nevysychavých toků dosáhl podle Meyer (2014) a Allard &

Robertson (2003) více než 8 %, zatímco jedince vyskytující se v sušších oblastech často žádná infekce nepostihla (Nentwig 1987).

Nentwig (1987) zaznamenal, že v kalifornské populaci *Atypoides riversi* O. Pickard-Cambridge, 1883 bylo navzorkováno a pitváno celkem 109 jedinců všech velikostí, přičemž bylo zjištěno, že devět jedinců (zhruba 8 %) bylo infikováno mermitidními hlísticemi. Rovněž byl stanoven také výskyt smíšených infekcí ve společném hostiteli. Byla zkoumána dvojice hlístice čeledi Mermithidae spolu s mouchou čeledi kulatěnkovitých a posléze i dvojice hlístice stejné čeledi Mermithidae tentokrát s mouchou čeledi Tachinidae. V obou případech bylo zkoumáno, zda se oba dané organismy vyskytovaly společně v jednom pavoukovi.

4.5 Jiné hlístice

Členové rodu *Neoaplectana* patří do čeledi Steinernematidae řádu Rhabditida. Zahrnují zhruba dvanáct druhů, které se nacházejí v půdě v různých částech světa. Přirozené infekce těchto nematod byly omezeny na hmyz a kvůli jejich vlastnostem se komerčně vyvíjejí specializovanými firmami (Poinar 1985; Lulamba & Serepa-Dlamini 2020). Životní cyklus *Neoaplectana* se radikálně liší od životního cyklu mermitidů, protože zahrnuje symbiotickou bakterii, která zabije hmyz do 48 hodin po kontaktu (Nentwig 1987).

Členové rodu *Heterorhabditis* patří do čeledi Heterorhabditidae řádu Rhabditida. Zahrnují tři nebo čtyři druhy, které se vyskytují po celém světě, zejména v teplejším podnebí. Cyklus *Heterorhabditis* je velmi podobný cyklu *Neoaplectana*, protože také mají infekční juvenilitu ve třetí fázi, která nese bakterie rodu *Xenorhabdus* (Poinar & Thomas 1985). Kromě morfologických znaků se jedno rozlišení mezi dvěma rody soustředí podle typu reprodukce. Infekční stádia *Heterorhabditis* se vyvinou v hermafroditické samičky, zatímco u *Neoaplectana* se vyvinou v samečky i samičky (Nentwig 1987).

Ze zprávy Platnicka & Sedgwicka (1984) je patrné, že byl několikrát zaznamenán nález hlístic na živých pavoucích, kteří požívali zbytky nedávno zemřelých pavouků rodu *Liphistius*. Ve většině případů byli tito původně považováni nekrofágové identifikováni jako bakteriofágní hlístice, které se živí živými bakteriemi, jež souvisí s rozkladem mrtvých pavouků (Nentwig 1987).

5 Blanokřídli (Hymenoptera)

Řád blanokřídlných disponuje nejvyšším počtem přirozených predátorů, parazitů a parazitoidů pavouků. Každý jedinec je vybaven žlázami s velmi účinným jedem, který značným způsobem napomáhá ulovit a / nebo parazitovat pavouky (Helsdingen 2011).

Pro všeobecnou rozmanitost se tento řád dále dělí na základě dvou parazitických strategií. První strategie je endoparazitismus, kdy se koinobiontní (bez omezení hostitele) larva vyvíjí uvnitř hostitele. Pavouk se tedy dál nerušeně živí a pokračuje v dalším vývoji. Druhý způsob strategie je ektoparazitismus. Během něj se larvy vyvíjejí, jakožto idiobionti, což má za následek okamžité ochromení hostitele (Herniou et al. 2013; Moreau & Asgari 2015).

5.1 Lumkovití (Ichneumonidae)

Vosí čeleď lumkovití je největší a velmi důležitou součástí řádu blanokřídlých a navíc také obsahuje bohatou a druhově pestrou škálu parazitoidů. Jejich pozoruhodná rozmanitost je fakticky globální, neboť se zástupci těchto druhů nachází na mnoha rozličných místech od chladných planin arktické tundry, přes rovníkové deštné pralesy, až po subarktické ostrovy (Gauld et al. 1992).

5.1.1 Ephialtini

Ačkoli je pro parazitoidy asociace s pavoučími hostiteli jednou z nejsložitějších interakcí, právě kmen Ephialtini zvládl tuto nelehkou adaptační výzvu velmi dobře (Korenko & Giovanni 2019). Patrně i z tohoto důvodu je dnes se svými 28 rody označován, jako nejpočetnější skupina parazitoidů týkající se pavouků (Matsumoto 2016).

Pro přesnější specifikaci je kmen Ephialtini dále dělen do dvou ekologických skupin podle jimi požadovaného hostitele. První z nich je skupina parafyletických (označení pro odůvodněně přesunutého člena přirozené skupiny do jiné) rodů, jenž zahrnuje parazitoidy orientované na pavoučí vajíčka. Druhou kategorií je skupina rodů *Polysphincta* genus-group, jejíž zástupci se již označují jako pravý parazitoidi pavouků (Korenko & Giovanni 2019). Jsou to koinobionti a ektoparazitoidi výlučně asociovaní na pavouky se všestrannou specializací (Eberhard & Gonzaga 2019).

Matsumoto (2016) využitím spolehlivé molekulární analýzy rozdělil „*Polysphincta* genus-group“ do tří navazujících podskupin. Jako první byla oddělena podskupina *Schizopyga*, vyhledávající hostitele mezi pavouky, kteří z pavučinových vláken budují vlastní úkryty, například „funnel webs“ (tříchtýřovité sítě) či „egg-laying chambers“ (komory pro kladení vajec). Další dvě podskupiny *Acrodactyla* a *Polysphincta*, spojuje upřednostňování hostitelského pavouka, který tvoří a obývá otevřenou pavučinu (Matsumoto 2016).

5.1.1.1 Predátoři pavoučí snůšky

Pavouky a běžným parazitoidismem na jejich vajíčkách, se vyznačuje hned několik významných rodů, jako jsou např. *Zaglyptus*, *Clistopyga*, *Tromatobia* a další (Yu et al. 2012), které Matsumoto (2016) řadí do skupiny Sericopimpla genus-group. Dalším společným rysem těchto rodů je vyhýbání se konfliktu s pavouky bránícími hnízdo nebo kladení vajec do pavoučí snůšky. Schopnost vyhledávání hostitele, může být umocněna chemickými výpary z vláken samotných kokonů, což vede k rychlejšímu nalezení cíle (Matsumoto 2016).

Fitton et al. (1988) svým pozorováním dokládá interakci lumka *Tromatobia lineatoria* (Villers, 1789) s různými druhy pavouků jak síťovými, například *Araneus diadematus* Clerck, 1757 a *Gongylidium rufipes* (Linnaeus, 1758), tak i nesíťovými *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802). Kromě interakce rodu *Tromatobia* byla potvrzena i asociace u rodu *Zaglyptus*, ve chvíli, kdy byl ve vaječném kokonu *Clubiona* spp., nalezen zástupce druhu *Zaglyptus varipes* (Gravenhorst, 1829) (Fitton et al. 1988).

5.1.1.2 „*Polysphincta* genus-group“ a nesít'ový pavouci

Druhové zastoupení v rodech *Brachyzapus*, *Piogaste*, *Schizopyga* a dalších, zastupujících asociací s nesít'ovými pavouky, není příliš vysoké (Yu et al. 2012). Navzdory tomuto nedostatku si však byli jedinci řadící se do těchto rodů schopni vyvinout vlastní strategie přežití a prosperity.

Jednou z metod je schopnost larvy *Brachyzapus nikkoensis* Uchida, 1928, efektivně přimět hostitelského pavouka k budování takzvaného „závoje“, který je mnohem odolnější než klasická pavučina a dokáže snést nápor mrchožroutů či predátorů (Matsumoto 2009).

Kromě larev si i dospělí jedinci vyvinuli schopnost snadnější reprodukce. Nentwig (1987) pozoroval, jak dospělá samička parazitoida rodu *Schizopyga* prokousala díru do pavučinového hnízda a nakladla vajíčka přímo na tamějšího hostitele.

5.1.1.3 „*Polysphincta* genus-group“ a sít'ový pavouci

Do této skupiny patří mnoho významných rodů, z nichž některými jsou:

Rod *Polysphincta* je v mnoha směrech stále neprobádaný, na což poukazuje zejména skutečnost, že značné množství druhů v ní zahrnutých dosud není zaznamenáno a jen málo je známo o jejich biologii (Gauld 1991). Z dosavadních záznamů je však zřejmé, že tento rod obsahuje více než 27 druhů a v Americe je velmi hojný (Yu et al. 2012).

Při porovnání výsledků zkoumání bylo zjištěno, že na rozdíl od středoamerických a jihoamerických druhů, které převážně útočí na pavouky rodu *Cyclosa* a *Allocyclosa*, jsou evropské druhy výhradně zaměřené na čeleď Araneidae (viz Obrázek 4) (Gauld & Dubois 2006).

Podle dosud zveřejněných záznamů, jsou larvy několika druhů rodu *Polysphincta* velmi schopné v dovednosti behaviorálně manipulovat se svým hostitelem. Larvální stádia *Polysphincta koebelei* Howard, 1892 např. přimějí hostitele vybudovat z pavučích vláken kokón ve tvaru pyramidy (Bovee & Leech 2014). Dalším případem jsou zástupci *Polysphincta tuberosa* (Gravenhorst, 1829), jejichž hostitel je nucen místo dvourozměrné sítě stavět trojrozměrnou pro zlepšení obrany z více směrů (Korenko et al. 2014).



Obrázek 4 Pavouk rodu *Araniella* s ectoparazitoidem rodu *Polysphincta* (Autor: Paul Meers)

Ačkoli je tento rod zastoupen jen třemi druhy, vyznačuje se velmi specifikovanou asociací na pavouky čeledi Araneidae (Yu et al. 2012). Značně významný druh *Sinarachna pallipes* Holmgren, 1860, je znám tím, že během své parazitace, způsobuje změnu výstavby pavučiny hostitelského pavouka z dvourozměrné na síť trojrozměrnou (Korenko et al. 2014).

Podobně jako rod *Sinarachna*, obsahuje i rod *Reclinervellus* velmi málo druhů. Tito parazitoidi se výhradně specializují na pavouky rodu *Cyclosa*. *Cyclosa* po napadení do svých sítí vestavuje tzv. stabilimentum, které zvyšuje schopnost maskování hostitele, a tudíž i šanci na bezpečný vývoj parazitoida (Matsumoto & Konisho 2007)

Tento rod je se svými 49 druhy právem označován, jako největší rod z *Polysphinctini* (Gauld & Dubois 2006). Zaměřují se především na pavouky čeledi Theridiidae, přičemž pouze 4 druhy vyhledávají pavouky z čeledí jiných (Korenko et al. 2011). Většina těchto zástupců je známa specifickou manipulací hostitele a změnou jeho stavitelských návyků. Tyto změny jsou pak často závislé na typu obývaného biotopu (Gauld & Dubois 2006).

Podobně jako u předešlého rodu *Reclinervellus*, má i *Zatypota* zástupce, konkrétně *Zatypota albicoxa* (Walker, 1874), jehož činností napadený pavouk vytváří třírozměrné síť bez dalšího úkrytu (Matsumoto & Takasuka 2010).

Druh *Zatypota anomala* (Holmgren, 1860) je ponejvíce spojován s pavouky čeledi Dictynidae, přičemž využívá strategie rozdílné od ostatních *Zatypota*. Larvy udržují pavouka ve středu husté spleti cribelátových (lepkavých) vláken. Tato spleť pavoučích vláken bývá účinnou ochranou před potenciálními predátory, a proto dosud nebyla pozorována žádná jiná speciální modifikace sítě (Korenko 2017).

5.2 Hrabalkovití (Pompilidae)

Hrabalky jsou zpravidla predátoři a parazitoidi rozměrově větších pavouků (Costa et al. 2004). Obecně platí, že hrabalkovití neloví pouze jeden konkrétní druh pavouků, ačkoli mohou dávat přednost určitým skupinám (Foelix 1996). Pavouci jsou pak loveni pouze samičkami hrabalek čeledi Pompilidae, pro zajištění vývoje svých larev. Genitální struktury těchto predátorů a parazitoidů se postupem evoluce modifikovali do žihadla, díky kterému po vpíchnutí specifických látek dochází k paralýze nepřítele (Kumpanenko & Gladun 2018).

Většina hrabalek využívá různé životní strategie, které je činní poměrně specifické. Nejčastějším životním stylem je u této čeledi, idiobiontní parazitoidismus, během kterého je hostitel zabit či trvale paralyzován (Strand 1986).

Benamú et al. (2020) zaznamenal rod *Minagenia*, jehož životní styl je mezi zástupci hrabalek čeledě Pompilidae, relativně vzácný. Kromě skutečnosti, že koniobiontní larvy jsou endoparazitoidi, je jich hlavním znakem dlouhodobější přežívání hostitele. Po krátkodobé paralýze, kdy larva ulpí v hemolymfě pavouka, je pavouk schopen se dále vyvíjet.

Hrabalky vždy staví hnízdo čítající několik buněk, z nichž každá obsahuje larvu (viz Obrázek 5) (Auko et al. 2013). Auko et al. (2013) sledoval dva zástupce hrabalek, stavějící hnízda. Ačkoli se hnízda velikostně lišily, obě odpovídali průměru pěti buněk na jedno hnízdo.



Obrázek 5 Hnízdo čeledi hrabalkovitých (Pompilidae) (Autor: Chris Johnston)

Hlavním rozdílem odlišující čeledi Pompilidae a Crabronidae je způsob, kterým dochází k zásobování hnízd. Jak již bylo zmíněno výše, hrabalky z čeledi Pompilidae se zaměřují na lov velkých pavouků, proto do každé buňky hnízda zpravidla umísťují pouze jednu kořist (Auko et al. 2013).

Například hrabalka *Episyron rufipes* (Linnaeus, 1758) většinou upřednostňuje čelěď křížákovití (Araneidae), zatímco druh *Pompilus cinctellus* Spinola, 1808 vyhledává čelěď skákavkovití (Salticidae) (Andrietti et al. 2008). Některé další vosy jako jsou například rod

Anoplius, využívají rychlejší, ale nebezpečnější strategii pro získávání potravy. Během této metody neloví svou vlastní kořist, ale útočí a okrádají jiné zástupce čeledi hrabalkovitých (Foelix 1996).

Bristowe (1941) popsal reakci pavouka na přítomnost hrabalek, jako náhlé strnutí připomínající strach, následované pokusem o útěk. Podle Petrunkevitch (1926) je reakce pavouka podmíněna pachem, jenž vzrušená vosy vylučuje. Tuto reakci však všichni pavouci nesdílí.

Gwynne (1979) pozoroval obranné strategie rodu *Geolycosa*, během kterých se pavouk snažil vosu odstrčit nebo se pokoušel o udržení defenzivní bariéry z písku. Další vyjímkou je pavouk rodu *Amaurobius*, který neprojevuje žádný náznak strachu. V případě lapení vosy do pavučiny neváhá, a zaútočí na ni (Bristowe 1941).

5.3 Kutilkovití (Crabronidae a Sphecidae)

Původní nadčeleď Sphecidae, byla podle fylogenetického (hledání příbuznosti na základě toho, že všechny organismy měly společného předka) výzkumu Melo (1999), rozdělena do skupin Sphecidae (sensu stricto), Apidae (sensu lato) a Crabronidae.

Další velkou skupinou jsou kutilky z čeledí Crabronidae a Sphecidae, jejichž kořist zahrnuje různé druhy hmyzu a pavouků. Bohart a Menkem (1976) zaznamenali na 7600 známých druhů uspořádaných do 11 podčeledí a 28 kmenů. Nentwig (1987) uvedl, že jediné podčeledi zahrnující lovce pavouků jsou Larrinae a právě také Crabroninae. Obě tyto podčeledi zahrnují jen několik rodů označovaných jako pavoučí predátoři a to: *Sceliphron*, *Chalybion* a *Miscophus*. Lze ještě poznamenat, že vosy z čeledí Crabronidae útočí hlavně na pavouky tvořící pavučiny (Rehnberg 1987).

5.3.1 Lovecké chování

Zástupci z čeledi Crabronidae používají k vyhledání pavouků následující techniky:

- vosy přistanou na vyvýšeninách, které kontrastují s okolím;
- poklepávání tykadly o povrch, za účelem detekce pavouků, kteří se udržují v kryptické pozici nebo se skrývají na místech, kam vosy nevidí;
- zkoumání a trhání pavučiny, pro jednodušší přístup ke kořisti;
- vábení pavouků za pomoci agresivních mimiker (Coville in Nentwig 1987)

Kutilky rodu *Miscophus* loví spíše jako hrabalky z čeledi Pompilidae než jako ostatní příbuzní z čeledi Crabronidae (Stetsun et al. 2019). *Miscophus* většinou loví na zemi nebo v její blízkosti. Nejčastěji loví v blízkosti pavoučího hnízda, což vyplývá z pozorování Kurczewskiho (1982), jenž zaznamenal, že zástupci rodu *Miscophus* lovili pavouky ve vzdálenosti pouhých 1,4 m až 24 m od vchodu do jejich hnízda.

Další lovecká strategie těchto jedinců spočívá ve vplížení se do stíněných prostor pavoučího úkrytu, kde jsou schopni ulovit i kořist, jež je příliš velká na to, aby ji unesli při letu (Stetsun et al. 2019).

Samičky se při lovu rychlými přelety přemísťují mezi místy, na kterých pozorují okolí a vyhledávají kořist, přičemž je jejich vizuální pátrání doprovázené neklidně vyhlížejícími

pohyby, mácháním křídel a houpáním břicha (Kurczewski 1969; Stetsun et al. 2019). Obecně hledají pavouky ukryté:

- pod kameny, větvemi a listy;
- v prasklinách a hmyzích norách;
- v pavučinách nalezených u kořenů a stonků nízko rostoucích rostlin

Vosa se po objevení pavouka rychlým výpadem vrhne směrem k němu, přidrží ho končetinami a následně jej bodne zespod do měkké části jeho těla (Coville in Nentwig 1987).

5.3.2 Důsledky pavoučí paralýzy

Pavouci se nikdy zcela nezotaví z bodnutí a paralýzy, jak vos kutilkovitých, tak ani hrabalkovitých. Jakýkoli pohyb jejich nohou a makadel zůstává víceméně nekoordinovaný. Většina pavouků, jež se stanou kořistí, přežijí jen tak dlouho, aby poskytli larvě vosy své tělo jako čerstvou potravu. Když pavouci opustí vosí hnízdo, často umírají během několika dnů, avšak větší dobře živení pavouci mohou přežít i několik týdnů a ve vzácných případech dokonce déle než měsíc (Coville in Nentwig 1987).

Nentwig (1987) a Stetsun et al. (2019) konstatují, že Crabronidae směřují své bodnutí k nervovým gangliím kořisti. S největší pravděpodobností bodají přímo skrz membránové oblasti kolem pánve nebo v oblasti úst (Coville in Nentwig 1987; Stetsun et al. 2019).

5.3.3 Zásobování

Zástupci čeledí Crabronidae a Sphecidae naplňují každou část svého hnízda třemi a více pavouky. Například denní počet úlovku pavouků se může pohybovat v rozmezí 11 až 44 (Coville a Coville 1980). Počet kořisti na každou část hnízda, je zásadně ovlivněna relativní hojností pavouků a jejich velikostí (Coville in Nentwig 1987).

Cross et al. (1975) pozoroval, že *Trypoxylon politum* Drury, 1773 v Severní Americe na začátku sezóny lovil zejména více menších pavouků. Postupem času však přecházel na menší množství větších pavouků, avšak biomasa zásob na tutéž část hnízda zůstala relativně konstantní.



Obrázek 6 Otevřené buňky hnízda druhu *Sceliphron curvatum* (F. Smith, 1870) (Autor: Thomas Hofstätter)

5.3.4 Dopad lovu Crabronidae a Sphecidae na populace pavouků

Obě tyto skupiny jsou označovány, jako potenciálně důležitý faktor úmrtnosti pavouků, a to zejména v mladých larválních stádiích (Blackledge et al. 2003). Množství útoků čeledi Crabronidae, Sphecidae a Pompilidae na síťové pavouky, čítá okolo 93 %, ze všech příchozích útoků (Raynor 1997). McQueen (1978) zaznamenal 99% úspěšnost těchto vos, při lovu dospělých jedinců čeledi Slíďákovitých. Jakožto regulátoři pavoučí populace, jsou přímo závislí na jejich hojnosti. Dá se předpokládat, že při zvýšení množství pavouků, jakožto potravy, by vosy Crabronidae jistě reagovali navýšením svých počtů (Coville in Nentwig 1987).

6 Dvoukřídlí (Diptera)

Ačkoli řád Blanokřídlí obsahuje mnoho známých přirozených nepřátel pavouků, řád dvoukřídlí také zahrnuje několik známých skupin působících nejen jako predátoři, ale především jako parazitoidi vajec či kokonů pavouků (Gillung & Borkent 2017).

Známými příklady jsou zástupci čeledi Chloropidae, Sarcophagidae a Asilidae. Jako překvapivý fakt lze shledat skutečnost, že jsou tyto mouchy schopné uložit svá vajíčka do pavoučích kokonů navzdory tomu, že kokonová stěna bývá obvykle velmi tvrdá a často i velmi dobře maskovaná (Foelix 1996).

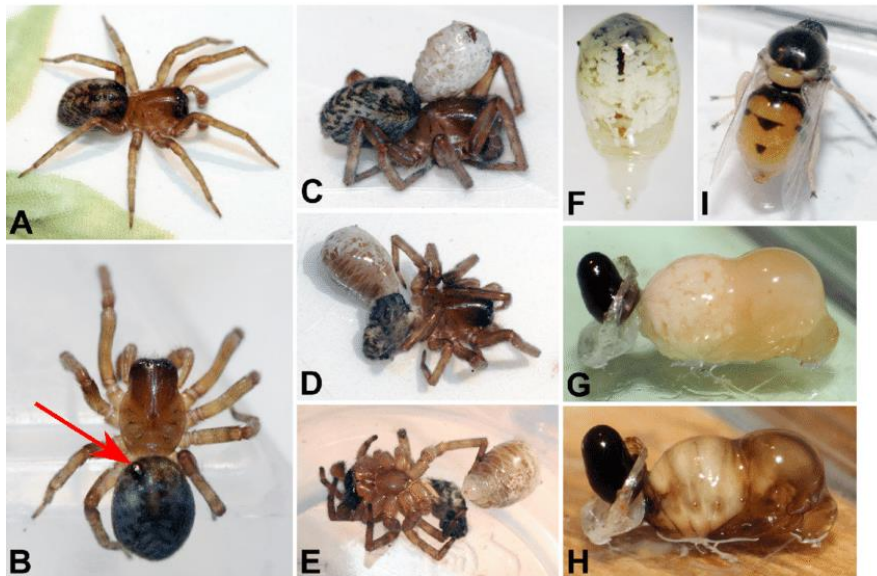
Jedinou skutečně koevolvovanou, hostitelem omezenou parazitoidní čeledí dvoukřídlich, asociovanou primárně na pavouky, je endoparazitická čeleď kulatěnkovití (Acroceridae). Jediní možní konkurenti těchto much, jakožto endoparazitů pavouků, jsou významní zástupci kmene hlístic (Poinar in Nentwig 1987). Vincent & Schlinger (in Nentwig 1987) zaznamenali ojedinělý případ, kdy pavouk *Atypoides riversi* O. Pickard-Cambridge, 1883, sloužil současně jako hostitel hlístice, tak i jedince kulatěnkovitých (*Eulonchus*).

6.1 Endoparazitoidi

6.1.1 Kulatěnkovití (Acroceridae)

Jedinci z této čeledě jsou kosmopolitně rozšířené druhy, absentující pouze v oceánských (vulkanických) ostrovech a polárních oblastech (Nentwig 1987). Zástupci jsou rozděleni do zhruba 520 druhů v 50 rodech (Gillung & Winterton 2019) a dále se potom dělí do tří podčeledí: Acrocerinae, Panopinae a Philopotinae.

Schopností larev kulatěnkovitých je aktivní vyhledávání hostitele. Vajíčka rodu *Acrocera* jsou nakladena do substrátu, kde se postupem času vylíhnou a čekají na procházejícího hostitele (Schlinger 2003). Při kontaktu s pavoukem larva opustí substrát, po končetině pavouka vyleze na úroveň prosomy a následně prokouše díru jako vstup do hostitelova břicha. Dále se larva živí na pavoučích útrobách, avšak nepoškozuje k životu potřebné tkáně. Po dostatečném vývinu larva svého hostitele usmrtí, přichytí se k pavučině a zakuklí (viz Obrázek 7) (Schlinger in Nentwig 1987; Larrivé & Borkent 2009).



Obrázek 7 Vývoj larvy druhu *Acrocera orbiculus* (Fabricius, 1787) z pavouka rodu *Amaurobius erberi* (Keyserling, 1863) (Autor: Frits Broekhuis)

Koevoluce způsobila, že primitivní zástupci podčeledi Panopinae, jsou ve všech případech asociovány s podobně primitivní formou sklípkanů, zatímco pokročilejší kulatěnkovití parazitují na více vyvinutých Araneomorphae (Foelix 1996).

Schlinger (in Nentwig 1987) uvádí, že délka života dospělých jedinců je obvykle poměrně krátká a trvá od 3 dnů do 1 měsíce. Zástupci kulatěnkovitých ročně dosahují pouze jedné generace (v průměru zřídka 1,5) ale zdá se, že v případě mnoha jedinců podčeledi Panopinae může existovat pouze jedna generace každých 5 až 10 let v důsledku déle se vyvíjejících, nezralých stádií jejich hostitelských sklípkanů.

6.1.2 Kuklicovití (Tachinidae)

Kromě čeledi kulatěnkovití, se i zástupci čeledi kuklicovití právem řadí mezi endoparazity pavouků. Ačkoli se tyto parazité svým parazitismem většinou zaměřují zejména

na čeleď motýlů (Lepidoptera), byly zaznamenány i některé případy parazitismu na pavoucích (Wood 1987).

Vincent (1985) oznámil, že z celého jednoho chovu pavouků s příznaky parazitů, obsahovalo larvy kuklicovitých méně než 1 % jedinců.

6.2 Predátoři a parazitoidi vajíček

6.2.1 Roupcovití (Asilidae)

Tato čeleď obsahuje nejznámější zástupce predátorů řádu dvoukřídlí (Gillung & Borkent 2017). Roupcovití se zpravidla nezaměřují na jeden konkrétní druh kořisti, ale živí se celou řadou dalších členovců, což v daném habitátu napomáhá vyvážené regulace hmyzí populace (Joern & Rudd 1982). Dospělí jedinci roupcovitých útočí na vosy, včely, vážky, kobylky, jiné mušky a některé pavouky (Samin et al. 2010).

Navzdory predačním schopnostem čeledi roupcovití, pavouci tvoří méně než 1 % jejich stravy (Dennis et al. 2012).

6.2.2 Dlouhososkovití (Bombyliidae)

Dlouhososkovití jsou poměrně velkou čeledí řádu dvoukřídlých, jejíž většina zástupců jsou klasifikováni jako ekto- či endoparazitoidi zaměřeni svou činností zejména na larvy či kukly (Gillung & Borkent 2017).

Podle Gillung & Borkent (2017) je jediným známým důkazem, poukazujícím na ojedinělou výjimku parazitoidismu nebo predace čeledi dlouhososkovití na pavoucích, výzkumná práce Zaitsev & Charykulie (1981). Zaitsev & Charykuliev (1981) pozorovali jedince rodu *Petrorossia feti* (Zaitzev & Charykuliev, 1981), jenž se jako parazitoid nebo predátor vyvíjel na vajíčkách pavouků čeledi Oecobiidae.

6.2.3 Octomilkovití (Drosophilidae)

Octomilkovití je čeleď velmi četná a světově rozsáhlá. Z velké části se jedná o jedince pocházejících z tropů. Zahrnuje více než 4 000 druhů, avšak na území Evropy bylo popsáno jen kolem 120 druhů (Jedlička et al. 2009).

Jedinci podrodu *Titanochaeta*, se liší od všech ostatních zástupců čeledi octomilkovití v tom, že jsou parasitoidy (nebo predátory) pavoučích vajec. Na rozdíl od zbývajících zástupců rodu *Scaptomyza* vykazují jedinci *Titanochaeta* štíhlé, ostře špičaté styletové kladélko, které se velmi pravděpodobně přizpůsobuje životnímu stylu, tedy způsobu života jako parazitoid nebo predátor pavoučího vajíčka (O'Grady et al. 2003).

6.2.4 Břežnicovití (Ephydriidae)

Většina zástupců čeledi Břežnicovití se nachází v okolí mořských břehů či menších vnitrozemských vod (Zatwarnicki & Kahanpää 2014). Podle Foote (1984) jsou primární potravou této čeledi hlavně autotrofní organismy, například řasy.

Wirth et al. (1987) během pozorování zaznamenal, jak *Trimerina madizans* (Fallén, 1813) napadá vajíčka zástupce *Hypselistes florens* (O. Pickard-Cambridge, 1875) čeledi

Linyphiidae. Kvůli velkému množství larvou pozřených vajec, lze usoudit, že se jedná spíše o predátora než parazitoida (Foote 1984).

6.2.5 Zelenuškovití (Chloropidae)

O historii života většiny druhů této čeledi je známo jen velmi málo. Zahrnuje několik rodů, jejichž larvální stádia se živí jakožto parazitoidi či predátoři pavoučích vajec (Gillung & Borkent 2017).

Byla zaznamenána pozorování potvrzující, že larvy nejsou schopny dokončit svůj vývoj na jediném vejci, tudíž konzumují vajec několik, díky čemuž se již musí považovat za predátory (Barnes et al. 1992).

Někteří zástupci jsou zcela očividně oportunisté (přizpůsobují se okolnostem), neboť využívají různé druhy hostitelů nebo dokonce hostitele různých řádů, včetně kokonů motýlů (Lepidoptera) a ootéky (vaječná schránka) kudlanek (Mantodea) (Gillung & Borkent 2017).

6.2.6 Hrbilkovití (Phoridae)

Vzhledem k převážně saprofágnímu způsobu stravování zástupců hrbilkovití, je tato čeleď spojována spíše s uhynulými než s živými pavouky. Navzdory této skutečnosti se zde však najdou i skupiny označované jako predátoři pavoučích vajíček (Gillung & Borkent 2017). Guarisco (2001) svým pokusem potvrdil schopnost parazitismu a predace u jedince *Phalacrotophora epeirae* (Brues, 1902) na vajíčkách zástupce *Mimetus notius* (Chamberlin, 1923).

Kromě výše uvedených, obsahuje čeleď hrbilkovití i skupiny, které parazitují na živých dospělých pavoucích. Jedním z nich je i *Megaselia scalaris* Loew, 1866, jenž podle záznamů Machkour-M'Rabet et al. (2015) napadá sklípkanu *Brachypelma vagans* (Ausserer, 1875) rodu *Tliltocatl*. Dále Machkour-M'Rabet et al. (2015) uvedl, že v jednom zkoumaném sklípkanovi bylo nalezeno více než 500 larev much, ve všech třech vývojových stupních.

6.2.7 Masařkovití (Sarcophagidae)

Zástupci této čeledě jsou velmi odlišní od ostatních much řádu dvoukřídlých. Jedním z jejich hlavních znaků je ovoviviparie (vejcoživorodost), která jim umožňuje snášet líhnoucí se nebo již vylíhlé larvy.

Ačkoli se dospělci živí konzumací tělesných tekutin zvířat, nektarem či tekutými výměšky zvířat, larvy pro svůj vývoj potřebují zejména hodně bílkovin. Proto jsou tyto juvenilní stádia často ukládány na hnůj, rozpadající se materiál nebo velmi často také na otevřené rány savců (Pape 1996).

I v této čeledi se nachází několik zástupců označovaných za parazitoidy dospělých jedinců, nikoli predátory pavoučích vajíček. Schwendinger & Pape (2000) zaznamenal velmi neobvyklý případ dravého druhu *Metopia sinensis* Pape, 1986, jehož larvy zjevně zabíjejí hostitelského pavouka a dokončují většinu své larvální fáze na jeho uhynulém těle.

7 Pavouci

I nejzkušenější dravci se mohou stát obětí jiných lovců, a to platí také pro pavouky a jejich četné množství nepřátel. Hlavní nepřátelé pavouků jsou sami pavouci (Jackson 1992). Putující pavouci zaútočí na každého dalšího pavouka, kterého potkají. Oproti tomu pavučinotvorní pavouci útočí jen v situacích, kdy brání své území (Foelix 1996).

7.1 Ostníkovití (Minetidae)

Pavouci jsou často vnímáni zejména jako stavitelé pavučin, nebo jsou označováni jako tzv. běhaví lovci. Jsou však známy některé druhy, jež nemohou být přiřazeny ani k jedné z těchto kategorií. Např. existují tzv. „Web-invaders“ (neboli útočníci na pavučiny), což jsou pavouci, kteří běžně zabírají a následně používají pavučiny jiných pavouků. Tvoří tak jednu z nejdůležitějších aberantních (odchylujících se) skupin, jež se odlišuje od zaběhlého šablonovitého vnímání obecných životních a potravních strategií pavouků (Jackson & Whitehouse 1985; Benavides et al. 2017).

Zástupci čeledi ostníkovití (Bristowe 1958; Benavides et al. 2017), jsou obecně považováni za skupinu pavouků, jež napadají ostatní pavouky, přičemž využívají činnosti zvané vibrační agresivní mimikry (Curio 1976; Foelix 1982). Tito pavouci jsou tedy obecně považováni za nejvýznamnější příklady predátorů, kteří používají agresivní mimikry, neboť se jedná o zcela mimořádnou techniku, kterou predátoři při své činnosti obvykle nepoužívají (Wickler 1968; Benavides et al. 2017).

Většina informací, které jsou o těchto specifických jedincích dosud známy, mají původ z behaviorálních pozorování Bristowe (1941) jedince *Ero furcata* (Villers, 1789). U něhož bylo zaznamenáno, že se účelně přesouvá na okraje pavučin a „jemným trháním pavučinou“ napodobuje boj chyceného hmyzu, a tím láká pavouka, stavitele sítě, na dostačující vzdálenost, při níž na něj může zaútočit (Jackson & Whitehouse 1985).

7.1.1 Predace na pavoucích

Nejlépe popsany postup lovu pavouků čeledi ostníkovitých vychází z pozorování Jackson & Whitehouse (1985), kteří studovali chování dvou konkrétních jedinců a to *Mimetus sp.* Hentz 1832 a *Mimetus maculosus* Rainbow, 1904.

Chování obou zástupců bylo velmi podobné. Nejprve vyhledali pavučinu (zdánlivě náhodou), pomalu se k ní přesunuli a následně se stali neaktivními (ztuhli). Tato počáteční přestávka se velmi lišila v délce jejího trvání, s rozsahem od několika minut až do téměř 4 hodin. Samotný hostitelský pavouk se někdy stal aktivním, ale obvykle jen na krátkou dobu, kdy vetřelec čeledi ostníkovití vešel na jeho pavučinu. Nebyl však prokázán zřejmý vztah mezi trváním počáteční neaktivity jedince ostníkovitých a aktivitou hostitelského pavouka (Jackson & Whitehouse 1985).

Jackson & Whitehouse (1985) nezaznamenali přesný důvod, proč se predátor čeledi ostníkovitých při počátečním vstupu na pavučinu okamžitě nenatočil směrem k oběti, ale až při aktivitě kořisti se k ní lovec klidným a pomalým otáčením směřoval. Nejčastější reakce jedince ostníkovitých na činnost kořisti spočívala v tom, že zaujal nehybný postoj s napnutými končetinami.

Po této fázi klidu se predátor začal pohybovat a vibrovat s pavučinou. V jeden okamžik byl proveden vždy pouze jeden způsob vibrace. Zástupce Ostníkovitých při lovu využíval zejména škubání pavučinou nahoru a dolů nebo tzv. rotační pulsy (uchopí vlákno a rotuje končetinou). Každý způsob vibrací byl pavoukem používán stejně často, ale v žádném rozpoznatelném vzoru. Obecně se dá poznamenat, že pohyb a vibrační intervaly pavouka, jsou závislé na neaktivitě kořisti. Počátek aktivity loveného pavouka měl tendenci vést k tomu, že se aktivní útočník stal klidným (Jackson & Whitehouse 1985).

U zástupců čeledí křížákovitých (Araneidae) a snovačkovitých (Theridiidae) bylo pozorováno chování, kdy se tyto jedinci často začali přibližovat směrem k vibrujícímu objektu. Mnohdy pro přilákání kořisti stačilo, aby se lovec pouze pomalu pohyboval po síti. Pokud byl přístup loveného pavouka pomalý, tak se na něj útočník vrhl ještě dříve, než došlo ke kontaktu. V převážné většině situací však jedinec ostníkovitých při kontaktu jednoduše zachytil kořist předními končetinami a zakousl ji bez sebemenšího výpadu (Jackson & Whitehouse 1985).

V případech že byl lovený pavouk příliš velký nebo k predátorovi přistupoval obzvláště rychle, útočník často opouštěl pavučinu po nebo hned před prvním kontaktem. Při žádné observaci tedy nebyli usmrceni žádní zástupci čeledi Mimetidae, jelikož dosahují dobré vizuální schopnosti pečlivého výběru kořisti (Jackson & Whitehouse 1985).

7.2 Skákavkovití (Salticidae)

Zástupci čeledi skákavkovití se vyskytují na většině druhů suchozemských stanovišť, od mořského pobřeží po vysoké hory. Zástupci této čeledi bývají často obecně nazýváni „jumping spiders“ (v překladu „skákající pavouci“), což vyjadřuje jejich společnou schopnost skákat (Prószyński 2017). Tuto dovednost dokonale využívají, zejména při lovu kořisti, vyhýbání se nepřátelům, či k prostému pohybu životním prostředím (Forster 1982).

Snad nejznámější a nejtypičtější činností jednotlivých druhů z čeledi skákavkovitých jsou jejich příznačné pohyby při milostných námluvách, během nichž často bohatě zbarvení samečci energicky tančí před samičkami ve snaze o páření (viz Obrázek 8). Takové chování je však velmi odlišné od jejich základní povahy, neboť tyto pavouci jsou bez výjimek predátoři, kteří neúnavně dokáží nahánět a pronásledovat svou kořist, při jejímž zakousnutí do ní vstříkují svoje smrtelně jedovaté látky (Forster 1982; Prószyński 2017).



Obrázek 8 Námluvy skákavek druhu *Habronattus viridipes* (Hentz, 1846) (Autor: Ben Coulter)

Většina zástupců má čtyři páry jednoduchých očí, jejichž rozlišovacím znakem je způsob, jakým jsou tyto oči uspořádány na krunýři. Nejčastěji jsou umístěny ve třech příčných řadách:

- první řada se skládá ze dvou čelně orientovaných párů očí:
 - centrální dvojice očí známá jako tzv. „anteromediální“, které jsou zvláště velké a nápadné;
 - menší dvojice „anterolaterální“ očí, které lemují oči centrální
- druhá řada obsahuje jeden malý pár očí:
 - tzv. „posteromediální“
- třetí řada se skládá ze středně velké dvojice očí,
 - tzv. „anterolaterální“, které jsou umístěny v určité vzdálenosti za přední řadou (Forster 1982; Prószyński 2017; Tork 2019)

Při tomto množství očí, a hlavně jejich účelnému uspořádání je zorné pole těchto pavouků velmi široké, což jim poskytuje velkou výhodu zejména při lovu. Kromě toho že jsou anteromediální oči tzv. teleskopické čili dalekohledné, jsou také ovládány velkým množstvím specifických svalů, které pavoukovi umožňují se zorným polem pohybovat a měnit jej, aniž by se musel pohnout (Richman & Jackson 1992; Tork 2019). Anterolaterální oči vnímají pohyb v jen relativní blízkosti jedince, avšak rozpětí jejich zorného pole dosahuje 130°.

Kromě očí dopomáhá k lepšímu vizuálnímu vnímání zástupců čeledi skákavkovitých také dostatečně flexibilní „pedicel“ (pás), jenž se nachází mezi hlavohrudí a zadečkem a svou činností umožňuje pavoukovi lépe se natáčet (Forster 1982; Prószyński 2017).

7.2.1 Lovecké strategie

Jakožto predátoři musí zástupci těchto skákajících pavouků při lovu úspěšně vykonat a zvládnout soustavu několika důležitých úkonů. Nejprve je potřeba detekovat, lokalizovat a poté

i správně identifikovat svou kořist v prostoru (Bartos 2007). Při zahájení lovu opatrně přistupují k oběti, a to rychlostí, která je neprodleně ovlivněna vyvíjející se situací. Důležité je i přizpůsobení se rychlosti pohybu samotné kořisti. Predátor však zároveň od své kořisti po jistou dobu udržuje určitou vzdálenost. Pokud je lovená kořist nehybná, útočník k ní postupuje s ještě větší opatrností. Jakmile se dostane do jejího bezprostředního dosahu, je třeba, aby kořist dokázal úspěšně ulovit.

Potíže s koordinací všech párů očí při lovecké činnosti těchto jedinců, byly na fyziologické úrovni vyřešeny specifickým způsobem. Tři ze čtyř párů očí byly upraveny tak, aby každý samostatný pár plnil jednu nebo více speciálních funkcí. To znamená, že chování pavouka při lovu bylo rozděleno do tří na sebe navazujících fází, z nichž každá je vizuálně řízena jedním určitým párem očí. Tyto jednotlivé etapy jsou koordinovány nejen behaviorálně, ale i fyziologicky, tudíž lov kořisti je pro predátora snadný (Forster 1982; Tork 2019).

Hlavní fáze, které nastávají při lovecké činnosti pavouka jsou orientace, pronásledování a zachycení. (Forster 1977; Bartos 2007). Etapa orientace se skládá ze tří hlavních fází:

- upozornění – mírným přikrčením nohou a těla pavouk dává najevo, že před sebou zaznamenal pohyb;
- otočení – pomalý otočný pohyb hlavohrudí doprovázený pohybem nohou, dokud přední oči nesměřují přímo k jejímu cíli;
- zarovnání – zadeček se uvede do přímého směru společně s hlavohrudí (Land 1971; Bartos 2007).

V závislosti na pohybu kořisti mohou být použity tři různé typy charakteru pronásledování:

- běh – aktivní lokomoce (pohyb v prostoru), při které pavouk sleduje rychle se pohybující cíl;
- chůze – pomalý pohyb pavouka pohybujícího se přímo k cíli, který je taktéž v pohybu;
- pronásledování – přikrčený pavouk se pomalu plíží směrem k nehybné kořisti (Forster 1982; Bartos 2007).

Ve chvíli, kdy je lovec ve vzdálenosti několika centimetrů od jeho oběti, nastává třetí fáze - zachycení:

- před přikrčením – pavouk se sníženým profilem se zastaví a umístí své dva přední páry končetin dopředu;
- přikrčení – třetí pár končetin se také umístí dopředu;
- skok – pavouk se odrazí zadními končetinami a současně vyšvihne přední končetiny vpřed, směrem k cíli. Při úspěšném skoku se dostane pavouk na svou kořist, kterou propíchně roztaženými tesáky (Forster 1982; Bartos 2007).

Podle výzkumu na zástupcích rodu *Yllenus*, Bartos (2007) uvedl, že při lovu různých druhů kořisti pavouk využil také různých loveckých strategií směřujících k jejich ulovení. Upozornil tedy na schopnost pavouka rozpoznat druh své kořisti a podle toho přizpůsobit styl jejího lovu.

7.2.2 Rod *Portia*

Většina zástupců čeledi skákavkovitých jsou velmi nespécifiční predátoři (Bristowe 1941; Robinson & Valerio 1977; Jackson & Wilcox 1998), a ani členové rodu *Portia*, se svou specializací tzv. „pirátství v pavučině“, nejsou výjimkou. K tomuto specifickému chování se u nich vyvinulo mnoho užitečných schopností, jež tuto neobvyklou specializaci zřejmě urychlily.

Ve chvíli, kdy je jedinec rodu *Portia* aktivní, pohybuje se po síti agilně a opatrně zároveň. Tato behaviorální modifikace, která napodobuje lokomoce pavučinotvorných pavouků, je vhodná nejen jako prostředek příhodný k úspěšnému zdolání některých složitých struktur pavučin, ale minimalizuje také šance na útok od jiných predátorů, kteří se mohou skrývat poblíž (Forster 1982).

Harland & Jackson (2000) tvrdí, že všichni zástupci rodu *Portia*, mají instinktivní lovecké strategie vyvinuté speciálně pro svou nejběžnější kořist. Naopak při lovu dosud neloveného tvora, jsou zástupci rodu *Portia* schopni improvizovat metodou „pokus, omyl.“ Uplatněný postup při lovu si zapamatují a podle jeho úspěšnosti ho nadále modifikují. Tato skutečnost dlouhodobého učení tak prezentuje jejich vysokou inteligenci (Harland & Jackson 2000).

7.2.2.1 Lov síťových pavouků

Pro lov pavouků soustředících se na stavbu pavučin jedinci rodu *Portia* využívají tři hlavní způsoby: útok z pavučiny, skok či spouštění se.

První metodou je napadení kořisti přímo na pavučině. Tento způsob se shoduje s postupem čeledi *Mimetidae* (viz výše), tedy za využití agresivních mimiker a následného výpadu.

Druhý a třetí způsob lovu mají stejný základ, při kterém je pro pavouka důležité nejprve rozpoznat kořist, a poté najít co nejvhodnější místo pro útok. Napadení kořisti skokem je nejrychlejší, ale i nejrizikovější. Naopak při „slačování“ je zase důležitý pomalý pohyb, obezřetnost a nenápadnost (Jackson & Wilcox 1998; Prete 2004).

7.2.2.2 Lov skákavek

Při lovu skákavek je predátory nejvíce upřednostňována metoda zvaná „cryptic stalking“ (skryté pronásledování). Hlavním principem této lovecké strategie je při pronásledování kořisti účinně splývat s okolím a držet se mimo zorné pole jejích předních očí. Ačkoli se zástupci čeledi skákavkovitých vyznačují vynikajícím zrakem, většinou nedokáží skrytě se pohybující hrozbu (predátora) včas rozpoznat (Jackson & Wilcox 1998; Harland & Jackson 2001).

Další metodou je „nest probing“ neboli „sondování hnízda.“ Tento způsob lovu je založen na prvotním objevení hnízda a následném „brnkání“ o jeho obvodová vlákna. Pokud majitel pavučiny vibrace zachytí a opustí úkryt, je predátorem okamžitě napaden a ve většině případů i hned usmrčen (Jackson & Wilcox 1998; Jackson 1992).

7.2.3 Rod *Phiale*

Robinson a Valerio (1977) pozorovali v zóně Panamského průplavu několik samic druhu *Argiope argentata* (Fabricius, 1775), které byly konzumovány dospělými pavouky rodu *Phiale*. Překvapivým faktem bylo zjištění, že *Argiope*, rozměrově poměrně velký pavouk tvořící pavučinu, který obvykle sedí ve středu své sítě, byl uloven jedincem podstatně menším, než byl on sám. Během dalšího sledování bylo zjištěno, že tito zástupci čeledi skákavkovitých většinou úspěšně útočí na kořist podstatně větší, než jsou oni sami. Četná pozorování tohoto chování vylučovaly možnost, že by tento způsob lovu větších jedinců zástupci rodu *Phiale* byl čistě náhodný (Forster 1982).

V následných experimentech Robinson a Valerio (1977) odhalili, že pokud byli pavouci *Argiope* přinuceni, aby se pohybovali po svých vlastních pavučinách, pravidelně je napadali právě útočníci čeledi skákavkovitých. Pokud tyto útoky směřovali na hřbetní část oběti, úspěšnost jejich lovu byla prakticky 100%. Jedinec *Argiope* následně klesl na zem s útočníkem připevněným k hřbetu, odkud byl následně odvečen na bezpečné místo vhodné pro jeho konzumaci.

7.3 Archaeidae

Tato čeleď je spíše známa pod názvy „pelican spider“, „assassin spider“ či „living fossil“, jež exaktně vystihují vzhled jejích zástupců, způsob jejich lovu, jakož i spojitost těchto jedinců s již vymřelými druhy. Při bližším pohledu na zástupce Archaeidae je zřejmá specifická modifikace v cefalické oblasti (oblast hlavy) a chelicer, jenž těmto druhům uděluje jedinečný vzhled „hlavy“ a „krku“ (viz Obrázek 9) (Wood et al. 2012).

Kromě toho, že jsou jedinci Archaeidae stejně jako ostatní pavouci draví (Foelix 2011), jsou taktéž vysoce specializovaní, a to zejména pro lov jiných pavouků (Wood 2008). Unikátní modifikace cefalické oblasti, o které bylo pojednáno výše jim totiž umožňuje používání charakteristické lovecké strategie, mezi pavouky zcela jedinečné (Wood et al. 2007).



Obrázek 9 Zástupce čeledi Archaeidae (Autor: Paul Bertner)

7.3.1 Lov kořisti

Hlavními nástroji Archaeidae používanými při lovu se rozumí zejména plné využití jejich příznačně modifikovaného těla doprovázené perfektním provedením kryptického stavu. Chelicery těchto predátorů jsou mnohem silnější a mobilnější než u ostatních pavouků. Svaly nacházející se v cefalické oblasti těla spolu s již zmíněnými modifikacemi umožňují horizontálně roztáhnout a držet chelicery v úhlu více než 90° (Wood et al. 2012).

Při lovu síťotvorných pavouků pak tyto predátoři využívají buď agresivní mimikry, či méně častěji přímý útok. Prakticky vždy před zahájením útoku lovci kvůli rychlejšímu zakousnutí a usmrcení kořisti doširoka roztáhnou chelicery. Posléze během samotného zachycení oběti je predátor, zásluhou mobility svých chelicer, schopen udržet úlovek dále od těla, aby se vyvaroval nechtěnému zranění způsobeného bránící se kořistí (Wood et al. 2012).

8 Kleptoparaziti

Do skupiny „Nepřátelé pavouků“ nejsou zahrnuti pouze jedinci, kteří přímo ohrožují život pavouků. Ačkoli někteří kleptoparazitičtí pavouci, například rodu *Argyrodes* a *Mysmenopsis*, se „pouze“ zmocní zabalené kořisti, může mít tento čin postupem času za následek stěhování nebo přímo smrt hostitelského jedince (Coyle et al. 1991; Silveira & Japyassú 2012). Zástupci řádu Mecoptera nazývaní Panorpa, také napadají pavučiny, aby „ukradli“ kořist (Thornhill 1975), stejně jako některé druhy vos a vážek (Fincke 1984).

8.1 Kleptoparaziti živící se pavučinovými vlákny

Pavučinová vlákna jsou sama o sobě tvořena proteiny, které jsou pro konzumenta velmi výživné (Peakall 1971). Pavučina bývá také velmi často posypána vzdušným nektonem (seskupením pylových zrn) a spórami ulpívajících na jejích jednotlivých vláknech (Vollrath 1978). Pozření pavučiny tak poskytuje pavoukům mnoho doplňkových živin (Smith &

Mommsen 1984). Z tohoto důvodu se několik zástupců „inquilines“ (živočichové žijící v hnízdě jiného druhu) nemusí zmocnit hostitelovi kořisti, ale mohou úspěšně přežívat pouze na základě požívání pavučiny a nektonu (Vollrath in Nentwig 1987).

Peakall & Witt (1976) uvedli, že s ohledem na „recyklační“ návyky u mnoha druhů pavouků, není krádež pavučinového materiálu natolik překvapující. Někteří jedinci pravidelně konzumují starší pavučinové části, nejen kvůli přísunu již zmíněných živin, ale také z důvodů její obnovy.

8.2 Reakce hostitele

Pro hostitele může interakce se „zlodějem“ své kořisti či pavučiny znamenat stejnou energetickou ztrátu, jako vlastní neúspěšné pokusy predace. Tyto „krádeže“ se týkají zejména velikostně malých předmětů, které jsou:

- hostitelem zanedbávány;
- hostitelem dosud nezjištěny;
- pod prahem ziskovosti hostitele;
- příliš riskantní na to, aby byly získány (Coyle et al. 1991)

Kleptoparazité se často krmí v hostitelových pavučinách během té části dne, kdy hostitel obvykle odpočívá v úkrytu (Nyffeler 1980). Vollrath (in Nentwig 1987) a Silveira & Japyassú (2012) uvedli, že jsou tyto krádeže téměř vždy hostitelem detekovány, avšak energie vynaložená na pronásledování může dosahovat mnohem vyšších hodnot než skutečný kalorický obsah ukradené kořisti.

Přesun na jiné místo z dosahu kleptoparazitů je pro pavouka velice rizikovým krokem, vzhledem k možnostem jeho predace a nejistotě spočívající v nalezení vhodného místa pro stavbu pavučiny. Tímto způsobem tak může být neblahý vliv kleptoparazitů na jejich hostitele dvojnásobně škodlivý ve smyslu stálého odebrání malého množství potravy, a také přinucením hostitele k odchodu na jiné místo (Vollrath in Nentwig 1987; Silveira & Japyassú 2012).

9 Obratlovci (Craniata), jako nepřátelé pavouků

Mezi predátory pavouků se řadí i různí zástupci obratlovců. Mnoho ryb, zejména pstruhů pojídají pavouky, které dopadnou na hladinu vody (Foelix 1996) Ačkoli většina ryb pojídají prakticky všechny hmyz z vodní hladiny, výskyt pavouků v či poblíž těchto vodních biotopů je velice malá, proto množství rybami pozřených pavouků je vůči jiným predátorům zanedbatelná (Tran et al. 2015).

Obojživelníci jsou důležitými predátory ve vodních i suchozemských stanovištích (Whiles et al. 2006). Složení jejich stravy bývá velmi rozmanité, avšak omezené prostředím, jehož nejzastoupenější skupinou je dravý hmyz (Guidali et al. 2000). Mezi obojživelníky se jako největší predátoři pavouků považují ropuchy, jelikož pavouci tvoří asi 9 % jejich potravy (Kolenda et al. 2019).

Ještěrky a gekoni jedí pavouky jen občas, a obecně se předpokládá, že plazi mají malý vliv na populaci pavouků. Během pozorování na Bahamách a Karibiku se však ukázalo, že ostrovy, na kterých se vyskytuje populace ještěrky rodu *Anolis*, měly 10 – 30 krát méně pavouků než ty bez ještěrek (Schoener & Toft 1983).

Vliv ptáků jako faktoru kontrolujícího populaci pavouků je obecně nadhodnoceno (Foelix 1996). Zjistilo se, že pavouci jsou hlavní potravou mnoho ptáků během zimního období (Hogstand 1984). Významnou potravou ptáků jsou pavouci také v jarním období, kde jsou ve značné míře zastoupeni v potravě jejich mláďat. Špatná detekovatelnost pavouků, jako kořisti ptáků vysvětluje Foelix (1996) těmito faktory:

- mnoho pavouků se schovává ve štěrbinách
- většina pavouků sedí nehybně ve svých sítích
- mnoho druhů je maskováno
- většina pavouků je aktivní v noci.

Ptáci se orientují převážně vizuálně a obvykle jsou aktivní během dne. Proto pavouci, jako je *Cyclosa*, využívají schopnosti kryptické formy („maskované formy“), tvorby pavučiny obsahující stabilimentum (silný pás vláken uprostřed pavučiny, zvyšující schopnost maskování hostitele) a u některých jedinců, jako je *Cyclosa conica* Pallas, 1772, rozklepou síť pro snížení viditelnosti a vynutí se tak napadení (Liu et al. 2014).

Pouze několik málo predátorů pavouků se nachází mezi savci. Jedním z takových predátorů pavouků jsou netopýři. Analýzy jejich výkalů poukazují, že jako potravu akceptují pavouky jak síťové, tak po zemi lezoucí (Shiel et al. 1991). Další obratlovci, kteří jsou známy konzumací pavouků jsou opice. Bylo pozorováno, že opice rodu *Lagothrix* konzumují jedovaté koutníky rodu *Loxosceles*, a to bez nepříznivých účinků (Fischer et al. 2006).

10 Závěr

V této bakalářské práci je soupis nejdůležitějších zástupců mezidruhové skupiny označené jako „nepřátelé pavouků“. Stejně jako pavouci jsou i jejich nepřátelé globálně rozšířeni ve většině habitatech. Každý z obsažených druhů aplikuje jiné strategie útoku a základně se dělí podle upřednostňovaného využití kořisti. Podle toho je skupina „nepřátelé pavouků“ rozdělena do tří skupin: predátoři, paraziti a parazitoidi. Následné dělení závisí na životní fázi napadeného pavouka.

Postupem času odhalujeme stále více efektivních strategií a způsobů interakce. Několik skupin je schopno sledovat a učit se ze svých dosavadních úspěchů. Proto je potřeba jak dalšího sledování a zaznamenávání, tak i popisování evolučních změn jednotlivých zástupců. Aby výsledky těchto výzkumů byly správně pochopeny, je potřeba zaznamenávat i reakce a opatření pavouků proti jedinečným loveckým strategiím útočníků.

Jejich celosvětový výskyt se rozprostírá do různorodých typů habitatů, kde čelí odlišným druhům nepřátel. Se svým rozsáhlým spektrem predačních strategií jsou pavouci velmi významní regulátoři hmyzí populace. Tato činnost pomáhá nejen proti přemnožení prosperujících skupin, ale také snižuje šance na potenciální přenos nemocí.

Další, lidmi oceněný faktor pavoučího výskytu, je predace a omezování škůdců v zemědělství. Jejich populace, ale i celé společenstvo ovlivňující reprodukci škůdců, je v zemědělských oblastech ovlivněno různými faktory. Některými z hladních faktorů bývají typy hospodaření (ekologické, integrované, konvenční zemědělství), během nichž dochází k jak fyzickému (orba, sklizení), tak chemickému (pesticidy, insekticidy) narušování prostředí.

Zemědělské oblasti nejsou jediným ekosystémem obydleným zástupci pavouků a zároveň narušovaný lidskou činností. Takovými habitaty mohou být například i louky, pastviny a lesy, a ani zde se pavouci neskryjí před svými přirozenými nepřáteli s rozličnými loveckými strategiemi.

Vzhledem k množství zástupců skupiny pavouků, jejich globálního rozptřeni a neustávající evoluce, je v naší vyspělé době stále málo poznatků. Tento fakt rozvíje různé skupin pavoučích nepřátel (predátoři, paraziti, parazitoidy) se širokým spektrem loveckých strategií. Vzhledem k tomu, že efekt tlaku vyvíjejícího na populace daných druhů není moc znám, je potenciál pro jeho další zkoumání velký. Dalšími důležitými faktory do budoucna jsou studium fylogeneze s využitím DNA kódu a neustálá revize přiřazených zástupců.

11 Literatura

11.1 Knižní zdroje

- Bohart RM, Menke AS. 1976. Sphecoid wasps of the World. University of California Press, Berkeley.
- Bristowe WS. 1941. The comity of spiders. Bernard Quaritch, Ltd., London.
- Bristowe WS. 1958. The world of spiders. Collins, London.
- Buchar J, Kůrka A. 1998. Naši pavouci. Academia, Praha.
- Curio E. 1976. The Ethology of Predation. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Foelix RF. 1982. Biology of Spiders. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- Foelix RF. 1996. Biology of Spiders. Oxford University Press, New York.
- Foelix RF. 2011. Biology of Spiders, Third Edition. Oxford University Press, New York.
- Nentwig W. 1987. Ecophysiology of spiders. Springer-Verlag, Berlin.
- Poinar GO. 1983. The natural history of Nematodes. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Preston-Mafham R. 1998. Kniha o pavoucích a štírech. Svojtka & Co, Praha.
- Prete FR. 2004. Complex Worlds from Simpler Nervous Systems. MIT Press, London.
- Ruppert EE, Fox RS, Barnes RD. 2004. Invertebrate Zoology. Cengage Learning. Boston.
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP. 2004. Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry. Oxford University Press, Oxford.
- Schlinger EI. 2003. Acroceridae, spider-fly endoparasitoids. In The Natural History of Madagascar. (S.M. Goodman & J.P. Benstead, eds.) University of Chicago Press, Chicago.
- Wickler W. 1968. Mimicry in Plants and Animals. McGraw-Hill, New York.

11.2 Odborné články

- Allard C, Robertson MW. 2003. Nematode and dipteran endoparasites of the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology* **31**:139-141.
- Andrietti F, Casiraghi M, Martinoli A, Polidori C, Montresor C. 2008. Nesting habits of two spider wasps: *Anoplius infuscatus* and *Episyron* sp. (Hymenoptera: Pompilidae), with a review of the literature. *Annales de la Société Entomologique de France* **44**:93-111.
- Auko TH, Silvestre R, Pitts JP. 2013. Nest camouflage in the spider wasp *Priochilus captivum* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Pompilidae), with notes on the biology. *Tropical Zoology* **26**:140-144.
- Barnes JK, Higgins LE, Sabrosky CW. 1992. Life histories of *Pseudogaurax* species (Diptera: Chloropidae), descriptions of two new species, and ecology of *Nephila clavipes* (Linnaeus) (Araneae: Tetragnathidae) egg predation. *Journal of Natural History* **26**:823-834.

- Bartos M. 2007. Hunting prey with different escape potentials - Alternative predatory tactics in a dune dwelling salticid. *Journal of Arachnology* **35**:499-508.
- Benamú M, García LF, Viera C, Lacava M, Korenko S. 2020. Koinobint life style of the spider wasp *Minagenia* (Hymenoptera, Pompilidae) and its consequences for host selection and sex allocation. *Zoology* (e125797) DOI: 10.1016/j.zool.2020.125797.
- Benavides LR, Giribet G, Hormiga G. 2017. Molecular phylogenetic analysis of "pirate spiders" (Araneae, Mimetidae) with the description of a new African genus and the first report of maternal care in the family. *Cladistics* **33**:375-405.
- Blackledge TA, Coddington JA, Gillespie RG. 2003. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations?. *Ecology Letters* **6**:13-18.
- Blackledge TA, Scharff N, Coddington JA, Szüts T, Wenzel JW, Hayashi CY, Agnarsson I. 2008. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:5229-5234.
- Bovee J, Leech R. 2014. *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) death by a parasitoid (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Bulletin of the Entomological Society of Canada* Volume **46**:86-90.
- Brown CA, Amaya CC, Formanowicz DR. 2018. The frequency of leg autotomy and its influence on survival in natural populations of the wolf spider *Pardosa valens*. *Canadian Journal of Zoology* **96**:973-979.
- Costa FG, Pérez-Miles F, Mignone A. 2004. Pompilid Wasp Interactions with Burrowing Tarantulas: *Pepsis cupripennis* versus *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **39**:37-43.
- Coville RE, Coville PL. 1980. Nesting Biology and Male Behavior of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *tenocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Annals of the Entomological Society of America* **73**:110-119.
- Coyle FA, O'Shields TC, Perlmutter DG. 1991. Observations on the Behavior of the Kleptoparasitic Spider *Mysmenopsis Furtiva* (Araneae, Mysmenidae). *The Journal of Arachnology* **19**:62-66.
- Cross EA, Stith MG, Bauman TR. 1975. Bionomics of the Organ-Pipe Mud-Dauber, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). *Annals of the Entomological Society of America* **68**:901-616.
- Dennis DS, Lavigne RJ, Dennis JG. 2012. Spiders (Araneae) as prey of robber flies (Diptera: Asilidae). *Journal of the Entomological Research Society* **14**:65-76.
- Eberhard WG, Gonzaga MO. 2019. Evidence that *Polysphincta*-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. *Biological Journal of the Linnean Society* **127**:429-471.
- Evans HE. 1981.

- Biosystematics of ground-nesting species of *Pison* in Australia (Hymenoptera: Sphecidae: Trypoxylini). Proceedings of the Entomological Society of Washington **83**:421-427.
- Fincke O. 1984. Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae). Advances in odonatology **2**:13-27.
- Fischer ML, Vasconcellos-Neto J, Neto LGS. 2006. The prey and predators of *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão 1934 (Araneae, Sicariidae). Journal of Arachnology **34**:485-488.
- Fitton MG, Shaw MR, Gauld ID. 1988. Pimpline Ichneumon-Flies. Handbooks for the Identification on British Insect **7**:1-110.
- Foelix RF, Rast B, Erb B. 2009. Palpal urticating hairs in the tarantula *Epebopus*: Fine structure and mechanism of release. Journal of Arachnology **37**:292-298.
- Foote BA. 1984. Biology of *Trimerina madizans*, a predator of spider eggs (Diptera: Ephydriidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington **86**:486-492.
- Forster LM. 1977. A qualitative analysis of hunting behaviour in jumping spiders (Araneae: Salticidae). New Zealand Journal of Zoology **4**:51-62.
- Forster LM. 1982. Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. American Scientist **70**:165-175.
- Gauld ID. 1991. The Ichneumonidae of Costa Rica. 1. Memoirs of the American Entomological Institute **47**:1-589.
- Gauld ID, Gaston KJ, Janzen DH. 1992. Plant allelochemicals, tritrophic interactions and the anomalous diversity of tropical parasitoids: the "nasty" host hypothesis. Oikos **65**: 353-357.
- Gauld ID, Dubois J. 2006. Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae), a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. Systematic Entomology **31**:529-564.
- Gillung JP, Borkent JB. 2017. Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids. The Journal of Arachnology **45**:1-19.
- Gillung JP, Winterton SL. 2019. Evolution of fossil and living spider flies based on morphological and molecular data (Diptera, Acroceridae). Systematic Entomology **44**:820-841.
- Guarisco H. 2001. Description of the egg sac of *Mimetus notius* (Araneae, Mimetidae) and a case of egg predation by *Phalacrotophora epeirae* (Diptera, Phoridae). Journal of Arachnology **29**:267-269.
- Guidali F, Scali T, Caretoni A. 2000. Diet and trophic niche overlap of two ranid species in northern Italy. Italian Journal of Zoology **67**:67-72.
- Gwynne DT. 1979. Nesting biology of the spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae) which prey on burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae, *Geolycosa*). Journal of Natural History **13**:681-692.

- Harland DP, Jackson RR. 2000. Eight-legged cats and how they see: a review of recent research on jumping spiders (araneae: salticidae). *Cimbebasia* **16**:231-240.
- Harland DP, Jackson RR. 2001. Prey classification by *Portia fimbriata*, a salticid spider that specializes at preying on other salticids: Species that elicit cryptic stalking. *Journal of Zoology* **255**:445-460.
- Helsdingen PJ. 2011. Spiders in a hostile world (Arachnoidea, Araneae). *Arachnologische Mitteilungen* **40**:55-64.
- Herniou EA, Huguet E, Thézé J, Bézier A, Periquet G, Drezen JM. 2013. When parasitic wasps hijacked viruses: Genomic and functional evolution of polydnviruses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **368**:(e20130051) <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0051>
- Hogstand O. 1984. Variation in numbers, territoriality and flock size of a Goldcrest *Regulus regulus* population in winter. *Ibis* **126**:296.
- Jackson RR, Whitehouse MEA. 1985. The biology of New Zealand and Queensland pirate spiders (Araneae, Mimetidae): Aggressive mimicry, araneophagy and prey specialization. *Journal of Zoology* **210**:279-303.
- Jackson RR. 1992. Eight-legged Tricksters: Spiders that specialize in catching other spiders. *BioScience* **42**:590-598.
- Jackson RR, Wilcox RS. 1998. Spider-Eating Spiders: Despite the small size of their brain, jumping spiders in the genus *Portia* outwit other spiders with hunting techniques that include trial and error. *American Scientist* **86**:350-357.
- Jensen K, Mayntzcd D, Toftc S, Raubenheimere D, Simpson SJ. 2011. Nutrient regulation in a predator, the wolf spider *Pardosa prativaga*. *Animal Behaviour* **81**:993-999.
- Jeong E, Kim D. 2014. Detecting the vibration in the artificial web inspired by the spider. *Lecture Notes in Computer Science (including subseries Lecture Notes in Artificial Intelligence and Lecture Notes in Bioinformatics)* **8575**:43-52.
- Joern A, Rudd NT. 1982. Impact of predation by the robber fly *Proctacanthus milbertii* (Diptera: Asilidae) on grasshopper (Orthoptera: Acrididae) populations. *Oecologia* **55**:42-46.
- Kolenda K, Kuśmierk N, Kadej M, Smolis M, Ogielska M. 2019. Road-killed toads as a non-invasive source to study feeding ecology of migrating population. *European Journal of Wildlife Research* **65**:55.
- Korenko S, Machalkova V, Zwakhals K, Pekár S. 2011. Host Specificity and Temporal and Seasonal Shifts in Host Preference of a Web-Spider Parasitoid *Zatypota percontatoria*. *Journal of Insect Science* **11**:101.
- Korenko S, Isaia M, Satrapová J, Pekár S. 2014. Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders (Araneae, Araneidae). *Ecological Entomology* **39**:30-38.

- Korenko S. 2017. First record from Italy of *Zatypota anomala* (Ichneumonidae, Ephialtini), a parasitoid of the cribellate spider *Dictyna pussila* (Araneae, Dictynidae). *Arachnologische Mitteilungen* **54**:1-4.
- Korenko S, Giovanni FD. 2019. Spider parasitoids of the tribe Ephialtini (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) in Italy and their host association. *Acta Zoologica Bulgarica* **71**:473-486.
- Košulič O, Mašková Š. 2019. First Report on Mermithid Parasitism (Enoplea: Mermithidae) in a Southeast Asian Spider (Araneae: Araneidae). *Helminthologia* **56**:157-167.
- Kumpanenko AS, Gladun DV. 2018. Functional morphology of the sting apparatus of the spider wasp *Cryptocheilus versicolor* (Scopoli, 1763) (Hymenoptera: Pompilidae). *Entomological Science* **21**:124-132.
- Kurczewski FE. 1969. Comparative Ethology of Female Digger Wasps in the Genera *Miscophus* and *Nitelopterus* (Hymenoptera: Sphecidae, Larrinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **42**:470-509.
- Kurczewski FE. 1982. An Additional Study On The Nesting Behaviors Of Species Of *Miscophus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **84**:67-80.
- Land MF. 1971. Orientation by Jumping Spiders in the Absence of Visual Feedback. *Journal of Experimental Biology* **54**:119-139.
- Larrivée M, Borkent C. 2009. New spider host associations for three acrocerid fly species (Diptera, Acroceridae). *The Journal of Arachnology* **37**:241-242.
- Leech RE. 1966. The spiders (Araneida) of Hazen Camp 81°49'N, 71°18'W. *Quaestiones entomologicae* **2**:153-212.
- Lida H, Hasegawa H. 2003. First record of a mermithid nematode emerging from the wolf spider *Pardosa pseudoannulata* (Araneae: Lycosidae). *Acta Arachnologica* **52**:77-78.
- Liu M, Blamires SJ, Liao C, Tso I. 2014. Evidence of bird dropping masquerading by a spider to avoid predators. *Scientific reports*. Available from https://www.researchgate.net/publication/262787596_Evidence_of_bird_dropping_masquerading_by_a_spider_to_avoid_predators (accessed July 2020)
- Lulamba TE, Serepa-Dlamini MH. 2020. Molecular identification of a Heterorhabditis entomopathogenic nematode isolated from the northernmost region of South Africa. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* **30**:1-9.
- Machkour-M'Rabet S, Dor A, Hénaut Y. 2015. *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae): an opportunistic endoparasitoid of the endangered Mexican redrump tarantula, *Brachypelma vagans* (Araneae: Theraphosidae). *The Journal of Arachnology* **43**:115-119.
- Manicom C, Schwarzkopf L, Alford RA, Schoener TW. 2008. Self-made shelters protect spiders from predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:14903-14907.

- Matsumoto R, Konisho K. 2007. Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata* (Araneae), *Rectinervellus tuberculatus* (Uchida) and its new sympatric congener (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Entomological Science* **10**:267-278.
- Matsumoto R. 2009. “Veils“ Against Predators: Modified Web Structure of a Host Spider Induced by an Ichneumonid Parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior* **22**:39-48.
- Matsumoto R, Takasuka K. 2010. A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Zootaxa* **2522**:1-43.
- Matsumoto R. 2016. Molecular phylogeny and systematics of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Systematic Entomology* **41**:854-864.
- McQueen DJ. 1978. Field studies of growth, reproduction, and mortality in the burrowing wolf spider *Geolycosa domifex* (Hancock). *Canadian Journal of Zoology* **56**:2037-2049.
- Melo GAR. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera): with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific papers / Natural History Museum, the University of Kansas* **14**:1-55.
- Meyer M. 2014. New record of a parasitoid worm (Mermithidae, Nematoda) in a spider of the genus *Trochosa* (Lycosidae). *Arachnologische Mitteilungen* **48**:13-15.
- Michálek O, Kuhn-Nentwig L, Pekár S. 2019. High specific efficiency of venom of two prey-specialized spiders. *Toxins* **11**:687.
- Moreau SJM, Asgari S. 2015. Venom Proteins from Parasitoid Wasps and Their Biological Functions. *Toxins* **7**:2385-2412.
- Nyffeler M. 1980. Juvenile Kreuzspinne als Nahrungsdieb im Netz einer adulten Kreuzspinne *Araneus quadratus* CL. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* **31**:90.
- O'Grady P, Bonacum J, Desalle R, Val F. 2003. The placement of *Engiscaptomyza*, *Grimshawomyia*, and *Titanochaeta*, three clades of endemic Hawaiian Drosophilidae (Diptera). *Zootaxa* **159**:1-16.
- Pape T. 1996. Catalogue of the Sarcophagidae of the world (Insecta: Diptera). *Memoirs on Entomology, International* **8**:1-558.
- Peakall DB. 1971. Conservation of web proteins in the spider, *Araneus diadematus*. *The Journal of experimental zoology* **176**:257-264.
- Pekár S. 2014. Comparative analysis of passive defences in spiders (Araneae). *Journal of Animal Ecology* **83**:779-790.
- Penney D, Bennett SP. 2006. First unequivocal Mermithid-Linyphiid (Araneae) parasite-host association. *Journal of Arachnology* **34**:273-278.
- Petrunkevitch A. 1926. Tarantula versus tarantula-hawk: A study in instinct. *Journal of Experimental Zoology* **45**:367-397.

- Platnick NI, Sedgwick WC. 1984. A revision of the spider genus *Liphistius* (Araneae, Mesothelae). *American Museum Novitates* **2781**:1-31.
- Poinar GO, Thomas GM, Lane RHS. 1976. Biology and Redescription of *Pheromermis Pachysoma* a Parasite of Yellowjackets. *Nematologia* **22**:360-370.
- Poinar GO. 1985. Mermithid (Nematoda) Parasites of Spiders and Harvestmen. *The Journal of Arachnology* **13**:121-128.
- Poinar GO, Thomas GM. 1985. Laboratory Infection of Spiders and Harvestmen (Arachnida: Araneae and Opiliones) with *Neoplectana* and *Heterorhabditis* Nematodes (Rhabditoidea). *The Journal of Arachnology* **13**:297-305.
- Poinar GO, Benton CLB. 1986. *Aranimermis aptispicula* n. g., n. sp. (Mermithidae: Nematoda), a parasite of spiders (Arachnida: Araneida). *Systematic parasitology* **8**:33-38.
- Poinar GO. 2005. *Heydenius araneus* n.sp. (Nematoda: Mermithidae), a parasite of a fossil spider, with an examination of helminths from extant spiders (Arachnida: Araneae). *Invertebrate Biology* **119**:388-393.
- Prószyński J. 2017. Pragmatic classification of the World's Salticidae (Araneae). *Ecologica Montenegrina* **12**:1-133.
- Ranade SP, Prakash V. 2016. Parasitization of a huntsman spider (Arachnida: Araneae: Sparassidae: *Heteropoda venatoria*) by a mermithid nematode (Nematoda: Mermithidae). *Journal of Threatened Taxa* **8**:9595-9596.
- Raynor LS. 1997. Attack strategies of predatory wasps (Hymenoptera: Pompilidae; Sphecidae) on colonial orb web-building spiders (Araneidae: *Metepeira incrassata*). *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**:67-75.
- Rehnberg BG. 1987. Selection of spider prey by *Trypoxylon politum* (Say) (Hymenoptera: Sphecidae). *The Canadian Entomologist* **119**:189-194.
- Richman DB, Jackson RR. 1992. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* **9**:33-37.
- Rodrigues T, Álvares ÉSS, Machado ÉO, Maria M. 2005. New records of the family Mermithidae (Nematoda) as parasitoids of spiders (Arachnida: Araneae) in Brazil and Peru. *Revista Ibérica de Aracnología* **12**:119-120.
- Samin N, Sakenin H, Imani S, Shojai M. 2010. A contribution to the knowledge of robber flies (Diptera: Asilidae) from Tehran province and vicinity, Iran. *Journal of Biological Control* **24**:42-46.
- Shiel CB, McAney CM, Fairley JS. 1991. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the west of Ireland. *Journal of Zoology* **233**:299-305.
- Schmidt JM, Sebastian P, Wilder SM, Rypstra AL. 2012. The Nutritional Content of Prey Affects the Foraging of a Generalist Arthropod Predator. *PLoS ONE* **7** (11):(e49223) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049223>

- Schoener TW, Toft CA. 1983. Spider populations: extraordinarily high densities on islands without top predators. *Science* **219**:1353.
- Schwendinger PJ, Pape T. 2000. *Metopia sinensis* (Diptera, Sarcophagidae), an unusual predator of *Liphistius* (Araneae, Mesothelae) in Northern Thailand. *Journal of Arachnology* **28**:353-356.
- Silveira MC, Japyassú HF. 2012. Notes on the behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Theridiidae, Araneae). *Revista de Etolog* **11**:56-67.
- Smith RB, Mommsen TP. 1984. Pollen Feeding in an Orb-Weaving Spider. *Science* **226**:1330-1332.
- Stetsun H, Rajabi H, Matushkina N, Gorb SN. 2019. Functional morphology of the sting in two digger wasps (Hymenoptera: Crabronidae) with different types of prey transport. *Arthropod Structure and Development* **52**:1-10.
- Strand MR. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. In: Waage J, Greathead D. (Eds.), *Insect Parasitoids*. Academic Press, London
- Thornhill R. 1975. Scorpionflies as kleptoparasites of web-building spiders. *Nature* **258**:709-711.
- Tork P. 2019. Pathways of ocular entrainment in *Marpissa marina* (Araneae, Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology* **46**:321-333.
- Tran G, Heuzé V, Makkar HPS. 2015. Insects in fish diets. *Animal Frontiers* **5**:37-44.
- Vincent LS. 1985. First record of a tachinid fly as an internal parasitoid of a spider (Diptera: Tachinidae; Araneae: Antrodiaetidae). *Pan-Pacific entomologist* **6**:224-225.
- Vollrath F. 1978. A Close Relationship Between Two Spiders (Arachnida, Araneidae): *Curimagua bayano* Synecious on a *Diplura* Species. *Psyche A Journal of Entomology* **85**:347-353.
- Whiles MR, Lips KR, Pringle CM, Kilham SS, Bixby RJ, Brenes R, Connely S, Colon-Gaud JC, Hunte-Brown M, Huryn AD, Montgomery C, Peterson S. 2006. The effects of amphibian population decline on the structure and function of neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:27-34.
- Wigger E, Kuhn-Nentwig L, Nentwig W. 2002. The venom optimisation hypothesis: A spider injects large venom quantities only into difficult prey types. *Toxicon* **40**:749-752.
- Wirth WW, Mathis WN, Vockeroth JR. 1987. Ephydriidae. Pp. 1027-1048. *In* Manual of Nearctic Diptera. Volume I. (McAlpine JF, Peterson BV, Shewell GE, Teskey HJ, Vockeroth JR, Wood DEM). Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Wood DM. 1987. Tachinidae. *In* Manual of Nearctic Diptera Volume 2. Agriculture Canada Monograph **28**:1193-1269.
- Wood HM, Griswold CE, Spicer GS. 2007. Phylogenetic relationships within an endemic group of Malagasy 'assassin spiders' (Araneae, Archaeidae): ancestral character reconstruction,

- convergent evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**:612-619.
- Wood DH. 2008. A revision of the assassin spiders of the *Eriauchenius gracilicollis* group, a clade of spiders endemic to Madagascar (Araneae: Archaeidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **152**:255–296.
- Wood HM, Griswold CE, Gillespie RG. 2012. Phylogenetic placement of pelican spiders (Archaeidae, Araneae), with insight into evolution of the “neck” and predatory behaviours of the superfamily Palpimanoidea. *Cladistics* **28**:598–626.
- Yu DS, Achterberg C, Horstmann K. 2012. Taxapad 2012 Ichneumonoidea 2011. Taxonomy, biology, morphology and dis-tribution. Ottawa, Ontario. Available from <http://www.taxapad.com> (February 2017)
- Zaitsev VF, Charykuliev D. 1981. On the biology of bee-flies of the genus *Petrorossia* Bezzi (Diptera, Bombyliidae) with description of a new species from Turkmenia. *Entomological Review* **60**:158–160.
- Zatwarnicki T, Kahanpää J. 2014. Checklist of the family Ephydriidae of Finland (Insecta, Diptera). *ZooKeys* **441**:339-346.

11.3 Webové stránky

- Jedlička L, Kůdelka M, Stloukalová V. 2009. Checklist of Diptera of the Czech Republic and Slovakia. Electronic version 2. Available from <http://www.edvis.sk/diptera2009> (accessed January 2020)
- World Spider Catalog. 2014. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern. Available from <https://wsc.nmbe.ch/> (accessed February 2020).