

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE  
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



**Manipulace chování pavouků parazity a parazitoidy**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

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

**Bakalant: Josef Arnošt, DiS.**

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra agroekologie a biometeorologie

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Arnošt Josef

Krajinářství

Název práce

**Manipulace chování pavouků parazity a parazitoidy**

Anglický název

**Behavioural manipulation of spiders by parasites and parasitoids**

### Cíle práce

Práce bude vypracována formou literární rešerše. Literární přehled bude zaměřen na poznatky o manipulaci chování členovců jejichmi parazity a parazitoidy. Vypíše se přehled představitelů parazitů a parazitoidů asociované na různé hostitele z členovců. Práce zpracuje přehled různých typů změn chování, které u hostitele vyvolává jejich parazit/parazitoid. Práce má za úlohu zpracovat poznatky o koevoluci mezi parazitem/parazitoidem a jeho hostitelem a vyvodit závěry o výhodách a nevýhodách tyto životní strategií parazitů/parazitoidů.

### Metodika

Práce s literaturou, vypracována literární rešerše a vypracování přehledů o poznatkách k dané problematice.

### Harmonogram zpracování

III. - XI. 2013 - studium literatury, průběžné konzultace.

XII. 2013 - první verze rešerše k danému tématu.

II. 2014 - předložení první verze BP.

III. 2014 - předložení finální verze BP vedoucímu práce.

IV. 2014 - odevzdání BP.

## Rozsah textové části

35-50 stran

## Klíčová slova

manipulace chování, interakce mezi parazity a hostiteli, členovci, pavouci, hmyz

---

## Literatura

- Eberhard, W.G. 2000. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, 406, 255-256.
- Eberhard, W.G. 2000. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 9, 220-240.
- Korenko, S., Pekár, S. 2011. A parasitoid wasp induces overwintering behaviour in its spider host. *PLoS ONE* 6(9), e24628.
- Libersat, F., Delago, A., Gal, R. 2009. Manipulation of host behaviour by parasitic Insects. *Annual Review of Entomology*, 54, 189-207.
- Foelix, R. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford University Press, USA, p. 336
- Herberstein (ed.), M. E. 2011. *Spider behaviour: flexibility and versatility*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 404.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in ecological web*. Cambridge university press, p. 344.
- Nentwig, W. 1987. *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag, p. 448.
- 

## Vedoucí práce

Korenko Stanislav, Mgr., Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 15.4.2014

**prof. Ing. Josef Soukup, CSc.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 16.4.2014

**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan fakulty

---

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně a použil jsem literárních pramenů a informací, které cituji a uvádím v seznamu použité literatury.

V Praze, 16.4. 2014

.....

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval svému vedoucímu bakalářské práce, Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D, který mi poskytl celou řadu cenných informací, zdrojů a moji práci vedl svědomitě. Dále bych chtěl poděkovat Ing. Vendule Ludvíkové, Ph.D. za další cenné rady a všem mým přátelům a rodině za to, že mi byli oporou po dobu psaní této práce.

# Abstrakt

## Manipulace chování pavouků parazity a parazitoidy

Tato práce se zabývá parazitismem s hlavním zaměřením na parazitické organismy asociované na pavouky, konkrétně zmiňuje zástupce parazitoidů ze skupiny blanokřídlých (Hymenoptera), hlístic (Nematoda) a dvoukřídlých (Diptera). Tyto organismy v dospělosti žijí neparaziticky, ale jejich larvální stádia se živí na ostatních organismech. V dlouhém procesu koevoluce s hostiteli si parazitoidi vyvinuli originální postupy jak pozměnit chování svého hostitele tak, aby tím zvýšili pravděpodobnost svého přežití a zajistili si úspěšný vývoj v dospělce. K manipulaci hostitele dochází zejména kvůli zvýšení ochrany parazitoida během kritického období jeho vývoje anebo kvůli zajištění prostředí vhodného pro jeho další vývoj a šíření.

Řád blanokřídlí (Hymenoptera) obsahuje několik skupin parazitických vosiček, ze kterých nejzajímavější je skupina Polysphinctini, jejíž zástupci jsou úzce vázáni na pavouky. Práce zmiňuje poznatky o manipulaci snovací činnosti síťových pavouků čeledí Araneidae, Tetragnathidae, Nephilidae, Theridiidae, Agelenidae, Dictynidae a Linyphiidae. Architektura pavoučí sítě je druhově specifická a je relativně lehké ji studovat, proto nejvíce poznatků zabývajících se manipulací chování pavouků je právě o změnách v architektuře pavučiny vyvolaných posledním instarem larvy parazitické vosičky. Ta mění chování hostitele tak, aby ze svých vláken vytvořil úkryt bezpečný pro budoucí kuklu parazitoida. Období kuklení je nejkritičtější za celou ontogenezi vosičky – larva v kukle je nepohyblivá, bezbranná a všechnu svoji energii dává do své přeměny v dospělce.

Hlístice čeledi Mermithidae manipulují pavoučí hostitele ve smyslu snahy o vyhledání prostředí, které hlístice potřebují k úspěšnému vyvinutí v dospělce. Tyto hlístice v dospělosti žijí ve vodním prostředí. K tomu, aby se do něj dostali, jejich larvy tedy manipulují pavouky k vyhledání vody a vstupu do ní.

U parazitických much řádu dvoukřídlí (Diptera) a rodu *Acroceridae* dochází k podobným manipulacím pavouků jako u blanokřídlých. Jejich vajíčka však nejsou kladeny přímo na těla budoucích hostitelů, ale volně v prostředí. Jejich larvy si po vylíhnutí musejí svého hostitele vyhledat.

Práce sumarizuje dosavadní poznatky o manipulacích chování pavoučích hostitelů, rozděluje jednotlivé tvary kokonových sítí indukovaných larvami parazitoidů na dvourozměrné a trojrozměrné. U těchto dvou skupin sítí dále vysvětluje jejich výhody v souvislosti s pevností kokonů vytvářených larvami uvnitř kokonových sítí. Dále práce diskutuje o variabilitě pavoučích sítí a podmínkách výběru hostitele, jakožto i o možných úskalích zkoumání parazitace v laboratorních podmínkách.

**klíčová slova:** manipulace chování, interakce mezi parazity a hostiteli, členovci, pavouci, hmyz

# Abstract

## Behavioural manipulation of spiders by parasites and parasitoids

This work deals with hymenopteran, dipteran and nematode parasitoids associated to spiders. These organisms live as parasites only during their larval period of life. During such long process of co-evolution with their hosts, parasitoids have developed unique methods of altering the host behavior to raise their chances to survive and further evolution. The host behavioural manipulation occurs mainly due to increase the protection of parasitoid during the critical period of his ontogenesis, or to provide suitable environment for their development to adult stage and distribution to the environment.

The Hymenoptera order includes several groups of parasitoid wasps. The most interesting one is the Polysphinctini group. The species of Polysphinctini are closely associated with spiders. The work mentions the knowledge of webbing behaviour manipulations of spider families Araneidae, Tetragnathidae, Nephilidae, Theridiidae, Agelenidae, Dictynidae and Linyphiidae. The architecture of spider web is species-specific and is relatively easy to observe. That's why the most knowledge about behavioural manipulation of spiders deals with web architecture changes induced by the final instar larva of a parasitic wasp. The larva manipulates its host to develop a cocoon web – a web that works as a safe place for the cocoon during pupation. The pupation is the most critical part of the parasitic wasp's life, because the larva in cocoon is immobile, defenseless and gives all its energy to transformation into the adult wasp.

The Mermithid nematode parasitoids manipulate spider hosts to find the suitable environment so they could finish their life cycle, because these parasitoids are living freely in water environment as adults. The spider hosts are manipulated to find water environment so the larvae could emerge into the water and finally evolve to the adult stage.

The dipteran parasitic flies of genera *Acroceridae* use similar behavioural manipulations as the hymenopteran group does. Their eggs aren't layed right on the host's body, but on the ground or vegetation. After hatching, the first instar larva – planidium – has to find the suitable spider host on its own.

The work summarizes knowledge about behavioural manipulations of spiders, divides various shapes of cocoon webs induced by parasitoid larvae to two- and three-dimensional group and explains the advantages of these web groups in relation to the cocoon wall density and its total strength. Further, the work discuss about the variability of spider web architecture and conditions of host selection. The possible difficulties of research in laboratory conditions are mentioned as well.

**keywords:** behavioral manipulation, interaction between parasitoids and their hosts, arthropods, spiders, insect

## **Cíle práce**

Práce je vypracována formou literární rešerše. Literární přehled je zaměřen na poznatky o manipulaci chování pavouků jejich parazity a parazitoidy, předkládá seznam různých čeledí pavouků, přiřazuje k nim jejich parazitoidy a zpracovává přehled manipulace chování, které u pavouka vyvolává jeho parazitoid. Podrobně se práce věnuje změnám ve snovací činnosti pavouků. Práce má za úkol zpracovat poznatky o vztazích mezi parazitoidem a jeho hostitelem.



# Obsah

|  |    |
|--|----|
| 1 Úvod   | 10 |
| 2 Parazitismus   | 11 |
| 2.1 Manipulace chování hostitele   | 11 |
| 2.2 Příklady manipulace chování  | 12 |
| 2.2.1 Sebevražedné chování   | 12 |
| 2.2.2 Manipulace hostitele pro péči o potomky                                    | 12 |
| 3 Pavoučí hostitelé  | 13 |
| 4 Blanokřídlí parazitoidi manipulující chování pavoučího hostitele (Hymenoptera) | 16 |
| 5 Parazitíční lumčíci ze skupiny Polysphinctini                                  | 18 |
| 5.1 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Araneidae                           | 18 |
| 5.1.1 <i>Acrotaphus</i>  | 18 |
| 5.1.2 <i>Hymenoepimecis</i>  | 21 |
| 5.1.3 <i>Polysphincta</i>  | 23 |
| 5.1.4 <i>Reclinervellus</i>  | 25 |
| 5.1.5 <i>Sinarachna</i>  | 27 |
| 5.1.6 <i>Zatypota</i>  | 28 |
| 5.2 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Tetragnathidae                      | 30 |
| 5.2.1 <i>Acrodactyla</i>   | 30 |
| 5.2.2 <i>Eruga</i>   | 32 |
| 5.2.3 <i>Hymenoepimecis</i>  | 33 |
| 5.3 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Nephilidae                          | 37 |
| 5.4 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Theridiidae                         | 39 |
| 5.5 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Agelenidae                          | 43 |
| 5.6 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Dictynidae                          | 45 |
| 5.7 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Linyphiidae                         | 46 |
| 6 Dvoukřídlí parazitoidi manipulující chování pavoučího hostitele (Diptera)      | 47 |
| 7 Parazitické hlístice manipulující chování pavoučího hostitele (Nematoda)       | 48 |
| 8 Diskuze  | 49 |
| 9 Závěr  | 52 |
| 10 Seznam literatury   | 53 |

# 1 Úvod

V přírodě existuje mnoho způsobů, jakými si organismy zajišťují přežití a pokračování svého druhu. Zdaleka ne všechny organismy o své místo na tomto světě bojují „čestně“, více než polovina všech organismů na Zemi se živí na úkor někoho druhého. Takovýto způsob života se nazývá parazitace a organismy, které takto žijí se nazývají paraziti.

Paraziti těží ze života a úspěchů svých hostitelů, organismů, na které jsou často velmi úzce vázáni. Pokud zemře hostitel, umírá i parazit. Z toho vyplývá, že parazit nesmí svého hostitele ohrozit na životě aspoň dokud nedosáhne určitého stádia vývoje. Zvláštní skupinou parazitů jsou pak parazitoidi, kteří ve fázi dospělosti žijí neparaziticky a pro úspěšné završení svého vývoje tedy potřebují svého hostitele zahubit, ať už kvůli tomu, aby jim posloužil jako potrava, anebo kvůli tomu, že se z hostitele potřebují dostat ven a to musí proběhnout v prostředí, na které hostitel není adaptován.

Parazitoidi často pro dosažení svých cílů používají pokročilé metody, jako je například manipulace chování hostitele. Někteří manipulují chování hostitele jen pro to, aby se dostali do prostředí, které potřebují pro svůj další vývoj, jiní pak manipulují jeho chování pro zajištění co nejlepších podmínek pro své přežití během kritických okamžiků svého vývoje. Takovým kritickým okamžikem jsou především fáze kuklení, tedy přechodu z larválního stádia v dospělého.

Účinky manipulace pavoučího hostitele parazitoidem se viditelně projevují především změnami v architektuře jeho sítí. Výsledkem jsou často zcela nové, pro daný druh pavouka neobvyklé, tvary pavučin, jejichž hlavní funkcí je ochránit kuklící se larvu parazitoida před vlivy počasí, predátory a ostatními parazity. Zmíněné změny architektury sítí se dobře pozorují, i proto se jedná o nejprozkoumanější faktor v oblasti manipulací chování hostitelů jejich parazitoidy.

## 2 Parazitismus

Parazitismus je formou predace. Jedná se o vztah dvou organismů, kdy parazit využívá svého hostitele, má z něj určitý užitek, získává živiny, čímž ho poškozují, ale okamžitě nezabíjí. Se smrtí hostitele často umírá i jeho parazit. Pro parazita je tedy důležité, aby jeho hostitel zůstal naživu aspoň po dobu, kterou parazit potřebuje pro dosažení dospělosti. Na světě se téměř nedá najít živý organismus, který není hostitelem žádného parazita a zároveň je známo, že se mnoho druhů parazitů specializuje na určitého hostitele nebo jejich skupinu. Z toho vyplývá, že více než polovinu všech organismů na Zemi musí tvořit paraziti nebo patogeny (Begon et al., 1997).

Zvláštní skupinou parazitů jsou parazitoidi. Od „běžných“ parazitů se odlišují tím, že paraziticky žijí pouze jejich nedospělá stádia, zatímco dospělci se živí neparaziticky, případně potravu vůbec nepřijímají. Dospělá samice klade vajíčko na tělo hostitele (kterého předtím může i paralyzovat) nebo do něj. Larva se po vylíhnutí živí obsahem těla hostitele, čímž ho odsuzuje k zániku (Šálek et al., 2005). U některých druhů parazitoidů (např. řád Diptera, čeleď Acroceridae) jsou však vajíčka kladeny volně v prostředí, kde se vyskytuje potenciální hostitel a čerstvě vylíhnutá larva si ho musí nejprve najít (Schlinger, 1987).

Podle způsobu využívání svého hostitele se parazitoidi dělí na idiobionty a koinobionty. Idiobiont brání dalšímu vývoji svého hostitele a požírá jej brzy po napadení, zatímco koinobiont ponechává svého hostitele vlastnímu vývoji, živí se na něm postupně a usmrcuje ho až když dosáhne potřebného stádia vývoje (Kaeslin et al., 2005).

Idiobionti jsou často ektoparazitoidi, kteří si vybírají přiměřeně velkého hostitele, jehož tělo by mohlo poskytovat dostatek potravy pro potomstvo parazitoida. Koinobionti jsou naopak často endoparazitoidi. Idiobionti jsou často generalisté, koinobionti pak bývají hostitelsky specifičtí (Rott et Godfray, 2000).

### 2.1 Manipulace chování hostitele

Nežádoucí parazit ovlivňuje chování hostitele (citlivost na světlo – „phototaxis“, pohyb, potravní chování, reprodukci, sociální interakce atd.), aby tak zvýšil šanci na dokončení svého životního cyklu (Biron et al., 2005; Libersat et al., 2009). Přestože je takové ovlivňování chování hostitele široce rozšířeným fenoménem, jeho základní mechanismy teprve začínají být odhalovány. Vliv parazitů na chování hostitele může být **přímý** (manipulace jeho nervového systému) nebo **nepřímý** (manipulace jeho imunitního či endokrinního systému nebo metabolismu) (Libersat et al., 2009).

Změny chování, které vykazují hostitelé parazitů jsou extrémně rozmanité – od malých změn ve frekvenci, či trvání dané aktivity až po ukázky nových a někdy neobyčejných změn v chování, fyziologii či morfologii (Maure et al., 2011).

## 2.2 Příklady manipulace chování

### 2.2.1 Sebevražedné chování

1) Parazitická houba rodu *Cordyceps* produkuje chemikálie, které ovlivňují orientační smysl mravenců. Spóry této houby se dostanou do těla mravence skrz jeho průdušnice. Podhoubí (mycelium) se pak živí na mravenčích orgánech, přičemž se vyhýbá těm životně důležitým. Když nastane ten pravý čas, začne houba produkovat určité (dosud neznámé) chemikálie, které přimějou mravence vylézt na vyvýšené stanoviště (strom, případně trs trávy), tam se zachytit pomocí kusadel a zůstat nehnutě stát. Pak houba připravená ke sporulaci pozře zbytek mravenčích orgánů včetně mozku, plodnice se pak prorazí skrz jeho kutikulu a může dojít k vypuštění kapslí se spóry, které při pádu k zemi explodují pro lepší rozšíření spór (Libersat et al., 2009).

2) Motolice kopinatá - *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) používá podobnou strategii manipulace mravenců jako výše zmíněná houba. Ve snaze dostat se do svého finálního hostitele, kterým jsou spásáči (především skot), naviguje mravence na samou špičku stébla trávy, kde se opět pomocí kusadel zachytí a čeká na pozření spásáčem. Ve svém hlavním hostiteli dosahuje motolice dospělosti, produkuje vajíčka, které jsou vyloučeny v jeho stolici, na které se živí pozemní hlemýždi. V hlemýždi se z vajíček líhnou larvy – cercárie, které se vyvíjejí v jeho trávícím traktu v juvenilní jedince. Ti jsou pak hlemýžděm vyloučeny v hrudce slizu, kterou požirají mravenci (Libersat et al., 2009).

3) Hlístice (*Nematomorpha*), která napadá členovce řádu rovnokřídlí (kobyly, sarančata, cvrčky), v nich probouzí „touhu“ utopit se ve vodě, neboť dopělci již neparazitují, ale žijí volně právě ve vodě (Biron et al., 2005).

### 2.2.2 Manipulace hostitele pro péči o potomky

1) Housenka motýla druhu *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) parazituje na mravenčích tak, že vylučuje chemikálie, díky kterým se o ni mravenci starají jako o svého potomka – krmí, vychovávají a chrání ji. Sama se ale stává obětí parazitoida – vosičky druhu *Ichneumon eumerus* (Wesmael, 1857), která, aby se k housence bezpečně dostala, vypouští mezi mravence chemikálie, díky kterým mezi sebou začnou mravenci bojovat. Housenka tak zůstane bez ochrany.

2) Podle Eberharda (2000b) je pravděpodobně nejlepším příkladem změny chování parazitickou vosičkou rodiny Ichneumonidae manipulace chování pavouků vosičkami ze skupiny Polysphinctini, kterým je věnována kapitola číslo 5.

### 3 Pavoučí hostitelé

Pavouky můžeme dělit podle různých kritérií. Tím pravděpodobně nejhlavějším je způsob, jakým si zajišťují potravu (Cardoso et al., 2011). Pavouci se tedy dělí dle strategií lovu v základu na dvě velké skupiny – pavouky aktivně si vyhledávající svoji kořist, tzv. **lovce** („hunting spiders“), a **síťové pavouky** („web-building spiders“) (Uetz et al., 1999; Cardoso et al., 2011). Tyto dvě skupiny byly dále děleny různými autory do podskupin, tzv. gild („guild“) podle rozličných taxonomických i behaviorálních charakteristik daných čeledí pavouků. Výsledky těchto autorů se ale často lišily. Teprve až Cardoso et al. (2011) sepsali ucelenou, globálně použitelnou klasifikaci osmi pavoučích gild.

**Lovci** nepoužívají primárně k lovu kořisti své pavučiny, ale kořist uchvacují převážně svými končetinami a kusadly. Jimi produkováná pavučinová vlákna pak slouží například k výrobě skrýší, kokonů pro vajíčka, či jako zajištění pro případ nepovedeného výpadu na kořist. Pro jejich specifický způsob lovu jsou často vybaveni velmi dobrým zrakem (čeledi Salticidae, Thomisidae, Lycosidae aj.).

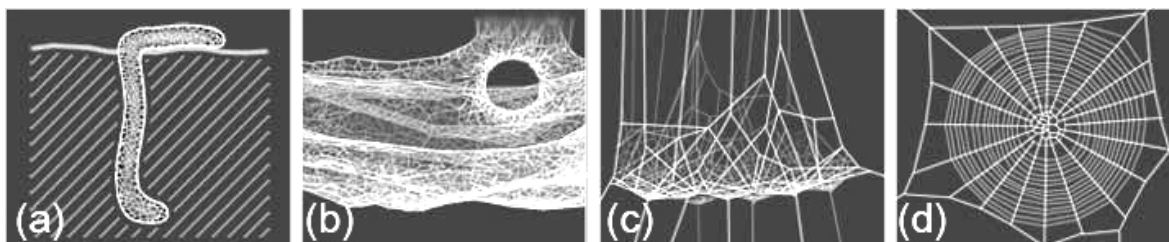
Skupina lovců obsahuje tyto gildy a čeledi (Cardoso et al., 2011):

- specialisté = „specialists“
  - Mimetidae, Zodariidae, Dysderidae aj.
- pozemní lovci = „ground hunters“
  - Oonopidae, Gnaphosidae, Lycosidae aj.
- ostatní lovci = „other hunters“
  - Anyphaenidae, Miturgidae, Salticidae aj.
- útočníci ze zálohy = „ambush hunters“
  - Thomisidae, Sicariidae, Microstigmatidae aj.

**Síťoví pavouci** loví svoji kořist do horizontálních nebo vertikálních sítí rozmanitých struktur. Často na svůj úlovek čekají uprostřed sítě nebo v úkrytu, který si budují na jejím okraji. Pokud se kořist zachytí, pavouk ji hbitě napadne, kusadly do ní vpraví jed a obalí ji svými hedvábnými vlákny. Tito pavouci mají většinou špatný zrak, ale zato jsou velmi citliví na vibrace.

Síťoví pavouci jsou řazeni do gild podle typů pavučin (obr. č. 1 a - d), které jednotlivé čeledi vyrábějí (Cardoso et al., 2011):

- pavouci žijící pod kameny nebo v zemních norách vystlaných jemnou pavučinou a zakončených víčkem, punčoškou, či jinou konstrukcí z vláken, která upozorňuje pavouka na kořist (obr. č. 1a) = „sensing web weavers“
  - Filistatidae, Atypidae, Ctenizidae aj.
- stavitelé plachtových sítí (obr. č. 1b) = „sheet web weavers“
  - Agelenidae, Cybaeidae, Hahniidae aj.
- stavitelé prostorových pavučin (obr. č. 1c) = „space web weavers“
  - Theridiidae, Pholcidae, zčásti Linyphiidae aj.
- stavitelé kruhových pavučin (obr. č. 1d) = „orb web weavers“
  - Araneidae, Nephilidae, Tetragnathidae aj.



**Obr. č. 1:** Příklady tvaru pavučin jednotlivých gild síťových pavouků – punčoška čeledi Atypidae (a), plachtovitá síť čeledi Agelenidae (b), prostorová síť čeledi Linyphiidae (c) a kruhová pavučina čeledi Araneidae; (Marik, 2002).

U těchto pavouků se dají nejjednodušeji pozorovat změny jejich chování způsobené parazitoidy právě díky jejich sítím. V některých případech je architektura pavučiny, vystavěné pod vlivem parazitoida odvozená od architektury pavučiny neparazitovaného jedince (Korenko et al., 2011). U jiných případů je výsledná architektura manipulované sítě jedinečná (u neparazitovaného pavouka se nikdy nevyskytuje) (e.g. Eberhard, 2010a; Korenko et al., 2014a,b,c). Ve většině případů však není možné s jistotou určit, které charakteristiky stavby manipulovaných sítí jsou identické s charakteristikami běžné snovací činnosti pavouka, a které ne. K tomu je zapotřebí detailní poznání snovací činnosti

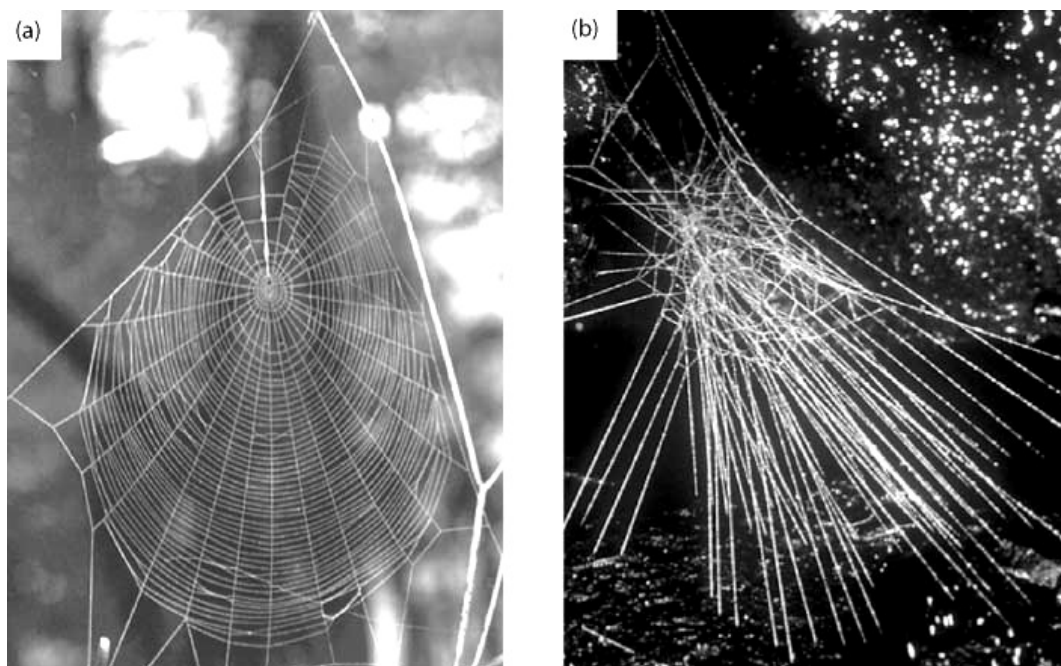
a architektury pavoučí sítě. Tyto poznatky však mnohdy chybějí (Korenko, IV. 2014, in litt.).

Proč ale vůbec někteří pavouci používají dvourozměrné (2-D) sítě a někteří sítě trojrozměrné (3-D)?

Vzdušné 2-D sítě (obr. č. 2a) opatřené lepivým vláknem jsou velmi účinné pro zachytávání nejen létajícího hmyzu. Dají se snadno opravovat a pro úspěšné uchycení sítě k okolí stačí pavoukovi pouze 3 body, což mu umožňuje obývat mnohem otevřenější prostranství. 2-D sítě mají však také své nevýhody. Jednak je nutno křehkou pavučinu někdy i několikrát denně opravovat a jednak je pavouk odpočívající uprostřed nebo na kraji své ploché 2-D sítě velmi zranitelný (Blackledge et al., 2003).

Blackledge et al. (2003) uvádí, že evoluce tvaru sítí mnoha pavouků z 2-D na 3-D by mohla být důsledkem snahy o zvýšení ochrany před nepřáteli včetně predátorů a parazitoidů. Dokazují to předložením studie zaměřené na pozorování predace (parazitace) pavouků jejich idiobiontními parazitoidy čeledi Sphecidae. Výsledky ukazují, že pavouci na 2-D sítích jsou mnohem častějším cílem těchto parazitoidů. Pavouk ukrytý ve 3-D zmeti vláken je mnohem lépe chráněn před příchozím útočníkem a navíc se díky vibracím, které k němu vlákna přenášejí, mnohem dříve dozví o jeho přítomnosti a má tak větší šanci se včas ukryt (obr. č. 2b).

Blackledge et al. (2003) sice zjistili, že 3-D sítě jsou účinnou obranou proti parazitoidům čeledi Sphecidae, zůstává však otázkou, zda dokážou pavouka ochránit i před vysoce specializovanými koinobiontními parazitoidy ze skupiny Polisphinctini (Korenko, IV. 2014, in litt.). Touto problematikou se v současnosti stále zabývá Korenko (unpub.).



**Obr. č. 2:** (a) 2-D pavučina; (b) 3-D pavučina; (Blackledge et al., 2003).

## 4 Blanokřídlí parazitoidi manipulující chování pavoučího hostitele (Hymenoptera)

Na pavouky je vázána celá řada parazitoidů z řádu Hymenoptera (blanokřídlých). Tento řád se dělí na dva podřády: Symphyta (širopasé) a Apocrita (štíhlopasé). Podřád Apocrita se dále dělí na Aculeata (žahadlové) a Parasitica (parazitické) (Ronquist, 1999).

Larvy blanokřídlých parazitoidů se vyvíjí buď přímo na pavoucích, nebo na jejich vajíčkách. Jednotlivé skupiny obsahují parazitoidy s širokým spektrem způsobů obživy. Od těch, kteří se živí samostatně nebo ve skupinách na pavoučích vajíčkách v jejich kokonech přes drobné parazitoidy vyvíjející se uvnitř jednotlivých vajíček pavouků až po externí parazitoidy pavouků. Naprostá většina druhů řádu Hymenoptera, které využívají pavouky, jsou specialisty a nevyužívají žádné jiné hostitele (Fitton et al., 1987).

Fitton et al. (1987) vypracovali přehlednou klasifikaci blanokřídlých parazitoidů (idiobiontů i koinobiontů) a predátorů asociovaných na pavouky a jejich vajíčka v Evropě.

### Idiobionti

Idiobionti jsou v řádu Hymenoptera takoví parazitoidi, kteří svého pavoučího hostitele paralyzují žihadlem, odnesou do své skrýše a nakladou na něj vajíčka. Z těch se zanedlouho líhnou larvy, které paralyzované pavouky požírají. Nejvýznamnějšími zástupci jsou zejména čeledi Pompilidae a Sphecidae.

### nadčeleď Pompiloidea

#### čeleď Pompilidae

V Evropě se nachází cca 27 rodů této velké čeledi. Všichni zástupci se živí dospělými nebo juvenilními pavouky, které paralyzují žihadlem. Mnoho druhů si vyhrabává hnízda v zemi, některé se zabydlují v hnízdech ostatních druhů a jiné si stavějí vlastní hnízda z bahna. Několik druhů nepoužívá hnízda, ale klade vajíčka na žihadlem dočasně paralyzované pavouky velmi podobně, jako to dělají zástupci skupiny Polysphinctini z čeledi Ichneumonidae. Existuje poměrně málo záznamů o specializaci vosiček čeledi Pompilidae na jednotlivé druhy pavouků, není ale pochyb o tom, že některé druhy se specializují na síťové pavouky, jiné na aktivně lovící pavouky a další zase na pavouky, žijící v norách (Fitton et al., 1987).

**podčeleď Ctenocerinae** – rod *Epipompilus*

**podčeleď Pepsinae** – rody *Ageniella*, *Calopompilus*, *Dipogon* a další.

**podčeleď Pompilinae** – rody *Psorthaspis*, *Anoplius*, *Arachnospila* a další.

**podčeleď Ceropalinae** – rod *Ceropales*



## **nadčeleď Sphecoidea**

### **čeleď Sphecidae**

#### **podčeleď Sphecinae** – rody *Palmodes*, *Prionyx*, *Isodontia*, *Sphex*

Zástupci podčeleďi Sphecinae v Evropě si vyhrabávají hnízda v zemi, nebo využívají již existujících děr v zemi či různých dutin. Tato hnízda obsahují jednu až několik buněk, které vosičky plní svojí kořistí – převážně menšími pavouky (Fitton et al., 1987).

## **Koinobionti**

Koinobionti využívají nejpropracovanějších postupů pro dosažení svého cíle – úspěšného rozmnožení. Na rozdíl od idiobiontů zmíněných výše ponechávají během parazitace pavouka svému vývoji, zatímco je na něm jejich larva pevně přichycena a krmí se sáním jeho hemolymfy. Když larva dospěje do určitého stádia vývoje (většinou je jím poslední instar), vpraví do pavouka látky, které dokážou ovlivnit jeho chování, zejména způsob jakým staví své síť. Ty mají pak často diametrálně odlišný tvar a strukturu než síť neparazitovaných jedinců. Takto pozměněné pavučiny slouží jako ochranné struktury pro kokon, který larva plete hned po pozření svého hostitele. Larva takového koinobionta tedy manipuluje chování svého hostitele za účelem zvýšení svých šancí na přežití během kuklení (Eberhard, 2000a,b). Jedinou skupinou, jejíž zástupci se při parazitaci takto chovají, je Polysphinctini (Fitton et al., 1987). Těmto parazitoidům a manipulaci jejich hostitelů je detailněji věnována kapitola číslo 5.

## **nadčeleď Ichneumonoidea**

### **čeleď Ichneumonidae**

#### **podčeleď Pimplinae**

##### **kmen Polysphinctini**

skupině Polysphinctini je podrobněji věnována kapitola 5.

## 5 Parazitičtí lumčící ze skupiny Polysphinctini

Tato skupina rodů řádu Hymenoptera je obzvláště zajímavá, protože všechny druhy v ní obsažené jsou koinobiontními ektoparazitoidy, jejichž larvy se vyvíjejí na aktivních pavoucích, což je v rámci čeledi Ichneumonidae unikátní vlastností (Fitton et al., 1987, 1988; Eberhard, 2000a).

Dospělci budoucí hostitele svých potomků dočasně paralyzují žihadlem, aby na ně mohli úspěšně naklást vajíčka, která připevňují na vrchní stranu zadečku či hlavohrudí. Larva parazitoida se vyvíjí sáním hemolymfy svého hostitele vytékající z drobných zranění, která mu způsobuje svými kusadly (Eberhard, 2000a, b; Korenko et Pekár, 2011).

V posledním instaru, těsně před zakuklením, manipuluje pavouka k upletení takové sítě, která by kukle zajistila kvalitní ochranu před predátory, saprofágy (Matsumoto, 2009) a padajícími nečistotami (Eberhard, 2001), či prudkým deštěm (Fincke et al., 1990). Zda jde i o účinnou ochranu proti hyperparazitaci by mělo být předmětem dalšího výzkumu (Korenko et al., 2014a).

### 5.1 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Araneidae

Zástupci čeledi Araneidae (křížákovití) stavějí charakteristické, 2-D, kruhové, lapací sítě s pravidelnými radiálami a spirálami lepivých vláken. Někteří zástupci si na okraji své sítě stavějí úkryt z kombinace pavučiny a okolních materiálů (listů, stébla trávy atp.), ve kterém odpočívají a někteří se zdržují uprostřed pavučiny. Vždy ale drží nohou tzv. signální vlákno, díky kterému jsou upozorňováni na kořist, která se zamotá do pavučiny (Lissner, 2011a).

#### 5.1.1 *Acrotaphus*

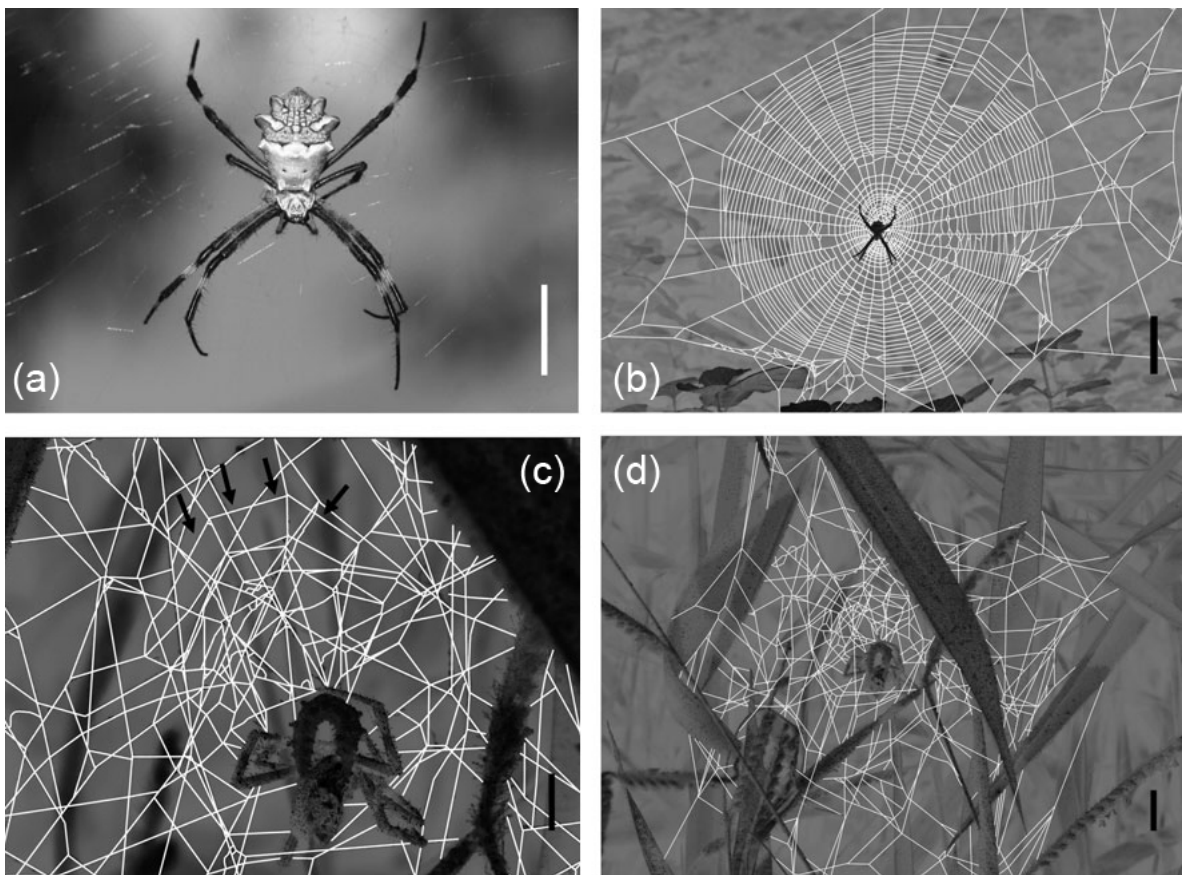
Zástupci rodu *Acrotaphus* se specializují na dvě čeledi pavouků, a to Araneidae a Tetragnathidae (Gauld et Dubois, 2006).

*Acrotaphus chedelae* (Gauld, 1991)

První informace o manipulaci hostitele druhem *A. chedelae* přinesli ve své práci Gonzaga et Sobczak (2011). Na konkrétním případě bylo zjištěno, že *A. chedelae* útočí na pavouky *Argiope argentata* (Fabricius, 1775) (obr. č.: 3a, b), převážně na mladší a menší jedince – zřejmě pro snížení rizika při útoku a následné imobilizaci hostitele spojené s připevňováním vajíčka na jeho tělo. Menší hostitel představoval dostatek živin pro

úspěšný vývoj larvy parazitoida, stále je však nutno hlouběji prozkoumat, zda je jeho velikost jedním z hlavních kritérií pro výběr parazitoidem (Gonzaga et Sobczak, 2011).

Modifikovaná „kokonová“ pavučina (obr. č. 3c, d), kterou pavouk přede pod vlivem parazitoida je tvořena několika radiálami, postrádá lepkavá vlákna (Gonzaga et al., 2010) a podobá se strukturám, které pavouk ze normálních okolností staví po stranách své pavučiny v lokalitách, které jsou vystaveny silnějšímu větru (Lubin, 1974). Blízko středu sítě lze nalézt určité radiální uspořádání vláken a nelepivá spirálová vlákna. Je vytvořena určitá trojrozměrná struktura, která přispívá ke zlepšení stability po dobu kuklení larvy, kdy je pavouk již dávno mrtev a není kdo by síť opravoval. Absence lepkavých vláken pak znamená menší riziko poničení sítě a kokonu s kuklou náhodně zachyceným hmyzem (Gonzaga et Sobczak, 2011).

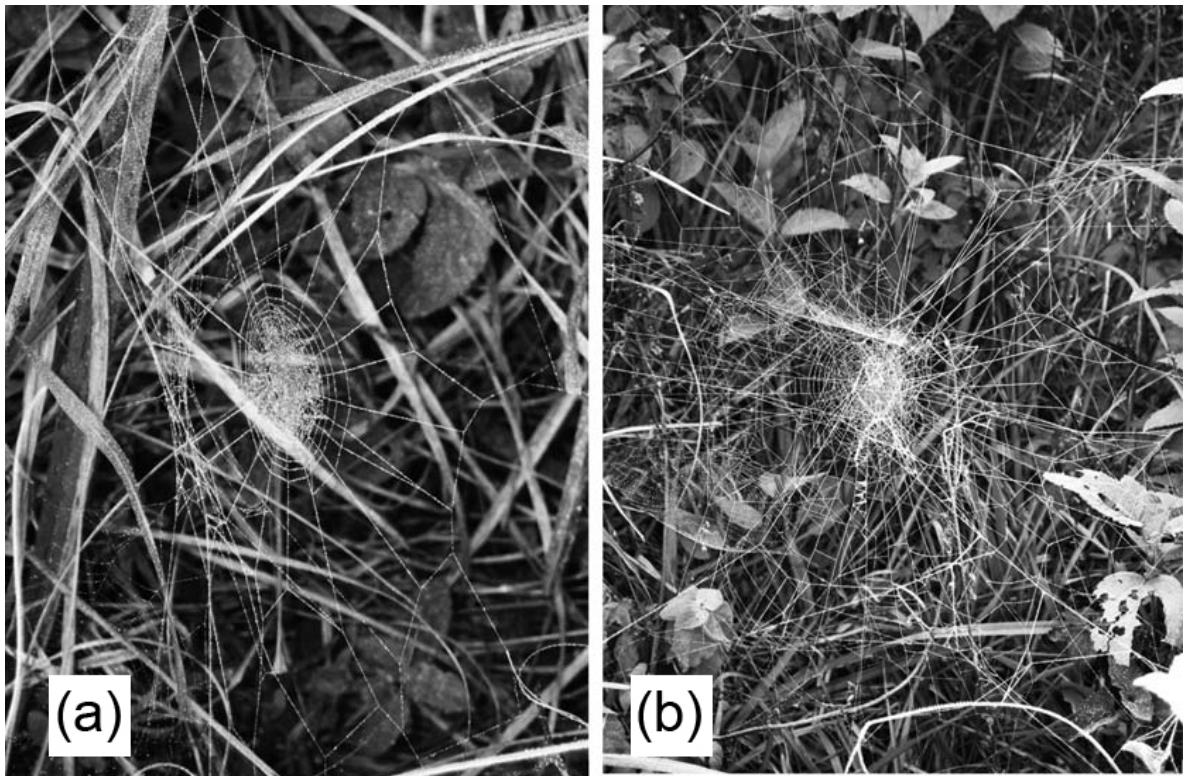


**Obr. č. 3:** Dospělá samice *Argiope argentata* (a) na své lapací síti (b). Larva konzumující svého hostitele (c) na kokonové síti (d). Šipky u obr. (c) ukazují spirálu z nelepivého vlákna. Měřítka: (a), (d) 1 cm, (b) 5 cm, (c) 0,5 cm; (Gonzaga et Sobczak, 2011).

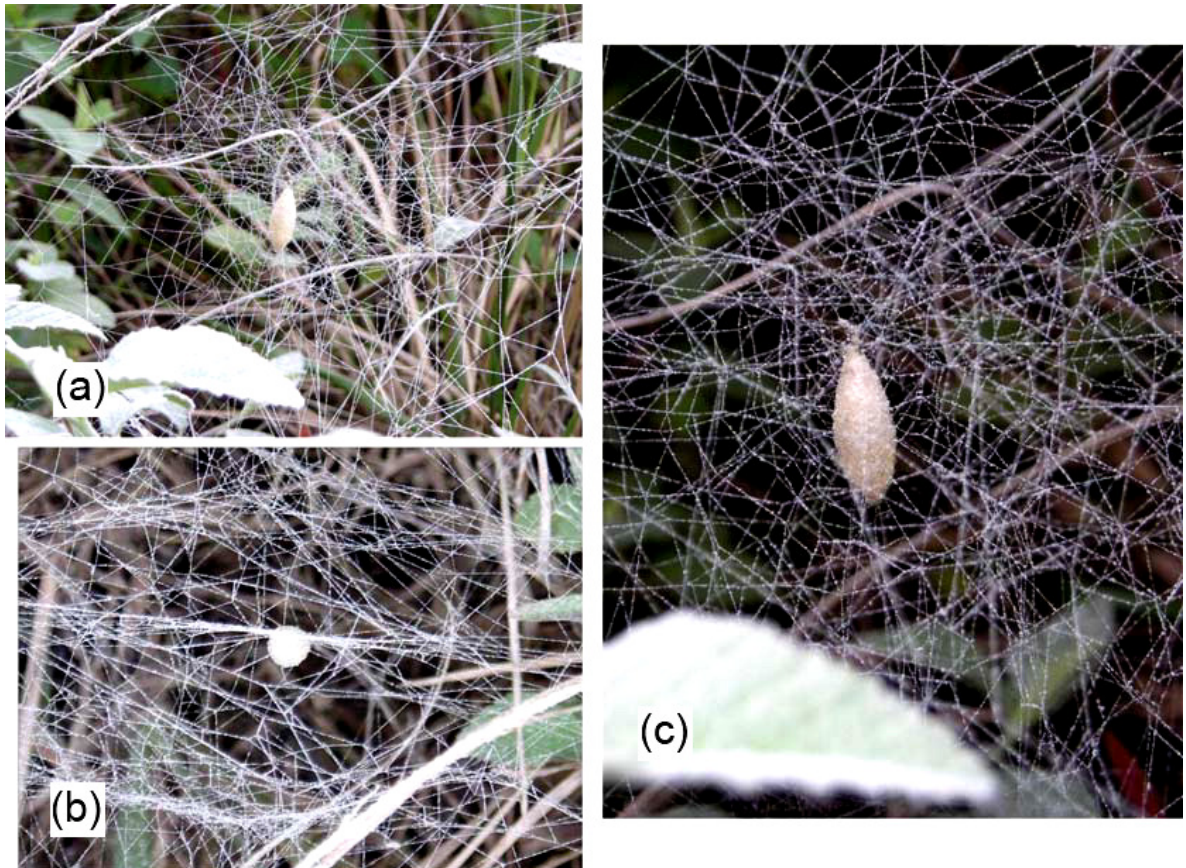
*Acrotaphus tibialis* (Cameron, 1886)

Další informace o chování vosiček rodu *Acrotaphus* přinesl Eberhard (2013), který popsal, jak druh *A. tibialis* manipuluje svého hostitele, křížáka *Argiope trifasciata* (Forskål, 1775). Nedospělí jedinci tohoto druhu si staví kromě typických lapacích sítí také tzv. odpočinkové pavučiny, které postrádají lepivá vlákna, obsahují více ochranných změtí vláken („barrier tangles“) a nacházejí se buď na jedné, nebo obou stranách lapací pavučiny (obr. č. 4a, b).

Modifikované kokonové pavučiny, které vytváří *A. trifasciata* pod vlivem larvy *A. tibialis* ukotvené na jeho abdomenu tvoří víceméně vertikální plochý střed s několika radiálami a spirálami, na obou stranách doplněný o bariérové změtí vláken, které jsou hustější než u odpočinkových sítí neparazitovaných pavouků. Tyto kokonové pavučiny také ve většině případů postrádají stabilimentum. Tenkostěnný, průsvitný kokon je pak zavěšen vertikálně za střed sítě (obr. č. 5a – c) (Eberhard, 2013).



**Obr. č. 4:** Odpočinkové pavučiny bez lepivých vláken křížáka *A. trifasciata* s řídkou změtí bariérových vláken v dolní části (a); s hustější změtí bariérových vláken pod pavoukem a malým stabilimentem (b); (Eberhard, 2013).



**Obr. č. 5:** Modifikovaná pavučina *A. trifasciata* indukovaná larvou *A. tibialis*. Boční pohled (a), (c); horní pohled (b); (Eberhard, 2013).

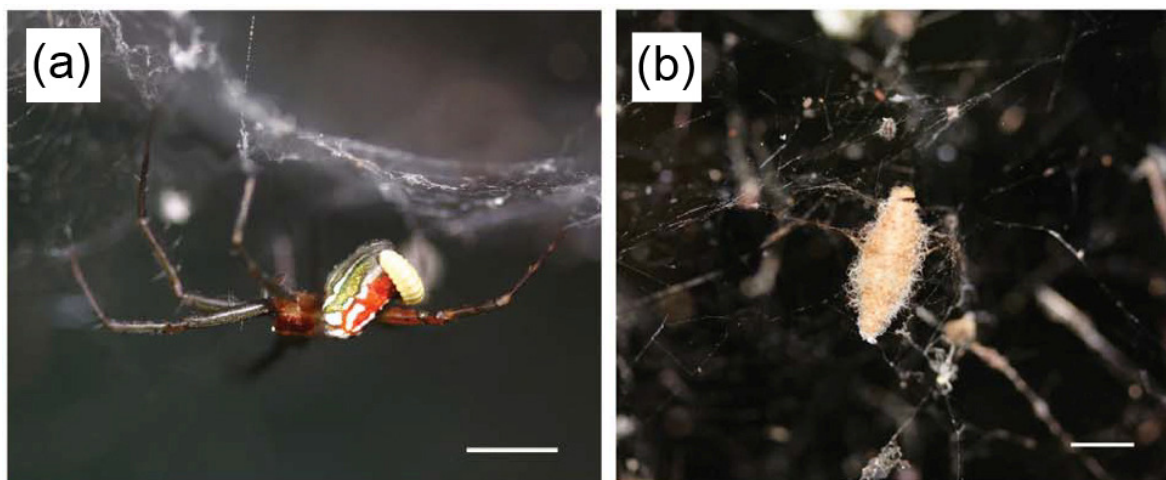
### 5.1.2 *Hymenoepimecis*

Manipulace chování pavoučích hostitelů parazitoidy rodu *Hymenoepimecis* je pravděpodobně nejlépe řízenou změnou chování indukovanou hmyzím parazitoidem (Eberhard, 2000a).

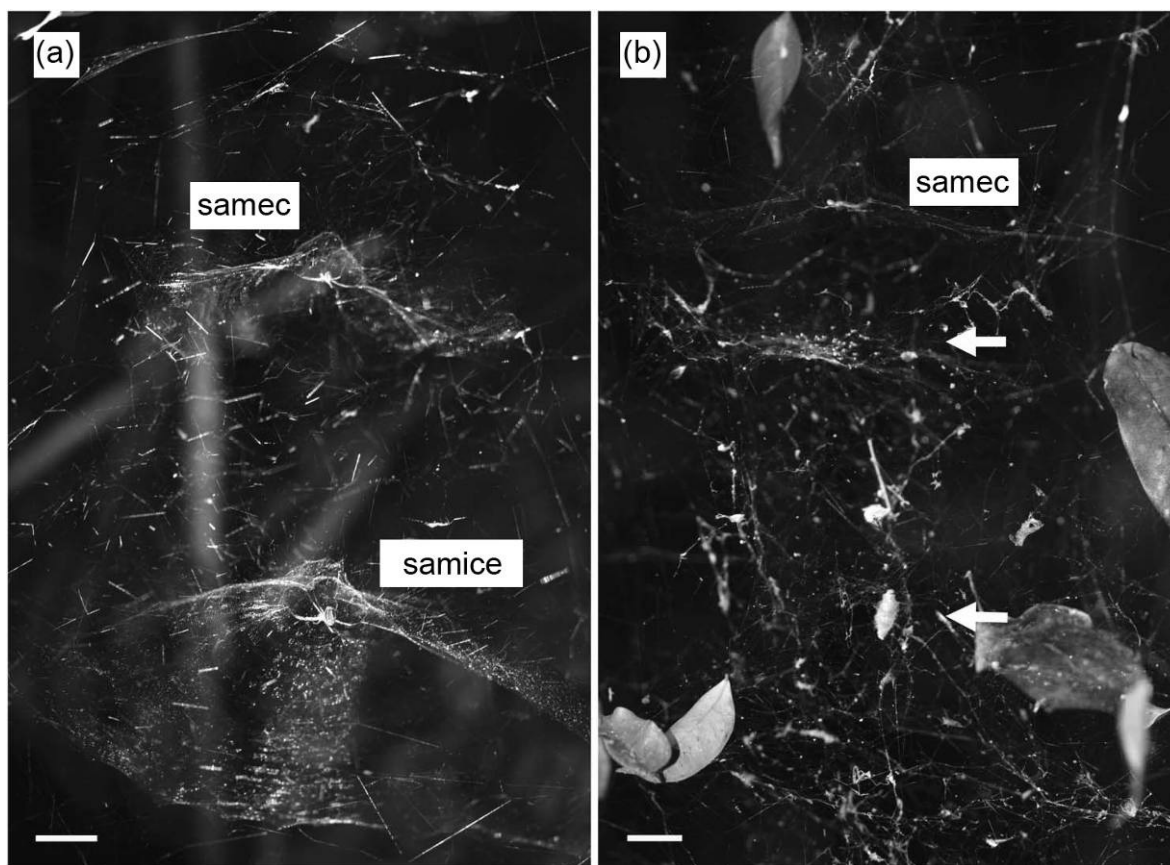
*Hymenoepimecis sooretama* (Sobczak, Loffredo, Pentead-Dias et Gonzaga 2009)

Sobczak et al. (2009) pozorovali parazitaci vosičkou *H. sooretama* na křižákově *Manoega porracea* (C.L.Koch, 1838) (obr. č. 6a), který si staví horizontální, vyklenuté síť bez lepivých vláken (obr. č. 7a).

Kokonové síť, indukované larvou *H. sooretama* se příliš neliší od pavučin neparazitovaných jedinců, jejich horizontální části sloužící pro lapání kořisti jsou jen trochu poničené. Kokon (obr. č. 6b) je pak upevněn u středu zmeti vláken, poněkud níže než jsou obvyklá místa odpočinku pavouků (obr. č. 7b) (Sobczak et al., 2009).



**Obr. č. 6:** *M. porracea* s larvou *H. sooretama* přichycenou na zadečku (a); kokon larvy *H. sooretama* (b); (Sobczak et al., 2009).



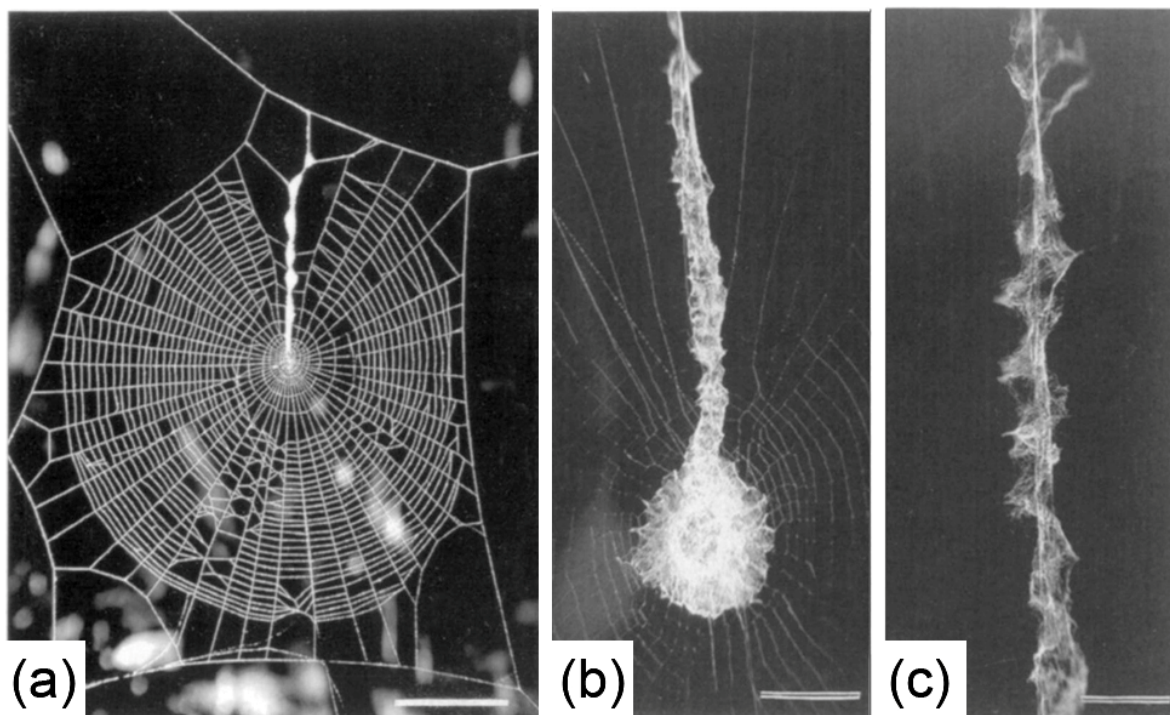
**Obr. č. 7:** Pavučiny *M. porracea*. Normální síť neparazitovaných jedinců s vyznačením jejich umístění (a); kokonová síť indukovaná larvou *H. sooretama* (b) s vyznačením pozice samce *M. porracea* (horní šipka) a kokonu larvy (dolní šipka). Měřítka = 1 cm; (Sobczak et al., 2009).

### 5.1.3 *Polysphincta*

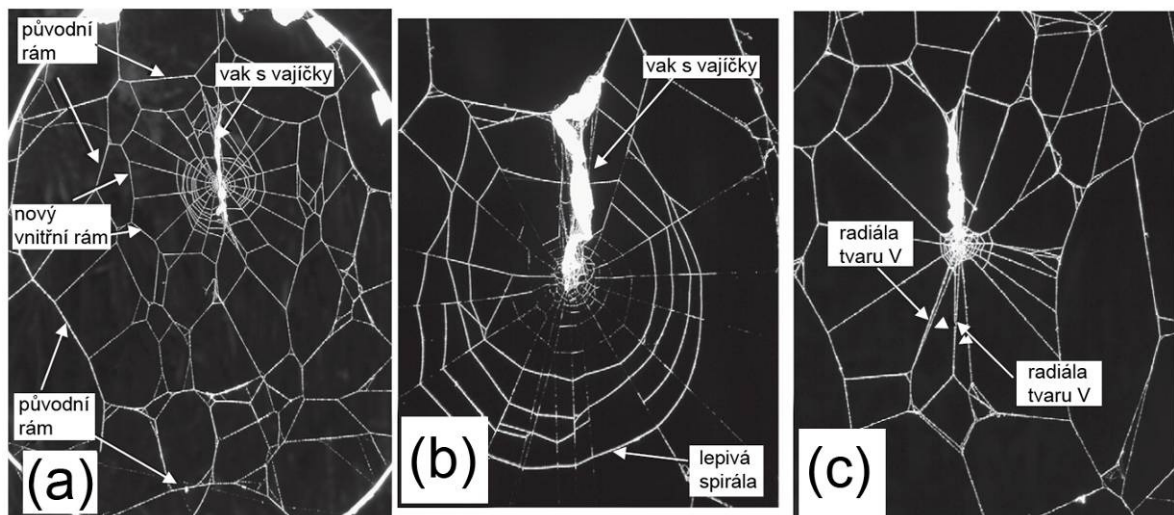
*Polysphincta gutfreundi* Gauld, 1991

Larvy vosičky *P. gutfreundi* jsou vázané na adultní či subadultní samice křížáků *Allocyclosa bifurca* (McCook, 1887) a jejich vývoj od vylíhnutí ke kukle trvá jen necelé dva týdny (Barrantes et al., 2008). Záznam o manipulaci hostitelů přinesl Eberhard (2010b). Manipulovaní pavouci stavějí před svojí smrtí jednu až tři zesílené kokonové sítě (obr. č. 9a). Ty na rozdíl od běžné sítě (obr. č. 8a) obsahují často zdvojená rámová vlákna, zdvojené a zkrácené radiály, redukované spirály z lepivých vláken (obr. č. 9b), vnitřní rámová vlákna. Zdvojení radiál ale nebývá vždy přesné a tyto vlákna pak tvoří úzký tvar podobný písmenu V, což je pro tyto sítě typické (obr. č. 9c). Modifikované kokonové pavučiny také postrádaly stabilimenta tvaru disku a obsahovaly pouze jejich lineární verze (obr. č. 8b, c).

Změny chování pavouka při stavbě sítě se projevují postupně, takže množstvím kokonových sítí vyprodukovaných jedním jedincem roste i rozsah jejich modifikace. Vzhledem ke komplexnosti a přesnosti změn snovací činnosti se Eberhard (2010b) domnívá, že larva *P. gutfreundi* ovlivňuje chování svého hostitele na vyšší úrovni, než její příbuzní, kteří ovlivňují jen jednotlivé vzroce chování, jako vynechání stavby kruhu, redukce radiál a spirál apod. Eberhard (2010b) dále uvádí, že larva záměrně ovlivňuje chování hostitele tak, aby nevyráběl diskové, ale pouze lineární stabilimentum, které posléze slouží jako kamufláž pro její kokon.



**Obr. č. 8:** Lapačí síť ne parazitované adultní samice křížáka *A. bifurca* se stabilimentem a vakem s vajíčky (a); detail – diskové a nad ním lineární stabilimentum (b); detail - lineární stabilimentum; (Eberhard, 2003).



**Obr. č. 9:** Kokonové síť *A. bifurca* indukované larvou *P. gutfreundi*; celkový pohled na modifikovanou kokonovou síť (a), detail spirály z lepivého vlákna (b), zdvojené radiály tvořící typický tvar podobný písmenu V; (Eberhard, 2010b).

*Polysphincta rufipes* Gravenhorst, 1829

Schmitt et al. (2012) zjistili, že *P. rufipes* je ve střední Evropě asociována na dva druhy křížáků, a to *Larinioides sclopetarius* (Clerck, 1757) a *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757). Ze studie parazitace vyplynulo, že poslední instar larvy parazitoida manipuluje svého hostitele k přemístění se do jeho úkrytu nedaleko lapací pavučiny. Tam larva pavouka nakonec pozře a zakuklí se (obr. č. 10). Vývoj larvy v dospělce trvá cca 2 měsíce.



**Obr. č. 10:** Kokon s larvou *P. rufipes* v pavoučím úkrytu; tělesné pozůstatky křížáka jsou patrné nalevo; (Schmitt et al., 2012).



*Polysphincta boops* (Tschek, 1868), *P. tuberosa* (Gravenhorst, 1829)

Někteří zástupci rodu *Polysphincta* parazitující výhradně křížáky byly pozorovány také Korenkem et al. (2014a), konkrétně se jednalo o druhy *P. boops* a *P. tuberosa*. Podle Fittona et al. (1988) jsou hostitelem vosičky *P. boops* pavouci druhů *Araniella cucurbitina* (Clerck, 1757) a *A. opisthographa* (Kulczynski, 1905), u *P. tuberosa* jsou to pak *Araniella* sp., *Araneus diadematus* (Clerck, 1757), *Araneus quadratus* (Clerck, 1757), *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763) a *Zygiella* sp.

Korenko et al. (2014a) zjistili, že poslední instary larev obou sledovaných druhů rodu *Polysphincta* indukovaly u svých hostitelů stavbu unikátních trojrozměrných sítí. Podobné 3-D útvary byly u neparazitovaných jedinců zaznamenány pouze v případech, kdy samice chránila svůj kokon vajíček. Manipulované kokonové sítě byly pokaždé trojrozměrné a jejich struktury se od sebe výrazně nelišily, u obou druhů byla hustota vláken v bezprostředním okolí kukly vyšší než u vnějších partií sítě. Oba druhy larev mají svůj vřetenovitý, tenkostěnný kokon chráněný hustou zmetí pavučinových vláken a umístěný nejčastěji na síti a u báze větviček držících síť. Kukla je ve výsledku horizontálně orientovaná, v průměru pod úhlem 172,5° (obr. č. 12a).

#### 5.1.4 *Reclinervellus*

Dalším příkladem parazitoidů, specializovaných na čeled' Araneidae je rod vosiček *Reclinervellus*, potažmo dva konkrétní druhy, jejichž znaky a život ve své práci detailně popsali Matsumoto et Konishi (2007).

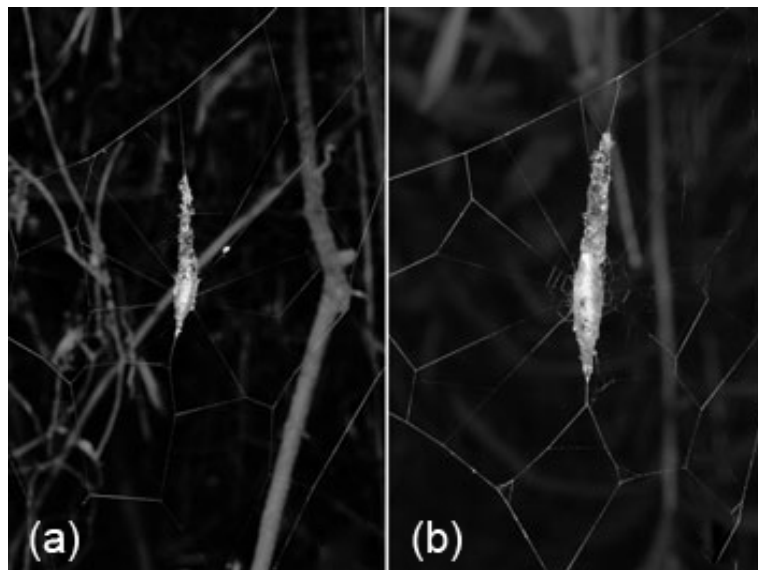
*Reclinervellus tuberculatus* (Uchida, 1932)

*R. tuberculatus* parazituje křížáka *Cyclosa octotuberculata* (Karsch, 1879). Dospělý parazitoid klade vajíčka dorzolaterálně na anteriorní stranu hostitelova zadečku a na stejném místě se po vylíhnutí uchycuje larva, která na hostiteli přezimuje. Po přezimování se larva vyvíjí poměrně rychle, v posledním instaru pozře svého hostitele a kokon si přede koncem května. Dospělec, který se líhne na přelomu května a června, okamžitě vyhledává nové hostitele, kteří náležejí do stejné generace jako hostitel, na kterém se sám vyvinul. Druhá generace se vyvíjí mnohem rychleji než první a dospívá na konci července. Tímto způsobem se mohou během jednoho roku vyvinout až tři generace *R. tuberculatus* (Matsumoto et Konishi, 2007).

Pavučina, kterou vytváří hostitel pod vlivem parazitoida, má redukované množství radiálních vláken. Ta jsou ale robustnější, zřejmě aby dobře unesla zakuklenou larvu. Kokon zavěšený kolmo dolů uprostřed sítě je světle hnědý, vřetenovitý, obalený detritem (obr. č. 11a) (Matsumoto et Konishi, 2007).

*Reclinervellus masumotoi* (Matsumoto et Konishi, 2007)

*R. masumotoi* se od *R. tuberculatus* liší především odlišným umístěním vajíčka na těle hostitele – to je samičkou při kladení připevňováno na posteriorní stranu hostitelova zadečku. Jinak jsou si oba druhy biologicky velmi podobné a dokonce parazitují stejného hostitele. Bylo zjištěno, že larvy *R. masumotoi* se vyvíjejí rychleji, než *R. tuberculatus*. Tedy v případech, kdy jsou na jednom hostiteli oba zmíněné druhy rodu *Reclinervellus* najednou, vždy dospěje jako první larva *R. masumotoi*. Tvar modifikované sítě a kokonu larvy je podobný jako u *R. tuberculatus* (obr. č. 11b) (Matsumoto et Konishi, 2007).



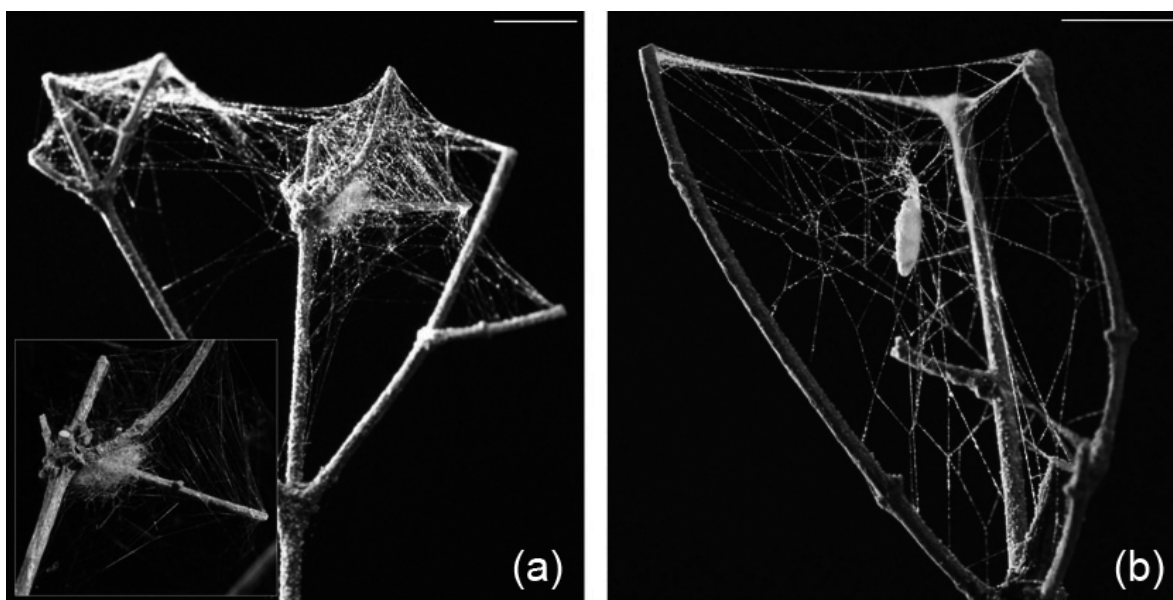
**Obr. č. 11:** Modifikované sítě s kokony *R. tuberculatus* (a) a *R. masumotoi* (b); (Matsumoto et Konishi, 2007).

### 5.1.5 *Sinarachna*

#### *Sinarachna pallipes* (Holmgren, 1860)

Korenko et al. (2014a) ve své práci mimo jiné porovnali efekty manipulace dvou různých rodů - *Polysphincta* a *Sinarachna* - na stejných nebo podobných hostitelích. Vosičky druhu *S. pallipes* tedy parazitovali křižáky *Araniella cucurbitina* (Clerck, 1757) a *A. opisthographa* (Kulczynski, 1905) a *A. displicata* (Hentz, 1847).

Bylo zjištěno, že se kokonové sítě indukované larvou *S. pallipes* liší od sítí indukovaných larvami rodu *Polysphincta*, přestože jsou vytvářeny stejnými hostiteli. Hustota vláken kolem kukly parazitoida a hustota vláken vnějších partií sítě jsou, na rozdíl od sítě indukované zástupci rodu *Polysphincta*, shodné. Larva se pak vždy zakuklí ve středu kokonové sítě a úzce větvenovitý, hustě tkaný kokon z hrubých vláken je ve vertikální poloze (v průměru pod úhlem 81°) (Korenko et al., 2014a) (obr. č. 12b).



**Obr. č. 12:** Kokonová síť *A. opisthographa* indukovaná larvou *P. tuberosa* (a) (ve vloženém okně kokonová síť stejného hostitele indukovaná *P. boops*); kokonová síť *A. displicata* indukovaná larvou *S. pallipes* (b). Měřítko = 1 cm; (Korenko et al., 2014a).

#### *Sinarachna nigricornis* (Holmgren, 1860)

Fitton (1988) zaznamenal asociaci vosičky *S. nigricornis* na juvenilní pavouky čeledi Araneidae, konkrétně druhy *Araneus diadematus* Clerck, *Atea sturmi* (Hahn) a *Theridion* sp. Larva si přede v síti hostitele světle hnědý, úzce větvenovitý kokon s pevnými hustě tkanými stěnami z hrubých vláken, velice podobný kokonu *S. pallipes*.

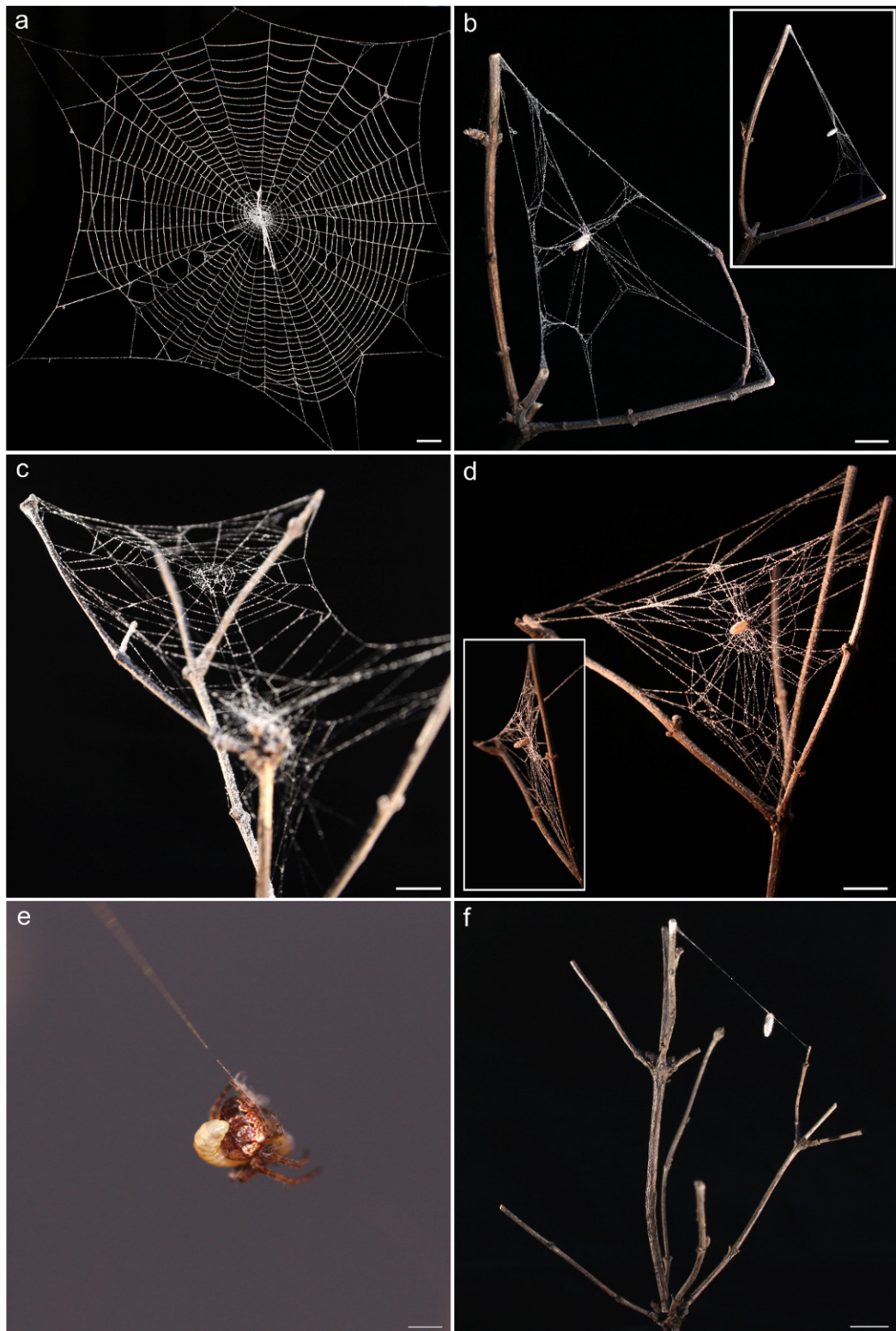
### 5.1.6 *Zatypota*

Většina druhů rodu *Zatypota* využívá jako hostitele výhradně pavouky čeledi Theridiidae (Nielsen, 1923), najdou se ale i výjimky asociované například na čeleď Araneidae.

*Zatypota picticollis* (Thomson, 1888)

*Z. picticollis* parazituje pavouky čeledi Araneidae (Zwakhals, 2006). Podle Korenka et al. (2014b) se jedinci *Z. picticollis* specializují spíše na středně velké stromové druhy stavějící si ploché, 2-D, kruhové sítě, ale pravděpodobně přijímají i ostatní pavouky čeledi Araneidae, kteří mají podobnou morfologii, fyziologii a chování.

Korenko et al. (2014b) prováděli pokus parazitace tří druhů pavouků čeledi Araneidae – *Cyclosa conica*, *Mangora acalypha* a *Zilla diodia*. U všech tří zkoumaných druhů byl zaznamenán výrazný vliv posledního instaru larvy na tvar sítě pavouka (obr. č. 13a - f). Pavučiny vystavěné druhy *Cyclosa conica* a *Mangora acalypha* pod vlivem posledního instaru larvy *Z. picticollis* sdílely několik podobných rysů. Obě například postrádaly spirálu a stabilimentum a skládaly se z redukovaného množství radiálních (paprskovitých) vláken, která byla ale mnohem silnější než u normálních („nemanipulovaných“) sítí díky tomu, že byly spředeny z několika vláken dohromady. U manipulované sítě *C. conica* většina radiálních vláken tvořilo skupiny, mezi kterými bylo volné místo a střed, z něhož vlákna vycházejí, byl silně redukován. Naproti tomu u manipulované sítě *M. acalypha* byly radiální vlákna uspořádány více symetricky po celém obvodu a jejich střed byl redukován méně. U obou druhů ale manipulovaná pavučina představovala silnou oporu pro kokon parazitoida, který byl uchycen kolmo k rovině pavučiny a to v horizontální poloze vůči zemi. Manipulovaná pavučina druhu *Z. diodia* se od obou předchozích značně lišila – skládala se z jednoho silného horizontálního vlákna, na kterém kolmo k zemi visel kokon parazitoida. Kokon vosičky *Zatypota picticollis* asociované s pavouky čeledi Araneidae není chráněn trojrozměrnou pavučinou, což je pravděpodobně důvodem, proč jsou stěny kokonu upředeny hustějšími a pevnějšími vlákny.



**Obr. č. 13:** Tradiční lapací pavučina neparazitovaného křížáka *C. conica* (a) a jeho kokonová síť indukovaná larvou *Z. picticollis* (b). Lapací pavučina neparazitovaného jedince *M. acalypha* (c) a jeho kokonová síť indukovaná larvou *Z. picticollis* (d). Křížák druhu *Z. diodia* s larvou *Z. picticollis* (e) a jeho kokonová síť indukovaná larvou *Z. picticollis* (f). (Korenko et al., 2014b).

## 5.2 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Tetragnathidae

Pavouci čeledi Tetragnathidae (čelistnatkovití) si staví ploché, dvourozměrné, kruhové, víceméně horizontálně orientované a poměrně křehké lapací sítě, které jsou opatřené vcelku pravidelně rozmístěnými radiálami a spirálami z lepivých vláken. Úkryt si čelistnatky nevyrábí, zdržují se jen uprostřed své sítě a v případě vyrušení ji opouštějí pádem na zem, nebo se v natažené pozici chytají vegetace ve snaze splynout s ní (Lissner, 2011b). Nedospělí jedinci si občas stavějí odpočinkové sítě, kde probíhá jejich ekdyze (Eberhard, 2013).

### 5.2.1 *Acrodactyla*

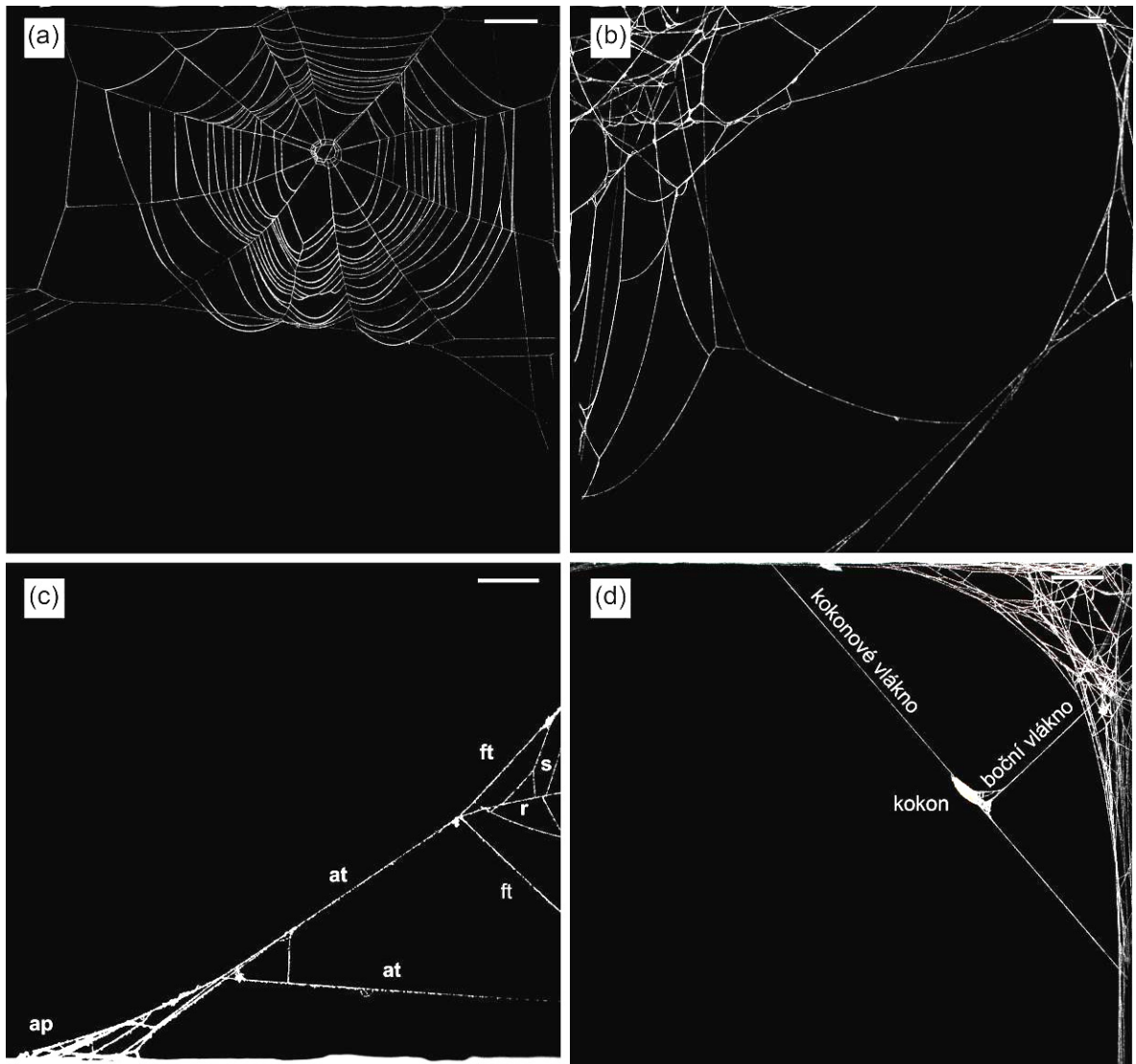
Vosičky rodu *Acrodactyla* se podle dosavadních zjištění Gaulda et Duboise (2006) dělí na dvě skupiny. Jedna se zaměřuje výhradně na pavouky čeledi Tetragnathidae a druhá je pak asociovaná na hostitele z čeledi Linyphiidae, o které se zmiňuje podrobněji kapitola 5.7. Tyto dvě skupiny vosiček jsou značně taxonomicky odlišné (Korenko, IV. 2014, in litt.).

#### *Acrodactyla quasdrisculpta* (Gravenhorst, 1820)

Druh *A. quasdrisculpta* je asociován s několika druhy pavouků čeledi Tetragnathidae – *T. montana* (Simon, 1874), *T. obtusa* (C. L. Koch, 1837), *T. extensa* (Linnaeus, 1758) (Nielsen, 1937; Fitton et al., 1988). Korenko et al. (2014c) pozorovali parazitaci hostitele druhu *T. montana*, který si za normálních okolností staví horizontálně nebo vertikálně orientované dvourozměrné lapací pavučiny (obr. č. 14a, c) a v případě nasycení (nebo pro svékání) přede tzv. „odpočívací“ sítě složené z několika jednoduchých náhodně rozmístěných vláken tvořících nepravidelnou trojrozměrnou strukturu (obr. č. 14b). Larvy v nižším instaru na svém hostiteli přezimují, jak je pozorováno u většiny zástupců skupiny *Polysphincta* (Fitton et al., 1987).

Čelistnatka pod vlivem manipulace posledním instarem larvy *A. quadrisculpta* začíná zhruba 8 až 9 hodin před svoji smrtí spřádat unikátní „kokonovou“ pavučinu. Ta se sestává ze silného, vodorovného kokonového vlákna, které je napnuté pomocí jednoho bočního vlákna (obr. č. 14d). Zesílení vláken vzniká opakovaným vzájemným naplétáním jednoduchých vláken, kterých se pak může v jednom zesíleném vlákně vyskytovat 50 až 60. Po dokončení stavby „kokonové“ pavučiny se pavouk přesune doprostřed „kokonového“ vlákna, kde se zavěsí za všechny nohy a umírá. Larva se pro prevenci proti pádu na zem zajistí na centrálním vlákně, vysaje svého hostitele a během dalších 30 hodin si usnová vřetenovitý, v průřezu čtvercový, kokon bílé až žlutohnědé barvy, který je uchycen podélně na „kokonovém“ vlákně (tzn. jeho podélná osa je shodná s osou „kokonového“ vlákna). Stěny kokonu jsou pro větší odolnost tvořeny hustými a pevnými

vlákny. Jeho zbarvení je pak závislé na vlhkosti prostředí – v suchém prostředí je kokon sněhobílý, se vzrůstající vlhkostí pak hnědne. Dospělec se líhne po cca 10 dnech (Korenko et al., 2014c).



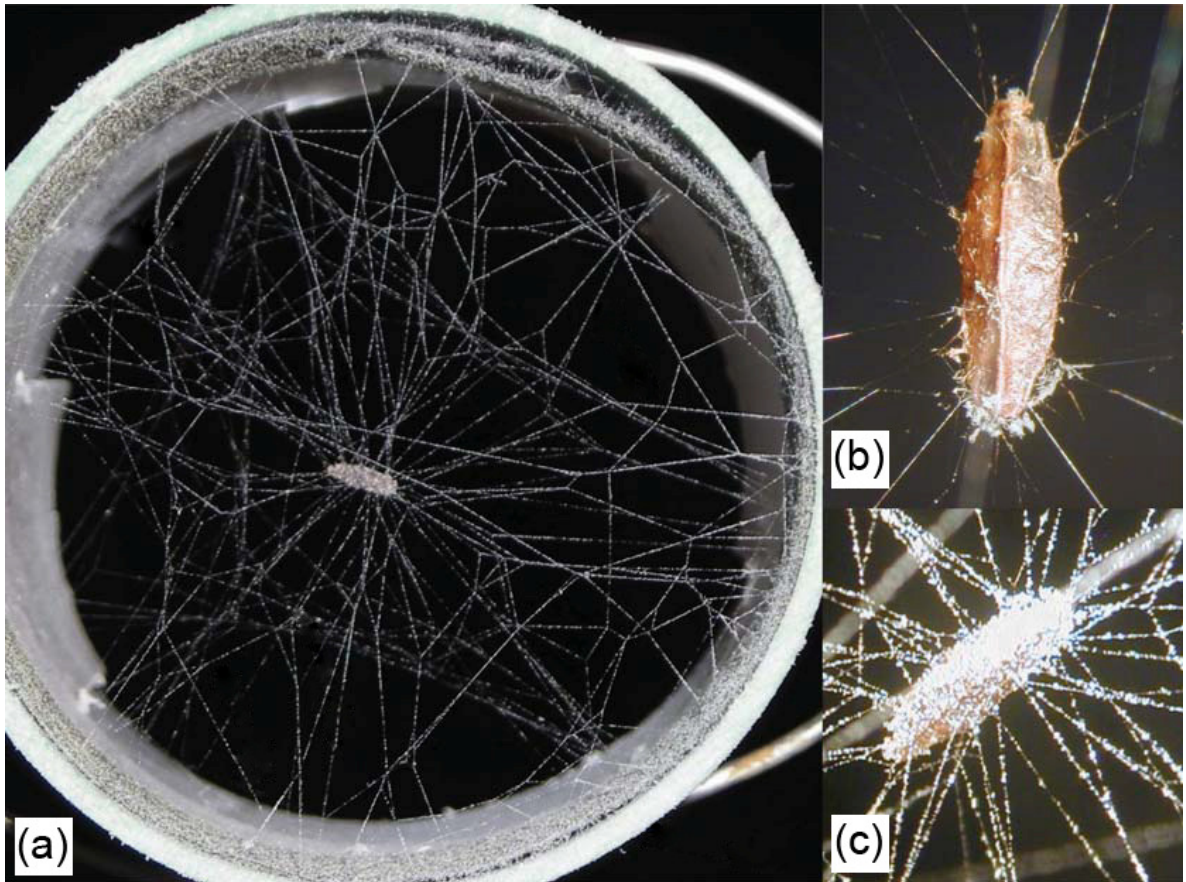
**Obr. č. 14:** Tradiční lapací síť (a), odpočívací síť (b) a kotvení lapací sítě (c) neparazitované čelistnatky *T. montana*; kokonová síť indukovaná larvou *A. quasdrisculpta* (d); ap = místo ukotvení (anchor point), at = kotvící vlákno (anchor thread), ft = rámové vlákno (frame thread), r = radiální vlákno (radial thread), s = spirála (spiral). Měřítko: (a), (b) = 20 mm, (c) = 5 mm, (d) = 10 mm. (Korenko et al., 2014c).

### 5.2.2 *Eruga*

*Eruga ca. gutfreundi* (Gauld, 1991)

Larvu vosičky *E. ca. gutfreundi* pozoroval Eberhard (2013) na čelistnatce *Leucauge mariana*, která je napadána také druhem *H. tedfordi* (viz. výše). Čelistnatka ale vyrábí pokaždé jinou kokonovou síť právě v závislosti na druhu parazitoidea, který jí manipuluje.

Kokonová síť indukovaná larvou *E. ca. gutfreundi* sestává z trojrozměrné zmeti vláken s mnoha nelepivými radiálami sbíhajícími se uprostřed na kokonu (obr. č. 15a - c). Většina vláken je vedena šikmo dolů nebo nahoru k okolním vláknům tvořícím rám pavučiny. Kokon je hladký, tenkostěnný se čtyřmi silnými „hřbety“ (Eberhard, 2013).



**Obr. č. 15:** Kokonová síť indukovaná larvou *E. ca. gutfreundi* postavená uvnitř papírového pokusného prostoru. Celkový pohled (a), kokon s výraznými hřbety (b) a detail uchycení radiál ke kokonu (c); (Eberhard, 2013).



### 5.2.3 *Hymenoepimecis*

*Hymenoepimecis argyraphaga* (Gauld, 2000)

*H. argyraphaga* je parazitoidem čelistnatky *Plesiometa argyra* (Walckenaer, 1842). Dospělá samička *H. argyraphaga* útočí na pavouka odpočívajícího uprostřed své sítě, žihadlem ho dočasně (na 10 až 15 minut) paralyzuje, aby mohla na dorzální stranu ateriorní části jeho zadečku přilepit vajíčko (Eberhard, 2001). Na tomtéž místě se po vylíhnutí vyvíjí larva, která se na hostiteli drží v prvním instaru pomocí zbytku obalu vajíčka, ve kterém její zadní část zůstává až do první ekdyze. Druhý instar larvy se na hostitelově zadečku drží pomocí tzv. sedla, což je útvar vytvořený ze sražené hemolymfy pavouka, zbytků obalu vajíčka parazitoidea a jeho předchozích svleček (Nielsen, 1923; Eberhard, 2000b). K vytvoření takového útvaru je ale potřeba zvýšit krvácení z hostitelových ran, nebo zpomalit srážení jeho hemolymfy. Larva pravděpodobně přidává do pavoukovy hemolymfy látky zpomalující srážení (Eberhard, 2000b). Larva je přichycena k sedlu tak pevně, že při pokusech odstranit ji došlo vždy k jejímu poranění. Pokud se ale ponechá přirozenému vývoji, zabije hostitele a vysaje ho, sama se od sedla odpoutává a zanechává ho na mrtvých pozůstatcích pavouka (Nielsen, 1923).

Poslední večer, než je hostitel zabit a pozřen larvou, přede pavučinu, která se nepodobá jeho tradičním, poměrně křehkým, lapacím sítím. Je zpevněna několikerým opakováním základních kroků (obr. č. 16b) prováděných při stavbě sítě určené k lovu a je velmi dobře uzpůsobena pro podporu kokonu parazitoidea (Eberhard, 2000a, 2001). Většina modifikovaných „kokonových“ pavučin byla tvořena pouze radiálními vlákny sbíhajícími se u středu a postrádala lepivá vlákna i vlákna spojující radiály (Eberhard, 2000a). Další večer po pozření pavouka se larva zavěsí na modifikovanou pavučinu, usnová si tenkostěnný kokon (obr. č. 16a, c), po čtyřech dnech se zakuklí a za dalších sedm dní se líhne dospělec (Eberhard, 2001).

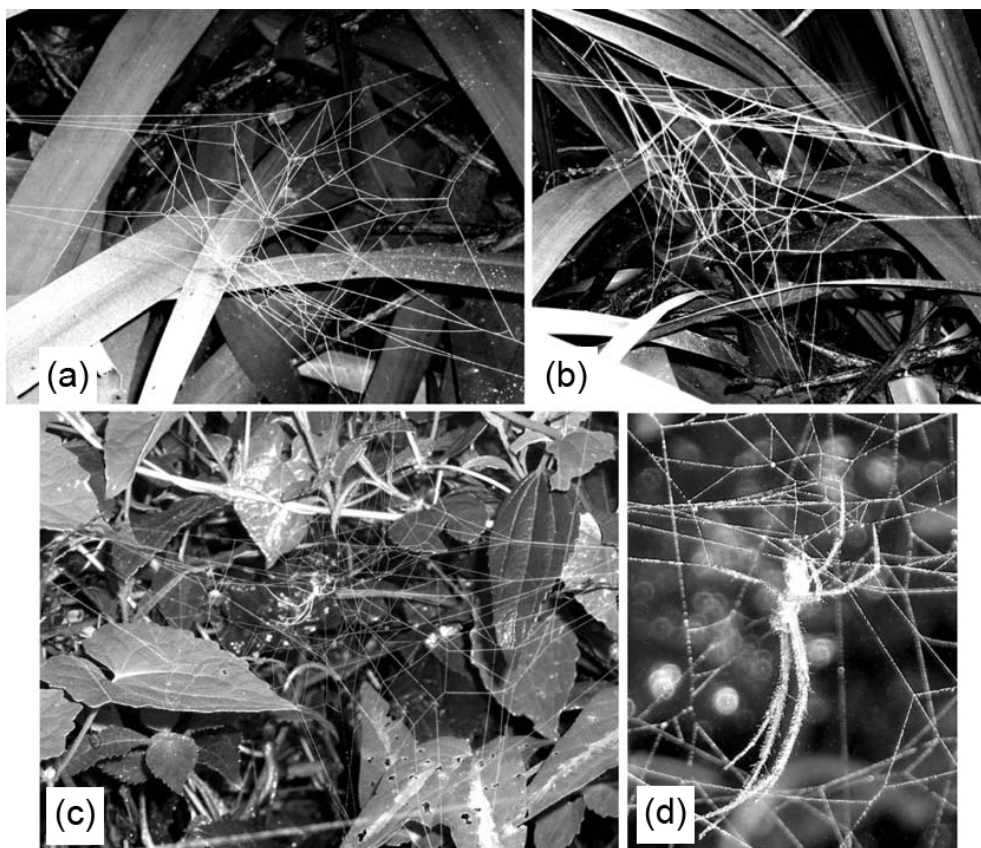


**Obr. č. 16:** Kokonová síť *P. argyra* indukovaná larvou *H. argyraphaga* se zavěšeným kokonem (dorzální pohled (a), laterální pohled (c)); detail uchycení zesílených vláken (b). Měřítko: 3 cm; (Eberhard, 2001).

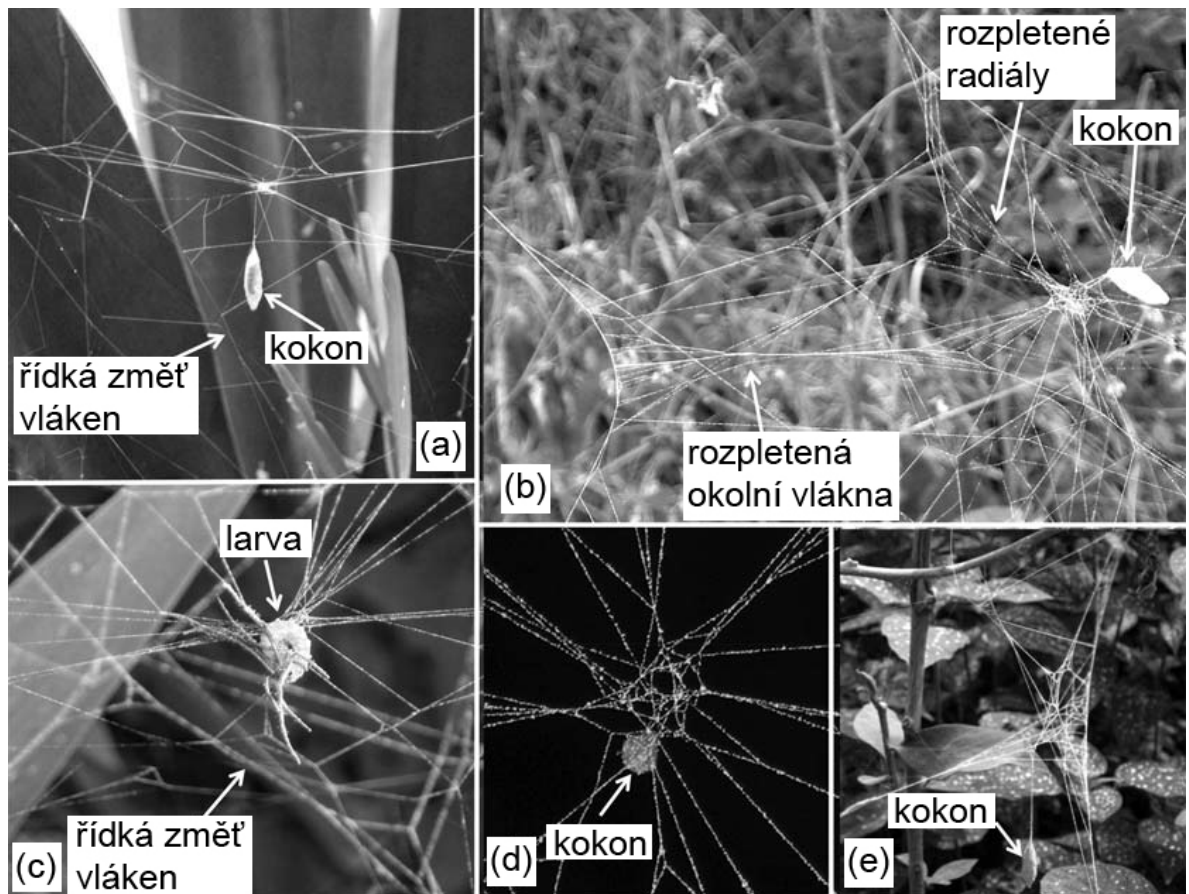
*Hymenoepimecis tedfordi* (Gauld, 1991)

Druh *H. tedfordi* byl zkoumán Eberhardem (2013) při parazitaci čelistnatky druhu *Leucauge mariana* (Keyserling, 1881) (obr. č. 17d). Lapací sítě *L. mariana* jsou velice křehké, pavouci je musejí opravovat i několikrát denně. Odpočinkové pavučiny, které si mladí jedinci někdy stavějí, jsou většinou složeny z nepravidelně uspořádaných vláken (obr. č. 17c), občas ale nepostrádají pravidelnou strukturu v podobě horizontálních radiálních vláken sbíhajících se u kruhového středu (obr. č. 17a, b). *H. tedfordi* si podle všeho vybírá za hostitele dospělé samičky anebo jejich předposlední instar (Eberhard, 2013).

Kokonové sítě čelistnatek *L. mariana* indukované larvou *H. tedfordi* mají velmi variabilní architekturu (od jednoduchých sítí složených ze tří zesílených vláken až po složité nepravidelné 3-D struktury), všechny ale obsahují zesílená vlákna pro podporu kokonu s kuklou a postrádají vlákna lepivá (obr. č. 18a - c). Zesílené radiály i okolní vlákna byly často na koncích rozpleteny a uchyceny tak na více bodech v okolí (vláknech, vegetaci či detritu) (obr. č. 18b). Někdy se pod (a zřídka i nad) touto částí sítě nachází trojrozměrná zmeť dalších vláken. Kokon larva většinou na střed tvořený průnikem několika radiál (Eberhard, 2013) (obr. č. 18d, e).



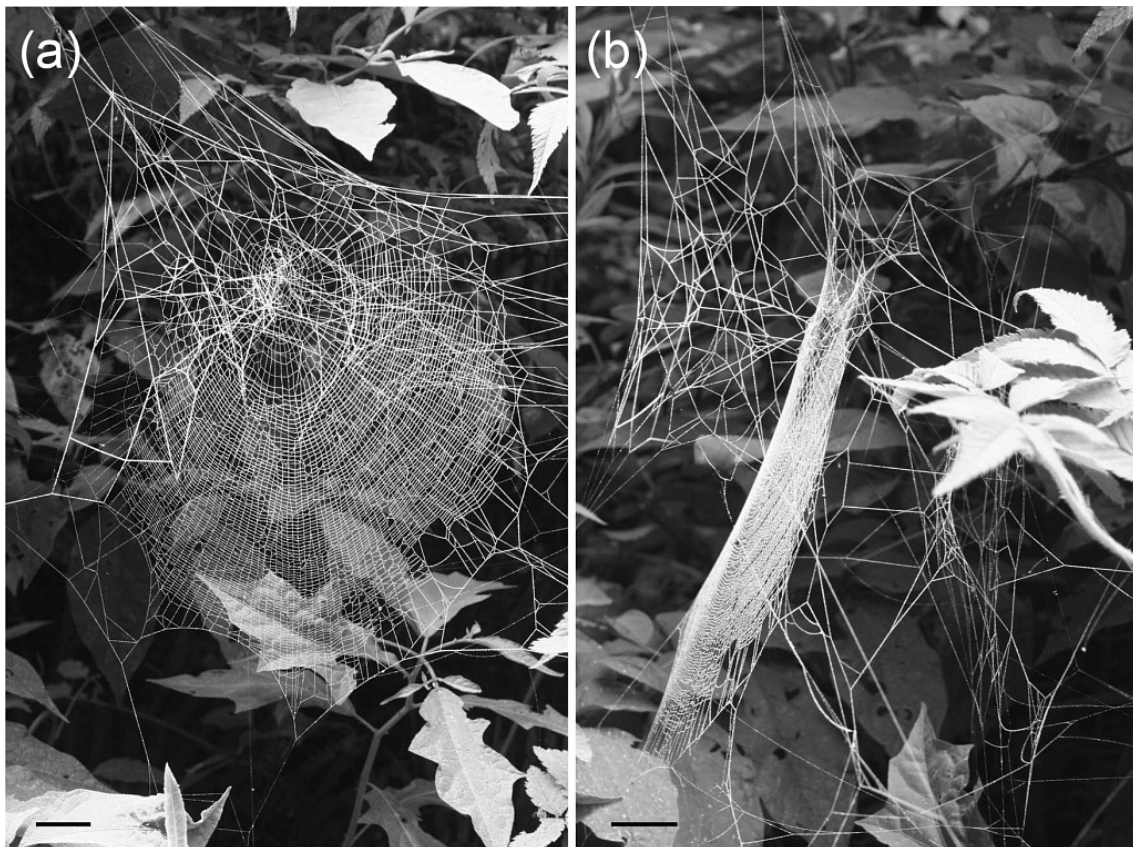
**Obr. č. 17:** Tradiční odpočívací pavučiny *L. mariana*: S radiálně uspořádanými vlákny sbíhajícími se u středu a 3-D zmeť vláken vespod – pohled shora a z boku (a),(b) a odpočívací pavučina z nepravidelně uspořádaných vláken (c) s jedincem *L. mariana* v detailu (d); (Eberhard, 2013).



**Obr. č. 18:** Rozmanité kokonové sítě *L. mariana* indukované larvou *H. tedfordi*: Řídká 3-D změť vláken pod horizontální plochou radiál (a), (c); larva (c) a vlákna nesoucí kokony (a),(d) jsou zavěšeny z místa, kde se sbíhají radiály; rozpletená okolní vlákna i radiály (b); verze kokonové sítě bez radiál (e); (Eberhard, 2013).

### 5.3 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Nephilidae

Pavouci z čeledi Nephilidae (nefilovití) staví ploché, šikmo nakoněné, vertikálně asymetrické sítě se středem umístěným u horního okraje. Kolem horní části ploché pavučiny se nachází řídký trojrozměrný útvar nepravidelně rozmístěných vláken (obr. č. 19a, b) (Gonzaga et al., 2010).



Obr. č. 19: Plochá síť druhu *Nephila clavipes* s trojrozměrnými útvary vláken – pohled zepředu (a) a z boku (b). Měřítko: 10 cm; (Gonzaga et al., 2010).

#### *Hymenoepimecis*

*Hymenoepimecis bicolor* (Brulle, 1846), *H. robertsae* (Gauld, 1991)

Vosičky druhu *H. bicolor* a *H. robertsae* byly pozorovány Gonzagou et al. (2010) při parazitaci a manipulaci chování při stavbě sítí pavouků druhu *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767). Nástup „účinku“ manipulace hostitele larvou je, na rozdíl od ostatních v této práci uvedených případů, pozvolný – změny na pavoučích sítích se objevují postupně, během 3 až 4 dnů. Hostitelovy sítě se postupně zmenšují a ubývají z nich radiální vlákna i spirály lepivých vláken.

Výsledná „kokonová síť“ indukovaná larvou *H. bicolor* vypadá jako nepravidelná hustá změť jednotlivých vláken se středem diskovitěho tvaru, na který zavěšuje svůj kokon larva

parazitoida (obr. č. 20). Naproti tomu, „kokonová“ pavučina, kterou indukuje *H. robertsae*, si udržuje původní plochý tvar lapací sítě a postrádá změť vláken v okolí (obr. č. 21a - b) (Gonzaga et al., 2010).

Gonzaga et al. (2010) dále ve své práci porovnávali odolnost normálních lapacích sítí s těmi „kokonovými“. Díky tomu, že zabírají kokonové sítě celkově menší plochu a obsahují menší počty radiálních vláken i spirál z lepivých vláken, jsou lépe chráněny před poškozením větrem, padajícími nečistotami i před kontaktem s letícím hmyzem.



**Obr. č. 20:** Kokonová síť *N. Clavipes* indukovaná larvou *H. bicolor*, boční pohled. Měřítko: 2cm; (Gonzaga et al., 2010).



**Obr. č. 21:** Kokonová síť *N. Clavipes* indukovaná larvou *H. robertsae*, pohled shora (a) a z boku (b); (Gonzaga et al., 2010).

## 5.4 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Theridiidae

Čeď Theridiidae (snovačkovití) je jedinečná velkou tvarovou rozmanitostí pavučin. Zástupci budují nepravidelné, husté, trojrozměrné pavučiny, které se skládají z nosných (okrajových a podpůrných) vláken a vertikálně napnutých vláken, tzv. „gumfootů“, které jsou na vzdáleném konci opatřeny lepivou vrstvou. Když se potenciální kořist pohybující se v dolní části pavučiny takového vlákna dotkne, přilepí se k němu, vlákno se na vzdálenějším konci přetrhne a obalí ji. Pavouk pak kořist omotá lepivým vláknem a zavěsí na pavučinu (Takasuka et Matsumoto, 2011).

Na pavouky čeledi Theridiidae se specializují vosičky rodu *Zatypota* (Nielsen, 1923; Fitton et al., 1988; Gauld et Dubois, 2006; Korenko et Pekár, 2011; Korenko et al., 2011). Tento rod je se svými 47 dosud popsány druhy největším ve skupině Polisphinctini (Yu et Horstmann, 1997; Gauld et Dubois, 2006; Matsumoto et Takasuka, 2010). Pouze tři druhy rodu *Zatypota* parazitují pavouky jiných čeledí, a to *Zatypota anomala* (Holmgren, 1860), která parazituje kribelové pavouky čeledi Dictynidae (Aubert, 1969), *Zatypota sulcata* (Matsumoto, 2010) parazitující pavouky čeledi Linyphiidae (Matsumoto et Takasuka, 2010) a *Zatypota picticollis* (Thomson, 1888) parazitující pavouky čeledi Araneidae (Korenko et al., 2014b).

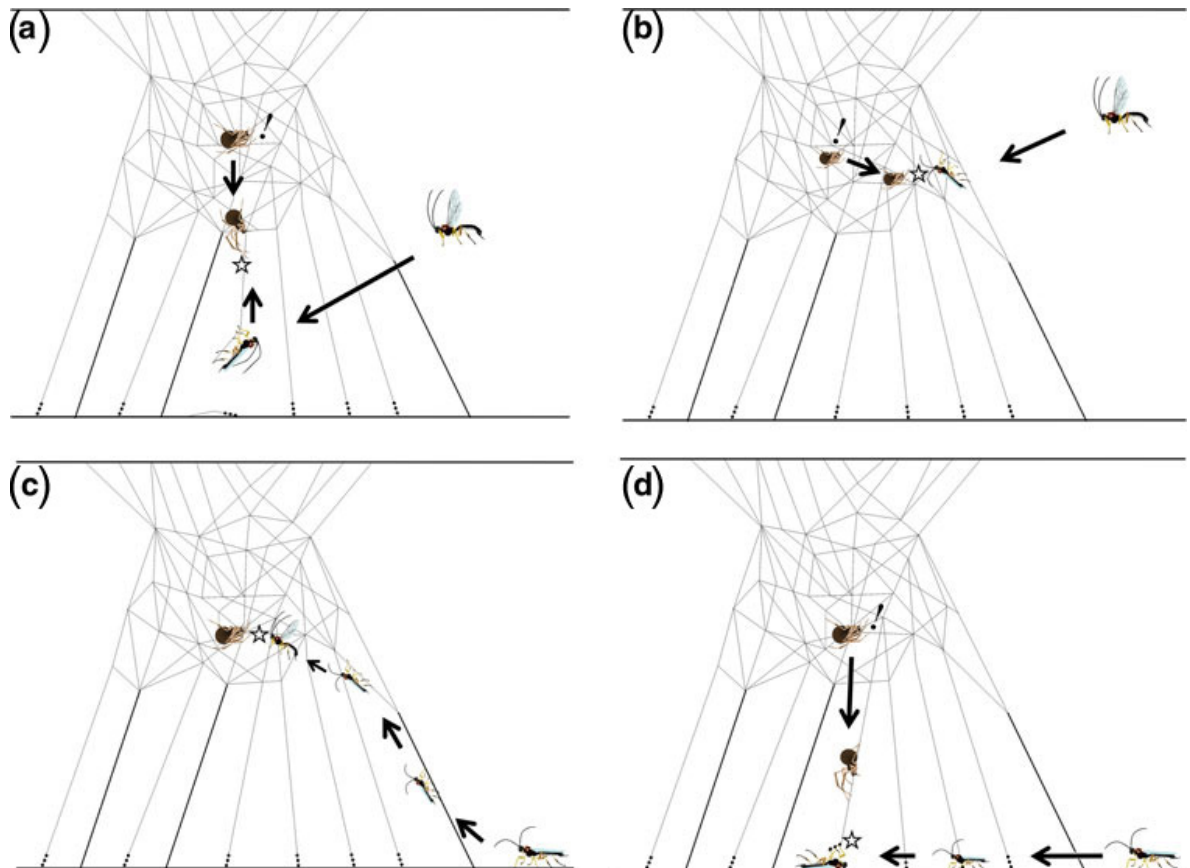
### *Zatypota albicoxa* (Walker, 1874)

Vosičky druhu *Z. albicoxa* jsou parazitoidy asociovanými na pavouky čeledi Theridiidae, konkrétně na Japonskou snovačku druhu *Parasteatoda tepidatorium* (Koch, 1841) a Evropskou *P. lunata* (Clerck, 1757) (Takasuka et Matsumoto, 2011). Takasuka et Matsumoto (2011) ve své práci shrnují dosavadní poznatky Takasuky (et al., 2009; 2009a, b, c) o způsobech, jakými se *Z. albicoxa* dokáže dostat k pavoukům ukrytým ve složitých sítích:

Vosička se z letu zavěsí na jeden „gumfoot“ a tahá za něj přední nohou, dokud ji pavouk nevytáhne k sobě (obr. č. 22a), případně se nehybně zavěsí na vláknu a čeká, dokud si pro ni pavouk nepřijde (obr. č. 22b) anebo k němu sama vyšplhá po podpůrných vláknech (obr. č. 22c).

Takasuka et Matsumoto (2011) navíc popisují nové chování parazitoida zjištěné v laboratorních podmínkách – jedna ze čtyřech vosiček vykazovala vcelku neobvyklý způsob útoku na hostitele. Vosička k pavučině přilétla, ale mezi vertikálními vlákny se pohybovala už jen lezením, po několika neúspěšných pokusech nalákat pavouka taháním za „gumfoot“ vlákna se položila na dorsum a vyčkávala, dokud se pavouk nespustil až k ní a nepokusil se jí obalit vláknem jako běžnou kořist. V tom okamžiku ho úspěšně paralyzovala (obr. č. 22d).

U parazitace snovaček larvou *Z. albicoxa* není doloženo, zda se nějak mění jejich síť. To může být dáno obtížným pozorováním složité a nepravidelné změti vláken a nemožností rozlišit, kdy se jedná o normální chování pavouka a kdy již jeho snovací činnost ovlivňuje parazitoid. Dalším možným vysvětlením může být to, že už samotné původní síť snovaček představují pro larvu dostatečnou ochranu a ta tak nemá potřebu nějak ovlivňovat chování svého hostitele za účelem upředení speciální sítě (Korenko, IV. 2014, in litt.).



**Obr. č. 22:** Schéma strategií útoku *Z. albicoxa*; podpůrná vlákna jsou vyznačena tučnou čarou, gumfoot vlákna jsou označena třemi černými body v dolní části a hvězdička značí místo útoku vosičky; (Takasuka et Matsumoto, 2011).



*Zatypota solanoi* Gauld, 1991

Eberhard (2010a) se věnoval výzkumu manipulace chování snovaček druhu *Anelosimus studiosus* (Hentz, 1850) a *A. octavius* (Agnarsson, 2006) vosičkou *Z. solanoi*. Pavučiny těchto dvou druhů se navzájem prakticky neliší a jsou velmi podobné sítím ostatních druhů rodu *Anelosimus*. Skládají se z husté nepravidelné sítě vláken konkávního tvaru v dolní části a řidší sítě nahoře (obr. č. 23). V této části se často zachycuje listí a další organický materiál, pod kterým se během dne pavouk skrývá.

Dva dny před svojí smrtí je pavouk manipulován larvou ke stavbě kokonové sítě. Ta se od původní sítě značně liší – hustá síť vláken, která se běžně vyskytuje pouze v dolní části, kokonovou pavučinu zvrchu obaluje a zespodu téměř úplná absence vláken tvoří jakýsi otvor (obr. č. 24). V tomto místě se pavouk po dokončení své poslední sítě zastaví a během dne se nijak neukrývá, jako tomu dělal před manipulací larvou. Ta ho posléze vysaje a jeho pozůstatky odhodí otvorem pryč. Svůj kokon pak uchycuje ve vertikální poloze za hustou spleť vláken ve vrcholu kokonové sítě (Eberhard, 2010a).



**Obr. č. 23:** Typická pavučina ne parazitovaného jedince *A. Studiosus*; (Eberhard, 2010a).



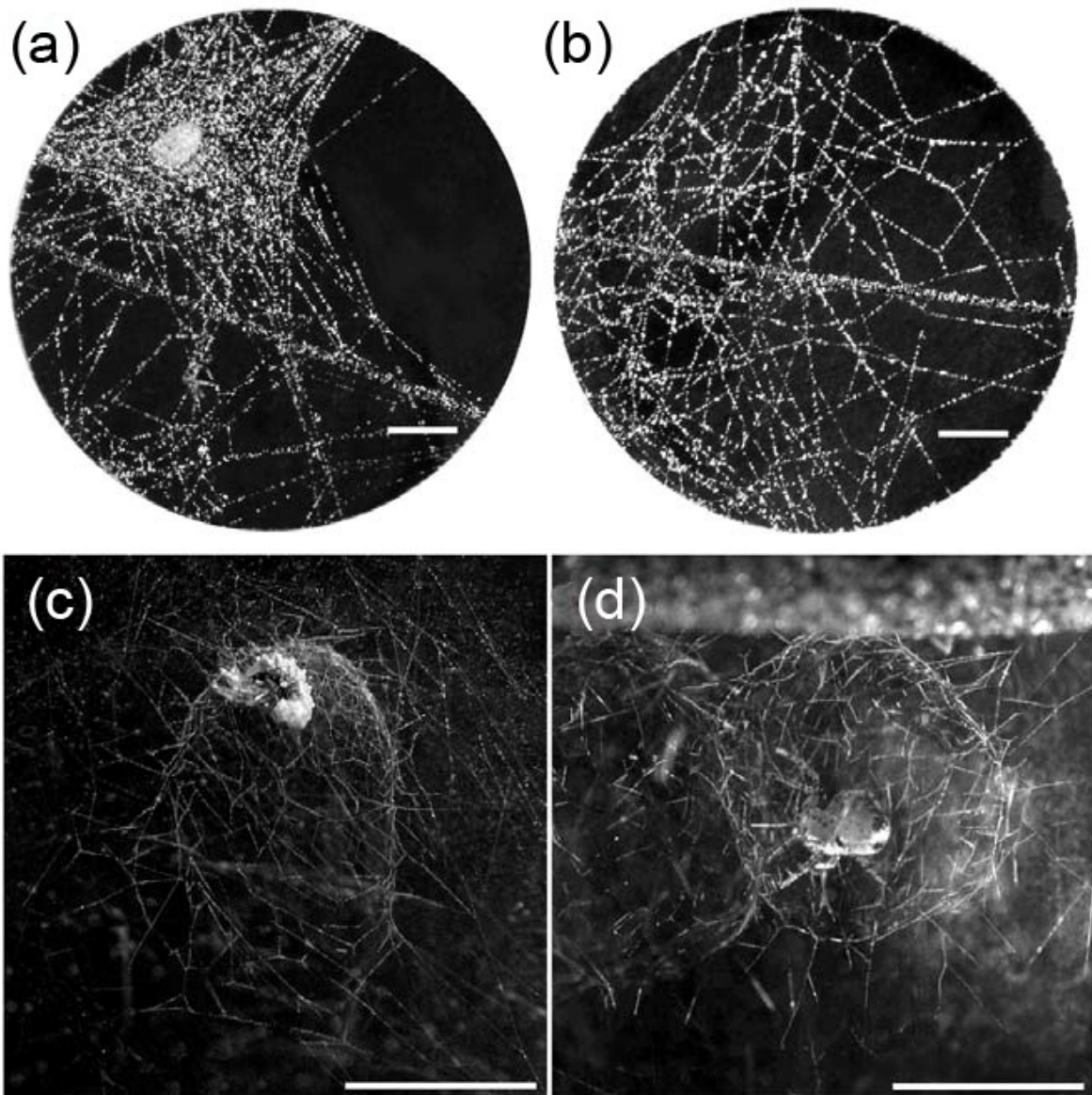
**Obr. č. 24:** Kokonová pavučina *A. studiosus* indukovaná larvou *Z. solanoi*; (Eberhard, 2010a).

*Zatypota percentatoria* (Müller, 1776)

*Z. percentatoria* byla sledována při parazitaci a následné manipulaci snovaček druhu *Neottiura bimaculata* (Linnaeus, 1767) a *Theridion varians* (Hahn, 1833), což jsou její nejčastější hostitelé (Korenko et Pekár, 2011).

Larva *Z. percentatoria* indukovala u jedinců *N. bimaculata* snování hustě tkaných struktur kolem úseků sítí sloužících pro odpočinek (obr. č. 25a, b), naproti tomu u *T. varians* indukovala larva stavbu uzavřených kupolovitých konstrukcí (obr. č. 25c, d). V obou případech se larva kuklila uvnitř těchto speciálních struktur. Korenko et Pekár (2011) zjistili, že neparazitovaní jedinci *N. bimaculata* stavějí hustě tkané útvary vláken podobné těm indukovaným larvou *Z. percentatoria* jednak v období přezimování a jednak kolem kokonů svých vajíček. Neparazitovaní jedinci *T. varians* se pak ukrývají v kupolovitých strukturách vláken upředených kolem suchého listí či pod kůrou stromů rovněž v období přezimování.

Z výše uvedeného vyplývá, že larvy *Z. percentatoria* u svých hostitelů vyvolávají podobné chování, jako se dostavuje neparazitovaným jedincům v prostředích s nízkou teplotou (Korenko et Pekár, 2011).



**Obr. č. 25:** Kokonová síť *N. bimaculata* indukovaná larvou *Z. percentatoria* (a) v porovnání s tradiční sítí ne parazitovaného jedince (b). Kokonová kupolovitá síť *T. varians* (c) v porovnání se sítí přezimujícího ne parazitovaného jedince (d). Měřítko: 5mm; (Korenko et Pekár, 2011).

### 5.5 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Agelenidae

Zástupci čeledi Agelenidae (pokoutníkovití) loví svou kořist do hustě tkaných plachtovitých sítí, které neobsahují lepivá vlákna. Pavouk čeká na svoji kořist na kraji sítě, u vchodu do svého tubicovitého až trychtýřovitého úkrytu. Když se kořist zachytí do pavučiny, pokoutník ji omotá vláknem a odnese do svého úkrytu, kde ji pozře. Úkryt slouží i pro kopulaci a úschovu vajíček (Roberts, 1995).

*Brachyapus nikkoensis* (Uchida, 1928)

Matsumoto (2009) pozoroval vosičku druhu *B. nikkoensis* parazitující pokoutníka *Agelena limbata* (Thorell, 1897). Vosička přistane na pavučině, načež pavouk vyběhne v domnění, že jde o kořist. V momentu, kdy se pavouk pokusí vosičku uchvátit, je paralyzován jejím žihadlem. Vosička na zadní část jeho hlavohrudi pak přilepí vajíčko, ze kterého se líhne larva živící se jeho hemolymfou (obr. č. 26: a – d).

Matsumoto (2009) zjistil, že pokoutníci *A. limbata* parazitovaní vosičkou *B. nikkoensis* kolem sebe v úkrytu tvoří pod vlivem předposledního instaru larvy neobvyklé, husté a odolné závoje z jemného vlákna (obr. č. 27: a – d). Takováto modifikace úkrytu výrazně zvyšuje jeho odolnost proti predátorům i samovolnému rozpadu vlivem povětrnosti, což je pro kuklící se larvu stěžejní. Larva v posledním instaru svého hostitele zabije a pozře. Vřetenovitý kokon kruhového průřezu z nepravidelně uspořádaných vláken si larva vytváří uvnitř upraveného úkrytu.



**Obr. č. 26:** Útok vosičky *B. nikkoensis* (a), kladení vajíček na paralyzovaného hostitele *Agelena limbata* (b), larva uchycená na zadní části hlavohrudi (c), (d); (Matsumoto, 2009).



**Obr. č. 27:** Pavučina s trychtýřovitým úkrytem neparazitovaného jedince (a), modifikovaná pavučina s odolnými závoji z jemného vlákna uzavírajícími hostitele v jeho úkrytu (b), modifikovaný tunel s vlákny v detailu (c), šipkou označená larva v posledním instaru (d); (Matsumoto, 2009).

## 5.6 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Dictynidae

Pavouci čeledi Dictynidae (cedivečkovití) patří mezi tzv. “kribelátní” druhy. Díky svému kribelu dokážou produkovat tzv. “kribelové vlášení”, tedy vlákna až 500x tenčí než jsou tradiční jístící vlákna. Tato vlákna mají výbornou přilnavost, což je velmi výhodné pro chytání kořisti (Foelix, 1996). Díky přilnavosti a jemnosti takových sítí existuje jen málo parazitoidů, kteří dokážou překonat takovéto překážky. Dosud tedy není známo mnoho případů parazitace této čeledi vosičkami skupiny Polysphinctini (Vincent, 1979; Korenko, unpub.).

*Sinarachna anomala* (Homlgren, 1860)

Vincent (1979) zaznamenal v Severní Americe případ asociace vosičky *S. anomala* na cedivečku druhu *Mallos pallidus* (Banks, 1904), v jeho práci však bohužel chybí informace o způsobu manipulace hostitele, jakož i popis indukované pavučiny. Zwakhals (2006) pak změnil rodové jméno *S. anomala* na *Zatypota anomala*. V Evropě byl pozorován podobný

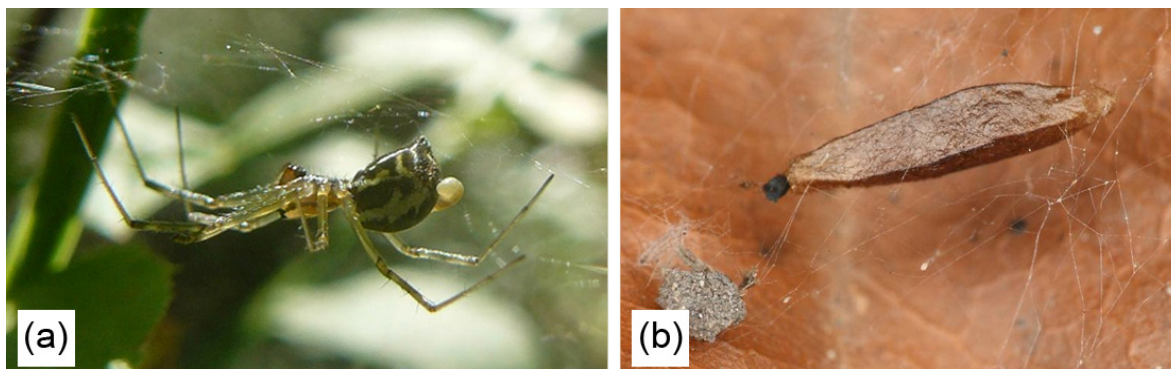
případ asociace *Z. anomala* na cedivečku *Dictyna* sp. (Miller et al., 2013; Korenko, unpub.). Drobné tělesné rozměry *Z. anomala* se zdají být morfologickou výhodou pro snazší útok na kribelátní pavouky, jejichž hustá a lepivá síť je účinnou ochrannou proti ostatním parazitickým vosičkám. Přímý důkaz, který by tuto teorii potvrdil však zatím chybí (Korenko, IV. 2014, in litt.).

## 5.7 Parazitoidi asociovaní na pavouky čeledi Linyphiidae

Čeď Linyphiidae (plachetnatkovití) je druhou největší čeledí pavouků. Její zástupci stavějí síť plochého plachtovitěho (někdy kupolovitěho) tvaru postrádající úkryt. Pavouk vždy visí zespodu své sítě. Větší druhy k síti přidávají nepravidelná svislá vlákna, která slouží jak pro podporu celé sítě, tak pomáhají lapání letícího hmyzu. Ten je z letu svislým vláknem sražen na hlavní část pavučiny, kde ho pavouk zespodu sítě uchvátí svými kusadly (Lissner, 2011c).

### *Acrodactyla degener* (Haliday, 1838)

*A. degener* je nejběžnějším britským druhem skupiny Polysphinctini. Je vázaný striktně na pavouky čeledi Linyphiidae. Larva se živí na hostiteli uchycená dorzolaterálně na zadní části jeho zadečku (obr. č.28). Kokon je podobný druhu *A. quadrisculpta* (Fitton et al., 1988) a je zavěšen v 3-D struktuře vláken (obr. č. 29) (Korenko, IV. 2014, in litt.).



**Obr. č. 28:** Larva *A. degener* na plachetnatce *Linyphia triangularis* (a), (Foto: O. Macháč); kokon s larvou *A. degener* na indukované síti pavouka druhu *Tenuiphantes tenebricola* (Wider, 1834) (b), (Foto: F Trnka).

### *Zatypota sulcata* (Matsumoto, 2010)

Vosička druhu *Z. sulcata* parazituje plachetnatku *Turinyphia yunohamensis* (Böesenberg et Strand, 1906). Ranný instar larvy přezimuje uchycený na dorsální straně u báze hostitelova zadečku, dospívá na jaře a kokon přede v květnu (Matsumoto et Takasuka, 2010).

## 6 Dvoukřídlí parazitoidi manipulující chování pavoučího hostitele (Diptera)

Kromě blanokřídлых parazitoidů využívají pavouky i určité skupiny dvoukřídých (Diptera), a to rody *Acroceridae* a *Tachinidae*.

Zástupci rodu *Acroceridae* jsou endoparazitoidi, jejichž planidia (první instary larev) jsou již dobře vyvinuté a mají schopnost pohybovat se a přichycovat na různé povrchy, díky čemuž mohou aktivně vyhledávat své hostitele. Tato vlastnost je stěžejní, neboť dospělci nekladou vajíčka přímo na tělo budoucího hostitele, ale na zem, nebo vegetaci v jeho okolí. Výhodou takové strategie je, že dospělá samice nemusí překonávat nebezpečí v podobě hostitele bránícího se napadení a také ušetří energii, kterou by spotřebovala pro jeho paralyzování. Naproti tomu ale u této strategie vyvstává riziko, že vylíhnutá larva svého hostitele včas nenajde a uhynie (Schlinger, 1987).

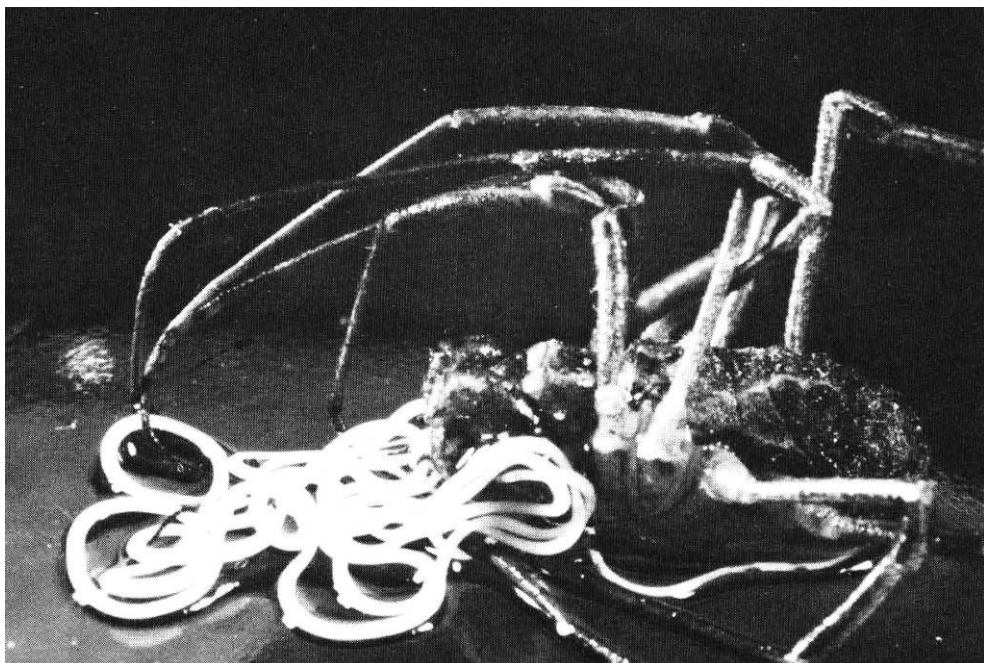
Dobře zdokumentovaným příkladem je *Ogcodes adaptatus* Schlinger, 1960, který parazituje pavouky rodu *Pardosa*. Planidium se uchytí na nohu pavouka a pohybuje se (pouze během pohybu svého hostitele) nahoru, směrem ke hlavohruďi, kde se nakonec uchytí na vrchní stranu zadečku mimo dosah nohou pavouka. Poté, co se larva prokouše dovnitř svého hostitele, kde se usadí v plicních pouzdrech, přechází do fáze diapauzy trvající od 6 do 9 měsíců. Čtvrtý instar larvy pak zabíjí svého hostitele a prakticky celého požírá. Zhruba 24 hodin před útokem posledního instaru larvy je jí pavouk manipulován k vytvoření stejné ochranné pavučiny, jakou běžně vyrábí pro účely své ekdyze. Tuto pavučinu pak dospělá larva po pozření hostitele využívá pro své vlastní kuklení (Schlinger, 1987).

Dvoukřídlí parazitoidi rodu *Tachinidae* se specializují především na zástupce řádu Lepidoptera, ale najdou se mezi nimi i druhy parazitující pavouky (Wood, 1987).

## 7 Parazitické hlístice manipulující chování pavoučího hostitele (Nematoda)

Pavouci neslouží jako hostitelé jen parazitickým členovcům, příkladem mohou být případy parazitace hlísticemi, konkrétně jejich čeledí Mermithidae. Tito parazitoidi mají podle dosavadních zjištění nepřímý životní cyklus a dospělci žijí neparaziticky. Vajíčka hlístic uložená ve vodním prostředí jsou pozřeny různými bezobratlými v jejichž střevech se následně líhnou. Po vylíhnutí napadají tkáň svých hostitelů, dále se však nevyvíjí a vstupují do období dormance. Pokud je tento hostitel pozřen pavoukem, je dormance u juvenilních hlístic přerušena, ty se pak vyvíjejí uvnitř jeho těla a pro dosažení stádia dospělé mají potřebu navrátit se zpět do akvatického prostředí. Parazitovaný pavouk je manipulován larvou hlístice k vyhledávání takového prostředí a vstupu do vody (Poinar, 1985; Poinar, 1987).

Leech (1966) zaznamenal výrazné změny v chování parazitovaných jedinců druhu *Pardosa glacialis* (Thorell, 1872). Zhruba týden před tím, než byli parazitoidem rodu *Hexamermis* manipulováni ke vstupu do vody, měli pavouci pomalé reakce na vyrušení a přijímali hodně vody, ale žádnou potravu. U parazitovaných pavouků *P. glacialis* pozoroval Leech (1966) ale i morfologické změny: nesouměrný, případně zvětšený zadeček, deformovaná makadla, kratší a tlustší nohy a pozměněné samičí, případně špatně vyvinuté či chybějící samčí rozmnožovací orgány.



Obr. č. 30: Příklad parazitické hlístice čeledi Mermithidae na hostiteli druhu *Protolophus* sp.; (Poinar, 1985).



## 8 Diskuze

Z uvedených příkladů parazitace pavouků lumčičky skupiny Polysphinctini vyplývá, že kokonová síť vyráběná hostitelem pod vlivem manipulace larvou parazitoida prakticky ve všech případech slouží ke zvýšení šancí na přežití larvy v době kuklení a úspěšné završení vývojového cyklu.

- **Změny struktury sítí a jejich variabilita**

Pavouci čeledi Araneidae, kteří za normálních okolností snovají 2-D kruhové sítě, jsou manipulováni ke stavbě 3-D kokonových struktur larvami lumčičků druhu *Acrotaphus chedelae* (Gonzaga et Sobczak, 2011), *A. tibialis* (Eberhard, 2013), *Polysphincta boops* a *P. tuberosa* (Korenko et al., 2014a). Vosičky druhu *Zatypota picticollis*, *Reclinervellus tubercullatus*, *R. masumotoi* a *Sinarachna pallipes* asociované na pavouky čeledi Araneidae svojí manipulací nemění tolik celkový tvar jejich sítí. Ty tak zůstávají dvourozměrné (2-D), mívají však silně pozměněnou strukturu. Počty radiálních vláken jsou často redukovány na minimum, zbylá vlákna jsou zesílena několikerým opakováním základních stavebních kroků a lepivá vlákna v kokonových sítích chybí (Korenko et al., 2014a,b; Matsumoto et Konishi, 2007). Vosičky druhu *Hymenoepimecis sooretama* manipulací svého hostitele téměř nemění strukturu jeho sítě (Sobczak et al., 2009).

Parazitovaní zástupci čeledi Tetragnathidae mění strukturu z původní 2-D na 3-D pod vlivem larev druhu *Hymenoepimecis tedfordi* a *Eruga ca. gutfreundi* (Eberhard, 2013). Naproti tomu, larvy druhu *H. argyraphaga* a *Acrdoactyla quadrisculpta* indukují u těchto hostitelů stavbu zjednodušených 2-D struktur tvořených jen několika nejnutnějšími, avšak značně zesílenými vlákny (Eberhard, 2001; Korenko et al., 2014c).

Gonzaga et al. (2010) prováděli pokus při parazitaci jednoho zástupce čeledi Nephilidae dvěma různými druhy vosiček rodu *Hymenoepimecis*, konkrétně *H. bicolor* a *H. robertsae*. Bylo zjištěno, že výsledný tvar a struktura kokonové sítě závisí právě na druhu parazitoida, který manipuluje chování svého hostitele. Pod vlivem larvy *H. bicolor* totiž pavouk druhu *Nephila clavipes* snoval nepravidelnou 3-D změť vláken, zatímco larva *H. robertsae* u něj indukovala pravidelnější, plochou strukturu, podobající se původní lapací síti neparazitovaného jedince.

Pavouci čeledi Theridiidae, konkrétně druh *Anelosimus studiosus*, kteří si stavějí rozmanité 3-D lapací sítě často tvořené plachtovitou strukturou v dolních partiích a trojrozměrnou změť vláken nahoře, jsou manipulováni larvou *Zatypota solanoi* ke změně takovýchto poměrně otevřených struktur do menších, shora uzavřených skrýší

s otvorem ve dně (Eberhard, 2010a). U dalších zástupců čeledi Theridiidae, druhů *Neottiura bimaculata* a *Theridion varians*, vyvolává larva druhu *Zatypota percentatoria* tzv. přezimovací chování („overwintering behavior“), pavouci si pod jejím vlivem snovali 3-D struktury, jaké za normálních okolností vytvářejí při nízkých teplotách (Korenko et Pekár, 2011).

Hostitel čeledi Agelenidae je manipulován posledním instarem larvy *Brachyzapus nikkoensis* k vytvoření hustě tkaných a velmi odolných závoju kolem sebe uvnitř svého úkrytu, což z něj vytváří velmi odolný „bunkr“ pro kokon larvy (Matsumoto, 2009).

Výsledný tvar sítí, silně ovlivňuje nejen druh pavouka snovajícího svoji síť nebo jeho parazitoida který ho manipuluje ke stavbě bezpečné a odolné kokonové sítě, ale i prostor, ve kterém se nachází, a nejrůznější náhodně se vyskytující části, jako je vegetace, úlomky listů apod. Pavouk svoji síť dokáže částečně přizpůsobit podmínkám a zmíněné součásti prostředí využít pro svůj, prospěch, případně prospěch parazitoida. To se odráží ve variabilitě vyrobených sítí (např. Korenko et al., 2014a,b,c; Eberhard, 2010; Eberhard, 2013).

- **Kokony larev parazitoidů**

Z provedených pozorování vyplývá, že síla stěny kokonu, který si plete larva v posledním instaru po pozření svého hostitele, a jeho celková odolnost se odvíjí od tvaru a struktury indukované sítě (Korenko et al., 2014a).

Trojrozměrné kokonové sítě poskytují larvám během kuklení zvýšenou ochranu před povětrností, padajícím organickým materiálem a predátory (Fincke et al., 1990; Eberhard, 2001; Blackledge et al., 2009; Matsumoto, 2009). Samotný kokon pak nemá tak pevné a silné stěny a larva tak při jeho předení ušetří energii potřebnou pro úspěšné kuklení (Korenko et al., 2014a).

U indukovaných dvourozměrných sítí je kokon často vystaven vlivům povětrnosti. Proto jsou kokony, vyráběné larvami na 2-D sítích mnohem pevnější, z hrubšího vlákna a se silnějšími stěnami. Kokon bývá u 2-D sítí často zavěšen na delším tenkém vlákně (e.g. Eberhard, 2001; Eberhard, 2013; Gonzaga et al., 2010), někdy je také kokon obalen detritem, či je pro jeho stavbu využito stabilimentum (Matsumoto et Konishi, 2007).

Morfologie a umístění kokonu na manipulované síti jsou často specifickými znaky, které mohou být užitečné pro determinaci parazitoidů aspoň na úrovni jejich rodů (Korenko et al., 2014a; Korenko, unpub.). Naproti tomu zbarvení kokonu je různé podle vlhkosti prostředí – pro determinaci tedy není důležité. V sušším prostředí jsou

kokony sněhobílé a se vzrůstající vlhkostí postupně tmavnou do odstínů žluté až hnědé (Korenko et al., 2014c).

- **Faktory ovlivňující výběr hostitele**

#### **Velikost těla**

Vosičky skupiny Polysphinctini preferují jen takové hostitele, kteří vyhovují určitému rozpětí rozměrů (e.g. Fincke et al., 1990; Gonzaga et al., 2010; Korenko et al., 2011).

U většiny zkoumaných parazitoidů bylo zjištěno, že dospělé samice si vybírají za hostitele svých potomků převážně středně velké nedospělé jedince (e.g. Fincke et al., 1990; Korenko et al., 2011, 2014a). Velké druhy vosiček si ale mohou dovolit zaútočit i na větší dospělce (Barrantes et al., 2008). Malí pavouci v ranných stádiích vývoje jsou ponecháváni bez povšimnutí ze strany parazitoida. Je to zřejmě kvůli tomu, že by byla larva pro malého pavouka příliš velkou zátěží a to by negativně ovlivňovalo nejen jeho schopnost lovit kořist a vyvíjet se, ale především by se tak zhoršoval i profit parazitoida samotného (Korenko et al., 2011). Naopak pozitivní efekt na vývoj parazitoida by mohl znamenat jeho vývoj na těle velkého hostitele, je zde ale riziko, že větší a silnější pavouk se fyzicky snáze ubrání útoku parazitoida a jeho pokusu o paralyzaci anebo si dokáže z těla přichycenou larvu z těla strhnout (Korenko et al., 2014c). Útočící parazitoidi si tedy musí vybrat, zda riskovat možné zranění při útoku na většího a „výživnějšího“ hostitele anebo se spokojit s menším, na živiny „chudším“, ale snáze napadnutelným jedincem (Gerling et al., 1990). Některé parazitické vosičky dokáží během sezóny měnit své preferované hostitele v závislosti na jejich velikosti v dané roční době a dokonce si vybírají hostitele podle pohlaví. Nejčastěji parazitované jsou samice, zřejmě z důvodu větší pravděpodobnosti přežití. Způsoby, jakými parazitoid rozliší pohlaví svého hostitele ještě před jeho napadením, však nejsou známy (Korenko et al., 2011).

#### **Rozšíření**

Vzhledem ke specifickým svého vývoje a vyvinutých adaptací mají parazitoidi skupiny Polysphinctini velmi úzké spektrum hostitelů. Je pro ně proto velice důležité, aby byli asociováni na co nejběžnější a nejpočetnější druhy. Pokud by se specializovali na vzácné a málo početné druhy, snadno by mohlo dojít k vymírání jejich populací, protože by těžko vždy našli dostatečný počet hostitelů pro zajištění přežití nové generace (Korenko et al., 2014c).

- **Problémy v laboratorních podmínkách**

Pro úspěšné prohlubování vědomostí o parazitaci pavouků je nezbytné provádět sledování a pokusy ve stálých laboratorních podmínkách. To s sebou ale přináší určité problémy, které jsou příčinou vyšší mortality parazitoidů nebo i jejich hostitelů než jak je tomu v přírodě (Fitton et al., 1987).

Někdy také samo vytržení sledovaných jedinců z jejich přirozeného prostředí a přemístění do laboratoře silně ovlivní jejich celkové chování a vyrušení pavouci tak vyrábějí sítě velmi variabilních tvarů. Pavučiny, které vznikají v laboratoři, mají často velice rozmanitou škálu tvarů a neodpovídají sítím z přírodního prostředí (Korenko, IV. 2014, in litt.).

Korenko (unpub.) zjistil, že vyšší mortalita larev parazitoidů je dána příliš jednotvárným jídelníčkem (tvořeným octomilkami *Drosophila*), nevhodnou vlhkostí prostředí a různými plísňovými infekcemi. Vedle pestřejšího jídelníčku je tedy nutné v laboratoři zajistit dostatečnou vzdušnou vlhkost a cirkulaci vzduchu.

## **9 Závěr**

V této práci zmiňované případy parazitace pavouků a následné manipulace jejich chování na ně asociovanými organismy popisují velmi komplexní vztahy, kterými se zabývá mnoho autorů. Ti ve svých studiích většinou popisují změny v chování pavouků a v architektuře jejich sítí, případně chování vosiček při útoku na hostitele. V této souvislosti by bylo vhodné se do budoucna zabývat efektivitou obrany 3-D sítě pavouků proti útokům vysoce specializovaných parazitoidů skupiny Polysphinctini a dále problematikou parazitoidy indukované 3-D kokonové sítě jakožto ochrany před hyperparazitací. V problematice manipulací chování pavouků jejich parazity a parazitoidy je tedy stále mnoho neprozkoumaných skutečností a o životních cyklech samotných parazitoidů a příčinách změn v chování jejich hostitelů se stále ví poměrně málo.

## 10 Seznam literatury

Barrantes G., Eberhard W. G. et Weng J. L., 2008: Seasonal patterns of parasitism of the tropical spiders *Theridion evexum* (Araneae, Theridiidae) and *Allocyclosa bifurca* (Araneae, Araneidae) by the wasps *Zatypota petronae* and *Polysphincta gutfreundi* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) 56 (2): 749-754.

Begon M., Harper J. L. et Townsend C. R., 1997: Ekologie - jedinci populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

Biron D. G., Marché L., Ponton F., Loxdale H. D., Galéotti N., Renault L., Joly C. et Thomas F., 2005: Behavioral manipulation in a grasshopper harbouring hairworm: a proteomics approach. Proceedings of The Royal Society B 272: 2117-2126.

Blackledge T. A., Coddington J. A. et Gillespie R. G., 2003: Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? Ecology Letters 6: 13–18.

Cardoso P., Pekár S., Jocqué R. et Coddington J. A., 2011: Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. PLoS ONE 6(6): e21710.

Eberhard W. G., 2000a: Spider manipulation by a wasp larva. Nature 406(6793): 255-256.

Eberhard W. G., 2000b: The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). Journal of Hymenoptera Research 9: 220-240.

Eberhard W. G., 2001: Under the influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Journal of Arachnology 29: 354-366.

Eberhard W. G., 2003: Substitution of silk stabilimenta for egg sacs by *Allocyclosa bifurca* (Araneae: Araneidae) suggests that silk stabilimenta function as camouflage devices. *Behaviour* 140, No. 7: 847-868.

Eberhard W. G., Agnarsson I. et Levi H. W., 2008: Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae): chaos from order. *Systematics and Biodiversity* 6(0): 1–61.

Eberhard W. G., 2010a: New Types of Behavioral Manipulation of Host Spiders by a Parasitoid Wasp. *Psyche*, 2010.

Eberhard W. G., 2010b: Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. *Animal Behaviour* 79(2): 375–383.

Eberhard W. G., 2013: The Polysphinctine Wasps *Acrotaphus tibialis*, *Eruga ca. Gutfreundi*, and *Hymenoepimecis tedfordi* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) Induce Their Host Spiders to Build Modified Webs. *Annals of the Entomological Society of America* 106(5): 652-660.

Fincke O.M., Higgins L. et Rojas E., 1990: Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae: Tetragnathidae) by an Ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *J. Arachnol.*, 18:321-329.

Fitton M. G., Shaw M. R. et Austin A. D., 1987: The Hymenoptera associated with spiders in Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society*: 65 – 93.

Fitton M. G., Shaw M. R. et Gauld I. D., 1988: Pimpline ichneumon-flies. *Handbooks for the Identification of British Insects* 7: 1–110.

Foelix R. F., 1996: *Biology of spiders*, second edition. Oxford, Oxford university press.

Gauld I. D. et Dubois J., 2006: Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology*: 529 – 564.

Gerling D., Roitberg B. D. et Mackauer M., 1990: Instar-specific defense of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*: Influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Insect Behavior* 3(4): 501-514.

Gonzaga M. O., Sobczak J. F., Pentead-Dias A. M. et Eberhard W. G., 2010: Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 22: 151–165.

Gonzaga M. O. et Sobczak J. F., 2011: Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) by *Acrotaphus chedelae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological Science* (2011) 14: 220–223.

Kaeslin M., Pfister-Wilhelm R. et Lanzrein B., 2005: Influence of the parasitoid *Chelonus inanitus* and its polydnavirus on host nutritional physiology and implications for parasitoid development. *Journal of Insect Physiology* 51: 1330-1339.

Korenko S. et Pekár S., 2011: A Parasitoid Wasp Induces Overwintering Behaviour in Its Spider Host. *PLoS ONE* 6(9): e24628.

Korenko S., Michalková V., Zwakhals K. et Pekár S., 2011: Host specificity and temporal and seasonal shifts in host preference of a web-spider parasitoid (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Science*, 11(101):1-12.

Korenko S., Isaia M., Satrapová J. et Pekár S., 2014a: Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders (Araneae, Araneidae). *Ecological Entomology*, 39(1):30-38.

Korenko S., Satrapová J. et Zwakhals K., 2014b: Manipulation of araneid spider web structure by the polysphinctine parasitoid *Zatypota picticolis* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Entomological Science, In Press.

Korenko S., Korenková B., Satrapová J. et Belgers D., 2014c: Web architecture alteration of orb-weaver spider *Tetragnatha montana* (Araneae, Tetragnathidae) induced by polysphinctine parasitoid (Hymenoptera, Ichneumonidae, Polysphinctini). Journal of Insect Behaviour, In Press.

Leech R. E., 1966: The Spiders (Araneida) of Hazen Camp 81°49'N, 71°18'W. Quaestiones Entomologicae 2: 153-212.

Libersat F., Delago A. et Gal R., 2009: Manipulation of Host Behavior by Parasitic Insects and Insect Parasites. Annual Review of Entomology 54: 189-207.

Lissner J., 2011a: The Spiders of Europe and Greenland. Images and Species Descriptions. Online: <http://www.jorgenlissner.dk/Araneidae.aspx>, citováno 20.3.2014.

Lissner J., 2011b: The Spiders of Europe and Greenland. Images and Species Descriptions. Online: <http://www.jorgenlissner.dk/tetragnathidae.aspx>, citováno 20.3.2014.

Lissner J., 2011c: The Spiders of Europe and Greenland. Images and Species Descriptions. Online: <http://www.jorgenlissner.dk/Linyphiidae.aspx>, citováno 2.4.2014.

Lubin Y. D., 1975: Stabilimenta and barrier webs in the orb webs of *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae) on Daphne and Santa Cruz Islands, Galapagos. J. Arachnol. 2: 119-126.

Marik I., 2002: Aranearium. Online: <http://aranearium.cz/cz/behavior.aspx?beh=cobwebs>, citováno 12.4.2014.



Matsumoto R. et Konishi K., 2007: Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata* (Araneae), *Reclinervellus 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. et 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.

Maure F., Brodeur J., Ponla N., Doyon J., Firlej A., Elguero E. et Thomas F., 2011: The cost of a bodyguard. *The Royal Society*.

Miller J. A., Belgers D. J. M., Beentjes K. K., Zwakhals K. et Helsdingen P. van, 2013: Spider hosts (Arachnida, Araneae) and wasp parasitoids (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini) matched using DNA barcodes. *Biodiversity Data Journal* 1: e992. doi: 10.3897/BDJ.1.e992: 1-20.

Nielsen E., 1923: Contributions to the life history of the pimpline spider parasites (*Polysphincta*, *Zaglyptus*, *Tromatobia*) (Hym. Ichneumon.). *Entomologiske Meddelelser* 14: 137-205.

Nielsen E., 1937: A fourth supplementary note upon the life histories of the polysphincta (Hym. Ichneumon.). *Entomologiske Meddelelser* 20: 25- 28.

Poinar, G. O., Jr., 1985: Mermithid (Nematoda) parasites of spiders and harvestmen. *J. Arachnol.* 13: 121-128 .

Poinar, G. O., Jr., 1987: Nematode parasites on spiders. In: Netwig W. (ed) *Ecophysiology of Spiders*. Berlin, Springer-Verlag: 299-308.

Roberts M. J., 1995: Field guide of Spiders. Britain and Northern Europe. 5th edition. Harper Collins Publishers, London.

Ronquist F., 1999: Phylogeny of the *Hymenoptera* (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta* 28: 3-11.

Rott A. S. et Godfray H. C. J., 2000: The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69: 274-289.

Schlinger E. I., 1987: The Biology of Acroceridae (Diptera): True Endoparasitoids of Spiders. In: *Ecophysiology of Spiders*. Berlin, Springer-Verlag: 319 – 326.

Schmitt M., Richter D., Göbel D. et Zwakhals K., 2012: Beobachtungen zur Parasitierung von Radnetzspinnen (Araneidae) durch *Polysphincta rufipes* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Arachnologische Mitteilungen* 44: 1-6.

Šálek M., Růžička J. et Mandák B., 2005: skripta Ekologie. Česká Zemědělská Univerzita v Praze, Praha.

Takasuka K., Matsumoto R. et Ohbayashi N., 2009: Oviposition behavior of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). *Entomol Sci* 12:232–237

Takasuka K., 2009a: *Zatypota albicoxa* showing ambush style to entice and attack her host, *Achaearanea tepidariorum*. Movie Archives of Animal Behavior. Data No.: momo090727za01a. Online: <http://www.momo-p.com/showdetail-e.php?movieid=momo090727za01a>, citováno 20.3.2014.

Takasuka K., 2009b: *Zatypota albicoxa* attacking her host *Achaearanea tepidariorum* under the artificial condition. Movie Archives of Animal Behavior. Data No.: momo090727za02a. Online: <http://www.momo-p.com/showdetail-e.php?movieid=momo090727za02a>, citováno 20.3.2014.

Takasuka K., 2009c: *Zatypota albicoxa* attacking her host *Achaearanea tepidariorum* under the artificial condition 2. Movie Archives of Animal Behavior. Data No.: momo090727za03a. Online: <http://www.momo-p.com/showdetail-e.php?movieid=momo090727za03a>, citováno 20.3.2014.

Takasuka K. et Matsumoto R., 2011: Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Japan Ethological Society and Springer 2011: 29:203–207.

Uetz G. W., Halaj J. et Cady A. B., 1999: Guild structure of spiders in major crops. *The Journal of Arachnology* 27: 270–280.

Vincent L. S., 1979: A new record for *Sinarachna anomala* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an external parasitoid of *Mallos pallidus* (Araneae: Dictynidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 55(3): 192-194.

Yu D.S. et Horstmann K., 1997: A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 58: 1–1558.

Zwakhals K., 2006: The European species of the genera *Zatypota* and *Sinarachna* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Pimplinae, Polysphinctini). *Entomologische Berichten* 66(2): 34-37.