

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a biometeorologie



Termoregulace pavouků

Bakalářská práce

Autor práce: Barbora Pavlíková

Obor studia: ABPS

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

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci „Termoregulace pavouků“, jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.4.2017

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce Mgr. Stanislavu Korenkovi Ph.D., za odborné vedení při psaní této práce.

Termoregulace pavouků

Souhrn

V první části práce je rozebrána fyziologie třídy pavouků tj. stavba těla a systém tělních soustav, zaměřený především ke složení hemolymfy. Nedílnou součástí je i způsob přijímání informací o okolních podmínkách ze svého okolí tj. problematika receptorů. Třetí kapitola se věnuje kde a v jakých teplotních podmínkách jsou pavouci schopni přežít. Čtvrtá kapitola je zaměřena na konkrétní výčet strategií adaptací na extrémní teploty a různých strategií přežití v těchto extrémech – adaptace jsou rozdělené na adaptace fyziologické a behaviorální. Poslední část práce shrnuje poznatky o vlivu extrémních teplot na jednotlivé druhy pavouků.

Klíčová slova: termoregulace, adaptace, strategie, chování, zimní aktivita

Termoregulation of spiders

Summary

In the first part the spider physiology is discussed including a body structure and body systems and the composition of the hemolymph. An integral part is also a way of receiving information about the environmental conditions of their surroundings, it means receptors issues. The third chapter is devoted to where and at what temperature conditions spiders are able to survive. Last part is focus on a specific list of survival strategies and adaptation to extreme temperatures-the distribution strategy is on physiological adaptation, it means adaptation of organism and behavioral strategies-it is based on behavioral patterns in certain ambient conditions. Chapter ends with an analysis of spiders whose live in extreme temperature in the world and in Europe.

Keywords: termoregulation, adaptation, strategy, behavior, winter activity

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce	8
3 Literární rešerže	9
3.1 Pavouci	9
3.2 Stavba těla	9
3.2.1 Hlavohrud'	9
3.2.1.1 Kutikula	10
3.3 Tělní soustavy	11
3.3.1 Pohybová soustava pavouků	11
3.3.2 Trávicí soustava pavouků a vzorce obstarávání potravy	12
3.3.3 Dýchací soustava pavouků	12
3.3.4 Cévní soustava pavouků	13
3.4 Vnímání vnějších podmínek okolního prostředí	15
3.5 Pavouci a způsob termoregulace	18
3.5.1 Fyziologická adaptace	23
3.5.2 Behaviorální adaptace	25
3.5.3 Pavouci žijící v extrémních teplotních podmínkách	27
3.5.4 Pavouci v Evropě žijící v extrémních teplotních podmínkách	28
3.5.5 Srovnání strategií termoregulace fyziologické a behaviorální	28
4 Závěr	32
5 Seznam použité literatury	33
6 Seznam obrázků	37

1 Úvod

Organismy můžeme rozdělit podle jejich schopnosti ovlivňovat tělní teplotu na tzv. homoiotermní organismy a poikilothermní organismy. Homoiotermní organismy jsou v populaci známější jako organismy teplokrevné tj. mající stálou teplotu těla, jsou schopni v určitém intervalu tuto teplotu udržet bez závislosti na okolní teplotě. Druhou skupinu tvoří tzv. poikilothermní živočichové známější pod označením studenokrevní. Tělní teplota těchto živočichů závisí na vnějším prostředí, a jelikož jsou tyto organismy závislé na zdrojích tepla z vnějšího okolí, označují se jako exothermní organismy (Nedvědová, 2008).

V této práci se zaměřuji na pavouky, kteří patří, jako i ostatní bezobratlí k poikilothermním živočichům. Na Zemi žije značné množství pavouků a pavoukoců a je již známo, že jsou schopni přežít v extrémních podmínkách. Obecně platí, že za extrémně vysokých teplot hrozí organismu přehřátí. Tento stav se organismus snaží regulovat zvýšenou mírou tvorby potu jako ochlazujícího agens, což však může vést k vysokému stupni dehydratace a následné smrti. Obdobně jsou nebezpečné i nízké teploty. Za extrémně nízkých teplot dochází k zamrznutí hemolymfy studenokrevného organismu tj. v její vodné části se utvoří krystalky ledu, ty mohou mechanicky poškodit jednak cévní systém organismu a jednak jejich tvorba vede ke stavu, kdy v tekuté části lymfy zůstanou soli a organické látky, které byly původně ve vodní fázi rozpuštěné. Tímto dojde ke zvýšení jejich koncentrace a ta může být až toxická pro daný organismus. Tato práce je věnována shrnutí poznatků k tomuto danému tématu.

V první části práce je rozebrána fyziologie třídy pavouků tj. stavba těla a systém tělních soustav, zaměřený především ke složení hemolymfy. Nedílnou součástí je i způsob přijímání informací o okolních podmínkách ze svého okolí tj. problematika receptorů. Třetí kapitola se věnuje kde a v jakých teplotních podmínkách jsou pavouci schopni přežít. Poslední rešeršní čtvrtá kapitola je zaměřena na konkrétní výčet strategií přežití a adaptace extrémních teplot – rozdělení strategií je do skupiny fyziologické adaptace tj. adaptace organismu, nevědomá, a strategii behaviorální tj. založenou na vzorcích chování v určitých okolních podmínkách.

2 Cíl práce

Tato práce má za cíl pomocí rešerše dostupných literárních zdrojů shrnout informace o schopnosti pavouků regulovat svou tělní teplotu. V rámci specializace se práce zaměřuje na teploty extrémně nízké a vysoké.

3 Literární rešerže

3.1 Pavouci

Skoro všichni pavouci jsou hmyzožraví a živí se především škodlivým hmyzem, který se přemnoží v člověkem vytvořených ideálních podmínkách, tedy v zahradách, sadech a polích. Jsou tedy přirozenou ochranou proti škůdcům zemědělských polí. Během svého života zahubí pavouci velké množství hmyzu, čímž uchovávají přirozenou rovnováhu mezi rostlinstvem a bezobratlými živočichy, kteří se rostlinami živí (Buchar a Kůrka, 1998).

3.2 Stavba těla

Každý organismus je dobře přizpůsobený podmínkám prostředí, které obývá. Stejně je tomu i pavouků. Tělo pavouků je rozděleno na dvě části, hlavohrud' (cephalothorax) a zadeček (abdomen) (Ramires a kol., 2011).

3.2.1 Hlavohrud'

Hlavohrud' slouží pavoukům především k pohybu, příjmu potravy a je zde uloženo centrum nervového systému (GamePark, 2009). Na hlavohrudí se nachází čtyři páry kráčivých končetin, ústní otvor s dvojicí chelicer tj. klepítka s jedovými žlázami (TeraPlanet.cz, 2016). Skládá ze dvou částí a to hřbetní a břišní. Dorzální část hlavohrudí je pokryta silnou vrstvou kutikuly tzv. karapax. V hlavové části hlavohrudí se nalézá osm očí, které mají různé uspořádání v závislosti na příslušnost k dané čeledi. Ventrální tj. břišní část hlavohrudí je chráněna destičkou též pokrytou kutikulou. Tato destička je spojena s hřbetní částí pavouka pomocí pružného spojení tzv. pleurum. Samotné kráčivé končetiny se u pavouků vyskytují v počtu čtyř párů tj. osm noh. Jejich hlavní funkcí je pohyb pavouka. Vedle tohoto mají i senzoricou funkci, protože se zde nachází řada smyslových receptorů – chemoreceptory, lyryformní orgány – tj. kutikulární drážka spojená spojující nervová zakončení a sloužící ke sluchu, a trichobothrie – tj. chloupky schopné zachytit zvukové vibrace (Herberstein, M. E. 2011).

3.2.1.1 Kutikula

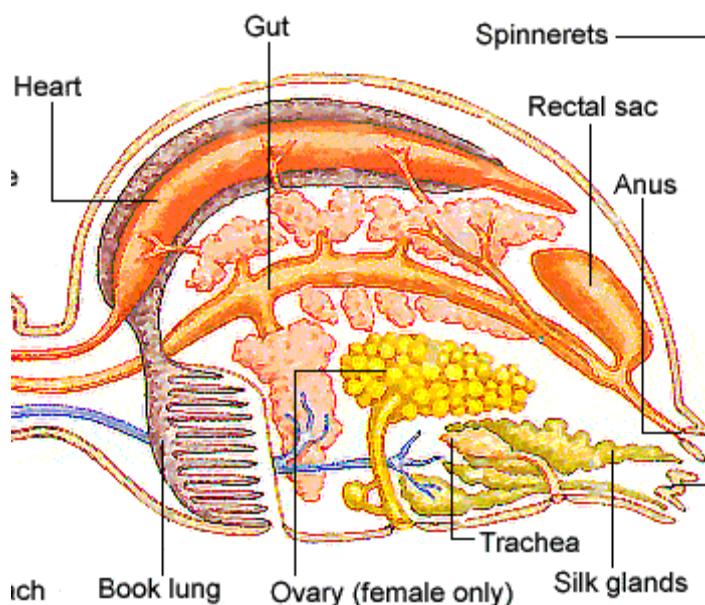
Kutikula pokrývá celý povrch těla pavouka a její hlavní funkcí je jeho ochrana před fyzikálními tj. i teplotními, chemickými a mechanickými vlivy. Skládá se ze tří vrstev. Epikutikula je svým složením směs vosků, parafínů, proteinů a fenolických látek, díky tomuto je jako vrstva nepropustná a brání též vyschnutí organismu. Exokutikula již obsahuje polysacharid chitin, díky kterému je kutikula silně zpevněna z důvodu nosnosti svalů pavouka a odolnosti tlaku na jeho tělo. Poslední vrstvou je endokutikula. Složení endokutikuly je obdobné jako u exokutikuly tj. hlavní složkou je chitin uspořádaných do pozičně uložených lamel, avšak endokutikula neobsahuje sklerotin a díky tomu je pružnější než vrstva kutikuly předchozí. Pod vrstvou endokutikuly se již nachází jednovrstevná epidermis, která může obsahovat buňky diferencované jako žlaznaté, či smyslové. Mohou se zde nalézat též různé pigmenty a krystaly guaninu (Foelix, 1996).

Guanin v epidermis je odpadním produktem metabolismu pavouka a primárně se ukládá v guanocytech střeva, které se nalézá pod epidermis. Guanin je zodpovědný za bílé vzorce na těle pavouka, jelikož bílé světlo odráží – příkladem je křížák obecný, kde krystaly guaninu tvoří bílý kříž na jeho zadečku. Zabarvení je dále jednou z fyziologických adaptací na teplotní podmínky okolí pavouka (Herberstein, M. E. 2011).

3.2.2 Zadeček

Zadeček slouží především k trávení, dýchání, exkreci, reprodukci a k produkci pavučiny. Je možné zde pozorovat snovací bradavky, dále štěrbinu vedoucí k plicním vakům a vyústění pohlavní a trávicí soustavy (Minařík, 2012).

Povrch zadečku pavouků je na rozdíl od hlavohruď pokryt pružnou kutikulou a to z důvodu tvoření si potravních zásob při obdobích hladovění, jelikož se takto mlže zadeček zvětšovat. Na povrchu hřbetní části je možné sledovat hřbetní cévy. Na spodní straně zadečku jsou uloženy vývody pohlavních orgánů. Dále se zde nachází průduchy do plicních vaků a otvor s ústím do dýchacího systému. Za tímto otvorem jsou uloženy snovací bradavky a anální hrbolek. Zadeček obsahuje trávicí soustavu – střední část střeva a konečnou část střeva. V zadečku se dále nachází srdce, plicní vaky a trachee, pohlavní orgány a snovací žlázy (Obrázek 1) (Nentwig, 1987).



Obr. 1: Schématické znázornění zadečku pavouků, (Chibikun, 2009a)

3.3 Tělní soustavy

Základní tělní soustavy pavouka jsou svalová, která slouží k pohybu pavouka, trávicí soustava s chelicerami a makadly, dýchací soustava s plicními vaky, cévní soustava a soustava pohlavní (Foelix, 2011).

3.3.1 Pohybová soustava pavouků

Skeletální svaly zajišťují primárně pohyb pavouka. Jejich základní funkční jednotkou je svalové vlákno, které se skládá z mnohojaderné buňky. Tato buňka obsahuje sarkolemu tj. cytoplazmatickou membránu se sarkoplazmou tj. cytoplazmou. V té se nachází myofibrily složené z aktinových a myosinových vláken. Sarkoplazma skeletálních svalů obsahuje malé množství mitochondrií, které slouží jako energetické továrny. Z tohoto důvodu jsou pavouci schopni chvilkové vysoké aktivity, kdy je aktivován anaerobní metabolismus s konečným produktem laktátem, který je následně uvolňován do hemolymfy a způsobuje rychlý pokles jejího pH. Zdrojem energie jsou fosfáty a glykogen. Lipidy jsou využívány v aerobním metabolismu, který probíhá v době odpočinku organismu (Foelix, 1996).

3.3.2 Trávicí soustava pavouků a vzorce obstarávání potravy

Pavouci a pavoukovci obecně jsou schopni mimotělního trávení. Jeho evoluční výhodou je menší energetická náročnost než u trávení celé kořisti a jejích součástí, jelikož tím, že pavouk přijímá pouze stravitelné látky v tekutém stavu šetří energii, která by musela být vydána na odstranění nestravitelných zbytků kořisti např. zbytků kutikuly apod. Obecně trávení pavouka vypadá tak, že pavouk uloví vyhlédnutou kořist a usmrtí ji. Po usmrcení kořisti jsou do jejího těla vstříknuty proteolytické enzymy, které zahájí proces trávení. Trávicí směs je nasáta pomocí ústního otvoru ve spolupráci svalů hltanu a žaludku. (Nentwig, 1987).

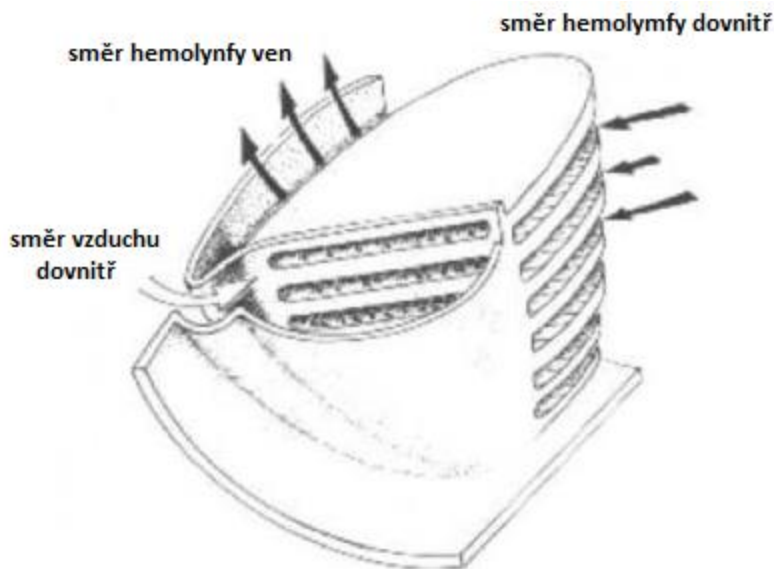
Výhodou vysoce rozvětvené trávicí soustavy je schopnost kumulovat potravu a přežít díky tomu delší dobu bez přísunu potravy. Živiny jsou předávány do dalších orgánů a do hemolymfy. Zadní část střeva obsahuje bazální buňky, které nahrazují sekreční a resorpční buňky a dále je zde možné najít i krystaly guaninu. Jeho přítomnost se projevuje na zabarvení pavouka, jak je již uvedeno výše. Hlavním důvodem jeho schraňování je však to, že k jeho exkreci je potřeba více vody, než v případě jeho uložení (Minařík, 2012).

3.3.3 Dýchací soustava pavouků

Pavouci mají dva typy dýchacích orgánů a to plicní vaky a systém tracheí. Poměr a zastoupení těchto dvou systémů je u pavouků různý. Obecně platí, že sklípkaní a sklípkoši mají dva páry plicních vaků uložených ve druhé a třetím článku zadečku, u dvouplicních platí, že mají jeden pár plicních vaků a místo druhého mají systém trachí. Někteří dvouplicní mohou mít pouze systém tracheí (*Caponiidae*, *Symphytognathidae*). Rozvod kyslíku do zbytku těla pavouka se děje pomocí přenašecí matrice, za kterou zde slouží hemolymfa. Toto je další rozdíl pavouků od hmyzu, jelikož hemolymfa hmyzu není na distribuci kyslíku tělem organismu účastna (Foelix, 1996).

3.3.3.1 Plicní vaky

Plicní vaky mají evoluční původ ve vnoření vchlípenin do těla. Plicní vaky se navenek otevírají pomocí úzké štěrbin. Vchod do plicních vaků může být dle potřeby rozšiřován pomocí speciálních svalů. Vchod vede do úzké chodby, která se poté rozšiřuje. Stěna vzniklé dutiny je pokryta horizontálně uspořádanými plátky, ve kterých teče hemolymfa. Tímto způsobem se dostává do blízkosti kyslík ze vzduchu s hemolymfou, která následně může kyslík vázat a roznášet jej do zbytku těla pavouka. Plátky výstelky jsou pokryté vrstvou kutikuly, která zpevňuje samotné plátky a zabraňuje jejich slepení. Plátky jsou schopny pulzace a tím dochází k ventilaci plicních vaků (Obrázek 2) (Nentwig, 1987).



Obr. 2: Proudění hemolymfy a vzduchu, (Chibikun, 2009e)

Po okysličení se hemolymfa dostává do plicní žíly a odsud k srdci. Při systole hemolymfa opouští srdce a nastává fáze, kdy může dojít k rozdílným tlakům v hlavohrudí a v zadečku. Z tohoto důvodu se hemolymfa nemůže dostat do další části těla, což je také další důvod proč jsou pavouci schopni vysoké aktivity pouze krátkodobě. Vysokou aktivitou vzniká již zmiňovaný laktát, který se musí následně odbourat. Po námaze je zvýšená míra respirace a krevní barvivo pavouků tzv. hemocyanin je nyní satureován kyslíkem. Nedostává se jej tedy pro metabolismus laktátu, z tohoto důvodu může rekonvalescence tj. znovu nabití sil (získání energie) trvat od několika desítek minut až po dobu několika hodin (Nentwig, 1987)

3.3.3.2 Trachee

Trachee jsou trubicovitého charakteru s umístěním přímo za plicními vaky. Mají vyústění přímo na povrch těla pavouka a to do míst za snovacími bradavkami. Trachee se pod vchodem do těla pavouka dále větví na dva typy – laterální a mediální trachee. Trachee ústí do hemolymfy, která je hlavním médiem přenášející kyslík. Toto je dalším rozdílem pavouků a hmyzu, jelikož jak je uvedeno výše, u hmyzu se hemolymfa na přenosu kyslíku do orgánů a do těla živočicha nepodílí (Minařík, 2012).

3.3.4 Cévní soustava pavouků

Cévní soustava je stejně jako u ostatních bezobratlých otevřená tj. krev se mísí s lymfou a vzniká hemolymfa. Cévní soustava sestává dále ze srdce a bohaté soustavy cév rozvádějícími

hemolymfu tělem pavouka, odkud se hemolymfa volně vlévá mezi orgány. Pohyb hemolymfy zpět do srdce je usměrňován podtlakem. Hemolymfa je sbírána dostává se do plicních vaků a odtud směřuje plicní žilou přímo do srdce(Zimmermann, 2004).

3.3.4.1 Srdce

Srdce je umístěno v hlavohrudí v dutině perikardu, kde je upevněno skupinou vazů. Jeho tvar je svalnatá trubice. Srdce pavouka obsahuje dva až tři páry otvorů tzv. ostií., které mohou fungovat jako pasivní chlopně. Během systoly se srdce prodlouží a krev je hnána do přední a zadní části aorty. Zpětnému toku hemolymfy je zabráněno uzavřenými ostiemi. Diastola je možná díky vazů, které srdce upevňují k exoskeletu pavouka. Myokard tj. svalová tkáň srdce je v přímém kontaktu s hemolymfou (Foelix, 1996).

3.3.4.2 Hemolymfa

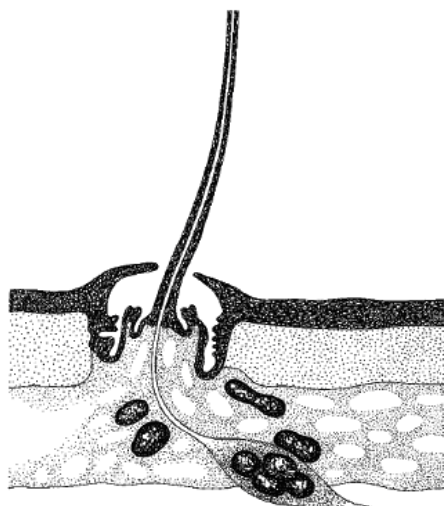
Hemolymfa je složením vodný roztok s obsahem solí a iontů. Jedná se především o ionty sodné, vápenaté, hořečnaté, draselné a měďnaté, mezi anionty patří chloridy, následně tetraoxofosforečnany a sírany. Hemolymfa má několik funkcí:

- Transportní medium-Hemolymfa rozvádí dýchací plyny, převážně kyslík, do těla pavouka a živiny do tkání.
- Zásobárna živin a vody-Hemolymfa je schopna zadržovat některé látky na dobu jejich pozdějšího využití. Jedná se např. o látky napomáhající svlékání exoskeletu, zásobárna vody...
- Imunita -Hemolymfa obsahuje buňky schopné fagocytosy antigenních látek organismu a buňky schopné enkapsulace (Silvia a kol., 2000), (Mandard a kol., 2002).
- Zástava krvácení-Hemolymfa je schopná zastavit určitou velikost krvácení díky obsahu hemocytů, obdoba červených krvinek savců.
- Mechanická opora těla-Hemolymfa má schopnost vyztužit tělo díky svému značnému objemu v organismu jedince (Mandard a kol., 2002).

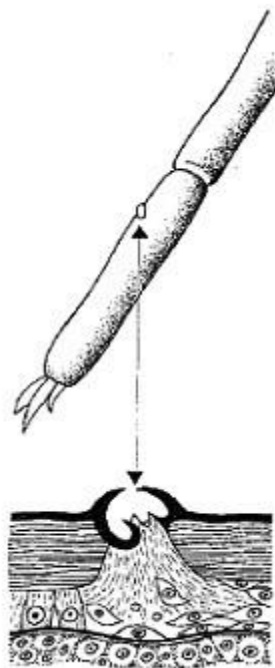
3.4 Vnímání vnějších podmínek okolního prostředí

K vnímání okolního prostředí dochází skrze orgány k tomu určené a to jsou orgány smyslové, jejichž informace jsou vyhodnocovány v centrální nervové soustavě. V základní podobě se členovců skládá z páru nervových trubic podbíhajících pod střevem a párových, která slouží jako místní řídicí centra ve všech člancích a mozku, který vznikl splynutím ganglií hlavových článků nacházejících se před a za ústy, takže tento shluk obklopuje. Kromě primitivních sklípkošů mají pavouci nervovou soustavu více centralizovanou: všechna ganglia za jícnem splynula do sebe, takže v hlavohrudi se nachází velké množství nervových tkání a v zadečku nejsou žádná ganglia. Centrální nervová soustava pavouků se tedy skládá ze dvou velkých uzlin tzv. nadjícnové a podjícnové, jež se nacházejí v hlavohrudi. Ontogenetický původ obou typů uzlin je ze splynutí párových ganglií přítomných ve všech tělních člancích (Lang, 1974).

Nadjícnová uzlina, vede nervy k očím a chelicerám. Podjícnová, která vysílá nervy k ostatním končetinám a orgánům v zadečku, včetně snovacích žláz. V zadečku nejsou umístěny žádné nervové uzliny (ganglia). Na nervovou soustavu navazuje soustava smyslová. U pavouků je možné rozlišit tři typy smyslových orgánů: chloupky, otvory v kutikule a oči. Chloupky, které mají za funkci sbírat informace o svém okolí, jsou převážně umístěny na končetinách pavouka. Díky nim je pavouk schopný vnímat podněty hmatové, čichové, tepelné i sluchové (Buchar & Kůrka, 2001).



Obr. 3: Schématické znázornění trichobotrií (zdroj: Buchar & Kůrka, 2001)



Obr. 4: Schématické znázornění tarzálního orgánu (Buchar & Kůrka, 2001)

3.4.1 Vnímání okolí pomocí vibrací

U palovčika (*Cupiennius salei*) (Keyserling, 1877) byl charakterizován systém termo-vibračních receptorů, přičemž se dříve mělo za to, že palovčík má pouze vibrační receptory pro vnímání zvuků z okolí tj. vibrací. Předpokládalo se, že termoreceptory se skládají z lineárního systému sestávajícího ze dvou částí. První byl zesilovač (amplifier, pro získání odezvy vyvolávané frekvence) a obdoba lidských hlasivek (noise) a jeho vstupní propojení s vnímáním teplot (dle hustoty hlasivek). V experimentu byly srovnávány odpovědi termoreceptorů na teplotní stimuly – nulová změna teploty, pomalé zvyšování teploty a náhlá změna teploty. Obdobný experiment byl proveden též u hmyzu na termoreceptorech zaměřených na vnímání chladu. Získané výsledky vedly k novým poznatkům ohledně morfologie tarzálního orgánu. (Foelix, 2011).



Obr. 5: Palovčik střeadoamerický (BioLib)

3.4.1.1 Rychlé změny teploty

Teplota je zaznamenávána v jednotkách $^{\circ}\text{C}$ a byla měřena z několika výchozích teplot o předem experimentálně stanovené kroky. Měřená odpověď se uvádí v jednotkách Hz tj. ve frekvenčním kmitočtu, aby se získala závislost zvukového receptoru na termoreceptoru tj. závislost vibrací na teplotě. Získaná kmitočtová odpověď se odvíjela od různé základní teploty. Jak uvádí Barth při počáteční teplotě $18,5^{\circ}\text{C}$ a kroku změny teploty o $0,023^{\circ}\text{C}$ postačuje k odezvě velikost frekvenčního kmitočtu 1 Hz, zatímco při počáteční teplotě $34,6^{\circ}\text{C}$ a kroku růstu teploty o $0,043^{\circ}\text{C}$ se získá ten samý kmitočtový efekt tj. frekvence o 1 Hz. Z tohoto byla zjištěna citlivost $35,2\text{Hz}/^{\circ}\text{C}$ (Barth, 2013), (Barth, 2002).

3.4.1.2 Pomalé změny teploty

Při pomalých změnách teploty byly získány výsledky, kdy buňky termoreceptorů tarzálního orgánu dávaly podobnou odpověď při velmi pomalých a malých změnách teploty tj. $\pm 0,015^{\circ}\text{C}$ a krok změny teploty byl menší než $1,5^{\circ}\text{C}$, přičemž základní teplota byla v intervalu od $+35^{\circ}\text{C}$ do -45°C . Nahlížíme-li na výsledek ze strany kmitočtů jedná se o změnu frekvence o 1 Hz resp. při této změně frekvence dojde k momentálnímu zvýšení teploty o $0,5^{\circ}\text{C}$ s rychlostí $+0,01^{\circ}\text{C}/\text{s}$ (Barth, 2002).

3.4.1.3 Konstantní teplota

Při konstantní změně teploty tj. bez teplotní změny byla získána závislost $1,5^{\circ}\text{C}/\text{Hz}$.

Výstupem experimentu je krom jiného i srovnání pavouků – v zastoupení palovčíka stredoamerického, s hmyzem a jejich vnímáním teploty. U skupiny hmyzu byl podobný experiment proveden pouze u termoreceptorů citlivých k nízkým teplotám u švába *Periplaneta americana*, kobylky *Locusta moratoria*, mola *Antherea pernyi* a jeskynního brouka *Speophyles lucidulus*. Aby mohly být výsledky srovnány, byly získané hodnoty aproximovány na absolutní. Výsledkem srovnání je, že palovčík *Cupiennius* je po molu *A. pernyi* nejcitlivějším zkoumaným živočichem k rapidním změnám teploty a zároveň nejméně citlivým k změnám pomalým či nulovým ve svém prostředí (Barth, 2013).

Ehn a kol.(1996) vyslovují hypotézu, že dendritická spojení od centrální nervové soustavy k vjemovým orgánům jsou původci funkčních rozdílů mezi zkoumanými živočichy – např. opačného výsledku k palovčíkovi získal jeskynní brouk *Speophyles*, jehož dendritická zakončení jsou formována v podobě obřího větráku, zatímco palovčík má jemná a jednoduchá zakončení v podobě dendritického cylindru o průměru cca 0,3 μm . Dále z experimentu plyne, že délka nervových vláken může být brána jako relativní měřítko pro odhad citlivosti (Ehn a kol., 1996).

Ke stejným výsledkům dochází i Barth a Schmid (Barth a Schmid., 2001) tj. s rychlou změnou teploty exponovaných dendritů termoreceptorů palovčíka, by mělo být nové teploty dosaženo rychleji než u dendritů pokrytých kutikulou a uložených hlouběji v těle pavouka. Toto poukazuje na to, že citlivost termoreceptorů roste s jemnějším krokem změny teploty resp. objemem přeneseného tepla.

3.5 Pavouci a způsob termoregulace

V průběhu života se organismy setkávají s různými podmínkami pro život. Pokud chce organismus přežít, musí se jim nějak přizpůsobit. Existují dva faktory, které rozhodnou, jak se organismus s vnějšími změnami vyrovná. Prvním je intenzita a délka působení vnějšího vlivu (např. délka a míra chladu). Druhým faktorem je schopnost organismu se těmto podmínkám přizpůsobit trvale a to jak po stránce ontogenetické, tak fylogenetické tj. v životě jedince.

Téma termoregulace pavouků je dodnes velice diskutabilní, jelikož poznatky z této oblasti byly získány především odpozorovaným chováním pavouků, kteří jsou ektotermní živočichové, na rozdíl od např. plazů a hmyzu, kteří byli v minulosti zkoumáni podrobněji (Nentwing, 1987).

Mezi pavouky není zaznamenána endotermie. Nejspíše se jedná o důsledek pomalého metabolismu a nedostatku svalů, které by byly schopné vyvinout takové množství energie,

které by pokrylo nároky organismu jako u endotermních organismů. Termoregulace pavouků fyzikálně probíhá na základě šíření energie resp. tepla ve třech podobách:

- **Kondukcce** - Kondukcce je přenos tepla mezi dvěma objekty s rozdílnými teplotami, které jsou v přímém kontaktu. Teplo se pohybuje po teplotním gradientu z teplejšího do chladnějšího objektu a to přenosem z molekuly na molekulu. S výjimkou absolutní nuly se ve všech teplotách molekuly neustále pohybují, přičemž teplejší molekuly kmitají rychleji než chladnější. Když se molekuly o různých teplotách dotknou, rychleji se pohybující teplejší molekula zahřeje tu chladnější a ta se v zápětí začne pohybovat rychleji. Při tomto procesu původně teplejší molekula ztratí část své termální energie, zpomalí se a zchladí se. Mají-li tyto molekuly dostatek času dojde k vyrovnání jejich teplot. Rychlost teplotního přenosu při kondukcce závisí na rozdílu teplot dotýkajících se objektů a na teplotní vodivosti látek z nichž jsou složeny (Sherwood a kol., 2005). Teplo může být získáno nebo ztraceno kondukcí, pokud je pokožka živočicha v kontaktu s dobrým vodičem tepla. Například pokud živočich stojí na sněhu dojde k ochlazení jeho chodidel, a to proto, že se teplo pohybuje z jeho nohou do sněhu. Naopak, pokud živočich sedí na skále zahřáté sluncem, dochází k jeho zahřátí, poněvadž teplo proudí z teplejší skály do jeho těla (Velter a kol., 2014).
- **Konvekce** - Termínem konvekce je míněn přenos tepelné energie proudem vzduchu či vody (médiiem). Jakmile tělo živočicha ztrácí teplo prouděním do okolního chladnějšího média, dochází k zahřívání tohoto média, podmínkou však je, že toto médium musí být v přímém kontaktu s pokožkou živočicha. Například teplejší vzduch zahřátý pokožkou živočicha je lehčí (má menší hustotu) než chladnější a proto stoupá vzhůru, zatímco chladnější vzduch se pohybuje na jeho místo blíž k pokožce. Jakmile se i tento chladnější vzduch od pokožky zahřeje začne opět stoupat a na jeho místo se znovu dostane chladný vzduch. Tento proces se neustále opakuje. Tyto pohyby ve vnějším médiu známé jako konvekční proudy mohou odnášet teplo dál od těla (Sherwood a kol., 2005).
- **Radiace**- Radiační (vyzařovaná) energie existuje v podobě elektromagnetických vln (a fotonů), které se pohybují v prostoru. Teplo je emitováno ze všech objektů (pokud není jejich teplota na absolutní nule) ve formě infračerveného záření (jeho vlnové délky jsou delší než u červeného světla). Když radiační energie (speciálně infračervené, ale také viditelné světlo) zasáhne nějaký objekt a je jím absorbována,

dochází uvnitř tohoto objektu k přeměně energie vlnění na teplo (což se projeví zvýšením vibrační energie uvnitř molekul). Objekty mohou jak emitovat tak absorbovat radiační energii. Zda tělo získává nebo ztrácí teplo pomocí radiace, závisí na rozdílu teplot mezi pokožkou a předměty, které se nacházejí v okolí tohoto těla a na množství slunečního světla dopadajícího na pokožku. Protože přenos tepla radiací se vždy děje z teplejších objektů na ty chladnější může tělo získávat teplo radiací pouze z objektů teplejších než je pokožka těla například ze slunečního záření, skal a půdy vystavené slunečnímu záření. Naopak živočichové uvolňují teplo radiací do objektů chladnějších než je jejich pokožka jako jsou: stromy či půdy ve stínu (Velter a kol., 2014).

Behaviorální adaptace je na strategie různorodá. Mezi nejčastěji se vyskytující patří vyhřívání se na slunci, vyhledávání stínu, tvorba teplotního gradientu, změny v postoji (postulární změny), tigmotermie tj. přenos tepla sdílením těla exotermního živočicha s teplejším povrchem, vyhýbání se mezním vrstvám mezi vyšší a nižší teplotou. Mezi fyziologické adaptační chování spadá změna průtoku krve, či změna barvy, složení integumentu tj. kutikulární vrstvy, změna velikosti a tvaru těla, zpomalení životních pochodů tj. diapausa (Nentwig, 1987).

Pavouky z hlediska strategie přežití v různých teplotních podmínkách můžeme rozdělit dle Shaefera (1977) do pěti skupin. Dělení je založeno na životním cyklu pavouků během roku:

- **Eurychronní pavouci:** dlouhé období dospívání, jsou schopni přezimovat chladná období ve všech vývojových stádiích. Pavouci tohoto druhu se nerozmnožují v určitém ročním období a přezimovávají v různých stádiích. Čas vývoje může být krátký nebo dlouhý. Eurychronní druhy pavouků se vyskytují v široké škále rodů pavouků, jakými jsou například Linyphiidae (včetně Erigoninae) a Clubionidae. Eurychronní druhy pavouků upřednostňují pobřežní, přímořské a obecně vlhčí klima (Nentwig, 1987).

- Pavučenka rolní (*Oedothorax apicatus*) (Blackwall, 1850)



Obr.6 Pavučenka rolní – *Oedothorax apicatus* (www.pavouci-cz.eu)

- Čelistnatka mokřadní (*Pachygnatha degeeri*) (Sundevall, 1830)



Obr. 7 Čelistnatka mokřadní – *Pachygnatha degeeri* (www.insect-foto.com)

- **Stenochronní pavouci:** rozmnožují se v jarním, příp. i letním období a přezimují pouze mláďata. Stenochronní druhy mohou být rozděleny na tři podtypy dle období páření:

- **páření v jarních a letních měsících** - Tyto druhy pavouků hibernují jako nedospělí a to v různých stádiích vývoje. Téměř všechny rody pavouků zahrnují stenochronní druhy, kteří mají reprodukční období během jara a léta. Typické rody jsou Lycosidae, Thomisidae nebo Salticidae. Podle všeho tento životní cyklus využívá mnoho dvousezónních pavouků (Nentwig, 1987).

- slíd'ák rolní (*Pardosa agrestis*) (Westring, 1861)



Obr. 8 Slíd'ák rolní – (*Pardosa agrestis*) (www.biolib.cz)

- **páření v podzimním období**-Tyto druhy pavouků hibernují ve stádiu vajíček (například někteří Linyphiidae a Araneidae). Některé druhy těchto

stenochronních pavouků (například *Argiope bruennichi*) spředou během pozdního podzimu kokon a zůstávají v něm až do jara (Nentwig, 1987).

- Pavučenka létavá (*Erigone atra*) (Blackwall, 1833)



Obr. 9 Pavučenka létavá – *Erigone atra* ([www. biolib.cz](http://www.biolib.cz))

- **pavouci pářící se v zimě**-Tyto druhy pavouků se rozmnožují v zimě a zůstávají během tohoto období aktivní. Těmito druhy jsou převážně Linyphiid (Nentwig, 1987).

- plachetnatka štětinatá (*Centromerita bicolor*) (Blackwall, 1833)



Obr.10 Plachetnatka štětinatá – *Centromerita bicolor* ([www. arachnology.cz](http://www.arachnology.cz))

- **Diplochronní pavouci:** jedná se o kombinovaný cyklus života. Tyto druhy pavouků se stávají dospělými převážně na jaře a na podzim a převážně v tomto stádiu také přezimovávají. Na podzim se část populace může spojit a začít s pářením, avšak pravá

a hlavní reprodukční sezóna připadá na jaro, kdy tyto druhy pavouků kladou vajíčka (Nentwig, 1987).

- Slíďák lesostepní (*Arctosa lutetiana*) (Simon, 1876)



Obr. 11 Slíďák lesostepní - *Arctosa lutetiana* (www.pavouci-cz.eu)

3.5.1 Fyziologická adaptace

Mezi teplotní extrémny spadají teploty extrémně vysoké tj. přes 30°C s vyšším obsahem vodní páry v atmosféře, či naopak s minimální vlhkostí vzduchu, a teploty extrémně nízké tj. teploty blízké se 0°C a níže. Základní adaptací těla na vysokou teplotu s minimálním obsahem vlhkosti v atmosféře je omezení vodních ztrát z organismu a zároveň jeho řízené ochlazování – dýchání, zahuštění výkalů. Masožraví jedinci mohou potřebnou vodu získávat ze své kořisti. Opakem jsou oblasti s vlhkým teplem, kde atmosférická vlhkost může dosahovat hodnot 80-90%. Zde je možná adaptace se zvýšeným průtokem krve končetinami v nočních hodinách, a tím může docházet k vyšším ztrátám tepla., koupele atd.

(Hagvar, 2010)

Pavouci jsou i častými zástupci v chladných oblastech. Oblasti se sněhovou pokrývkou okolo 20 cm můžeme označit za relativně stabilní habitaty co do teploty a vlhkosti. Je možné je rozdělit na tři vrstvy: subnivální (pod sněhem), intranivální (ve vrstvě sněhu) a supranivální (povrch sněhu). Aktivita pavouků v subniválním stupni je zaznamenána až do teploty -8°C, v supraniválním stupni se pavouci vyskytují nejčastěji při teplotě 0°C, ale jsou zaznamenáni až do teploty -7°C (Soszynka, 2004).

Aitchison (1984) uvádí, že nejčastěji se jedná o čeledě *Linyphiidae*, *Erigonidae*, *Thomisidae*, *Gnaphosidae* a *Lycosidae*. Adaptací zástupců uvedených čeledí bývá primárně zrychlený metabolismus (uvádí se, že až na čtyřnásobnou hodnotu klidového metabolismu v optimálním prostředí).

Aitchison (1984) dále ukazuje, že zdrojem energie k pohybu vedle příjmu potravy jsou i uložené lipidové zásoby. Potravou v těchto podmínkách jsou převážně chvostokoci, roztoči, ale i dvoukřídlý hmyz, který má vhodnou velikost. Dle Aitchisona (1984) je optimální teplotou k příjmu potravy teplota +2°C, výjimečně pavouci konzumují potravu až do chladu -5°C. Vedle zrychleného metabolismu je jako strategie přežití možné i jeho zpomalení – chill coma jako behaviorální strategie je popsáno v následující kapitole. Fyziologické změny, které vedou k adaptaci na chladnější teploty je změna koncentrace látek tzv. nukleátorů, kryoprotektantů a mrazuvzdorných proteinů. S tímto souvisí i snížení obsahu vody, většinou snížením objemu hemolymfy, což Denlinger a Lee (2010) považují za jednu ze samostatných strategií přežití.

Pavouci jsou schopni vývoje chladové odolnosti, avšak nikoli tolerovat zmrznutí, stejně jako např. chvostokok (Danks a kol., 1994), (Vernon a kol., 2002).

- **Nukleátory** mohou být proteiny, krystaloidní sloučeniny či mikroorganismy. Díky nim je možné přežití organismů i při okolních teplotách až -6 až -10°C. Principem je provést vedené zmrznutí organismu, jedná se o další stupeň diapauza. Nukleační proteiny jsou schopné stimulovat proces nukleace tj. kontrolovat vznik krystalů těsně pod bodem mrazu. Výsledkem je zmrznutí pouze mimobuněčných prostorů, což dává časový náskok organismu vytvořit si např. kryoprotektivní látky na svou další ochranu. Delinger a Lee jmenují např. kyselinu močovou, uhličitán vápenatý atd. Mezi mikroorganismy vyvolávající proces nukleace patří plíseň rodu *Fusarium* spp. (Vernon a kol., 2002).
- **Kryoprotektanty** jsou chemicky malé molekuly rozpustné ve vodě, které nejsou pro organismus toxické (pokud ano, jsou v organismu vázány s dalšími látkami, které toxicitě zabraňují). Mezi kryoprotektanty mohou být zahrnuty uhlovodíky (glycerol, sorbitol, glukosa, inositol), animokyseliny (taurin, glycin, prolin a alanin), metylaminy a močovina. Strategie přežití pomocí kryoprotektantů bývá nejčastěji uplatňována u bakterií, bezobratlých, plazů a obojživelníků (Costanto, 2012), (Danks a kol., 1994). U pavouků a hmyzu se nejvíce vyskytuje jako kryoprotektant glycerol a to v koncentraci 1-5 mol/l (Danks a kol., 1994).
- **Mrazuvzdorné proteiny** jsou chemickým základem kryoprotektanty o vysoké molekulární hmotnosti. Díky jejich přítomnosti v hemolymfě se bod tuhnutí posunuje o několik stupňů Celsia níže než v jejich nepřítomnosti. Většinou se bod tuhnutí

snižuje o 5-6 °C. Tato strategie je často zastoupena u polárních ryb a bezobratlých, kteří žijí v chladných podmínkách trvale (Danks, 2005), (Ewart a kol., 1999).

Danks (2005) shrnuje schopnost adaptace organismů na chladné okolní podmínky a změny teploty následovně:

- Odpověď na chlad
 - Chladová odolnost
 - Změna biotopu jedincem-migrace
 - Adaptace na zmrznutí a proces nukleace
 - Odvodnění
 - Použití kryoprotektantů
 - Změna biotopu jedincem
 - Přizpůsobení se životním cyklem
 - Prodloužení životního cyklu
 - Změny na molekulární úrovni

3.5.2 Behaviorální adaptace

Behaviorální adaptace je založena na vzorcích chování pavouků tj. vědomých procesech a akcích organismu volených tak, aby jedinec přežil. Jedná se o vyhřívání se na slunci, vyhledávání stínu, tvorba teplotního gradientu, změny v postoji (postulární změny), tigmotermie tj. absorbování tepla z okolí. Vyjmenované strategie jsou obecnými vzorci chování, které se s různými specifickými změnami vyskytují u všech pavouků. Příkladem je pavouk *Coelotes atropos* (Walckenaer, 1830), který žije pod kameny, kde si staví ze svého vlákna tunely s jedním vchodem. K páření pavouků probíhá od jarních měsíců až do brzkého léta, následně samička do června uloží kokony v tomto tunelu a hlídá je. Tunel sám je pavoukům tepelnou ochranou, a aktivita pavouka je zachována až do teploty 2°C při dostatku potravy (Aitchison, 1981).

Aitchison (1984) také uvádí, že pavouci aktivní v nižších teplotách jsou schopni krmení se při 2 až -2°C, při nižších teplotách již pouze zřídka. Pavouci neaktivní v těchto teplotách se nekrmí vůbec nebo velice málo. Jedná se o behaviorální adaptaci, jak ušetřit energii potřebnou jednak k lovu, jednak k aktivitě metabolismu. Vydaná energie by byla větší než energie přijatá z kořisti. Obdobné chování vykazuje plachetnatka (Walckenaer, 1841) z čeledi Linyphiidae. Populace tohoto druhu byla skoumána na třech lokalitách v severní Americe v

době zimního období. Přežití pavouků bylo signifikantně rozdílné: 31 % v New Yorku, 69 % v Marylandu a 75 % v Michiganu, přičemž mezi přeživšími jedinci byli primárně jedinci starší. Bylo statisticky potvrzeno, že váha pavouka v předzimním období nemá na schopnost přežít významný vliv. Tato skutečnost je významná pro populaci ve volné přírodě, jelikož může významně měnit složení jarní populace pavouka. Ukazuje se, že zde rozhodujícím faktorem byly zkušenosti potřebné k přežití (zpomalen metabolismu při nedostatku potravy, vhodně zvolený zimní úkryt atd.) (Martyniuk a kol., 1985).

V literatuře je pro poikilothermní organismy popsána i strategie nazývaná se tzv. chill coma. Jedná se o stavy, kdy okolní teplota klesá pod 5-10°C, což je teplota, kdy enzymy potřebné pro aktivní metabolismus ztrácí svou schopnost práce (Nedvědová, 2008).

Na toto navazuje i zastavení činnosti iontových pump – kanály sodné, vápenaté, či draselné, jež jsou důležité pro udržení membránového potenciálu buněk, (Miyashita, 1969).

První zmínky o schopnosti upadnout do klidového stavu impuls nervům a svalům, ovlivňují míru respirace atd. jsou již uváděny v práci Holmquist (1931). Studium chill coma a s ním spojené diapauzy tj. zpomalení metabolických dějů bylo studováno převážně u hmyzu, nicméně byl tento stav popsán i pro pavouky. Některé organismy např. *Pyrrhocoris uteris* se naučili ve stavu chill coma aklimatizovat se a jsou schopné udržet si i ve stavu chill coma sodný kanál aktivní tj. udržet vyšší koncentraci sodných iontů v hemolymfě a nižší uvnitř buňky. Chill coma může být přežívající strategií organismů, avšak je nutné brát v potaz i dobu, po kterou se z tohoto stavu dostávají, tj. jsou zranitelní. Organismy, které se setkávají s chladnějším okolím poprvé, mají dobu probouzení se delší, než organismy již uvyklé tj. ty, které jsou již chladově odolné. Schopnost chladové odolnosti resp. tvorba chladových proteinů je závislá i na míře polutantů v prostředí. Pedersen a kol. (2006) uvádí, že přítomnost prvků těžkých kovů v životním prostředí inhibuje produkci zmíněných proteinů u bezobratlých. Zajímavou behaviorální strategií termoregulace pavouků v teplejším podnebí je chování křížáka *Micrathena gracilis* (Walckenaer, 1805) z čeledi Araneidaepocházejícího z Rocky Mountains. Tento křížák žije v prostředí s nižší intenzitou světla, je však schopen využít různých světelných režimů během dne pro svůj prospěch. Síť *M. gracilis* je malá, s průměrem 8-19 cm v trojúhelníkovitém, či obdélníkovitém zarámování. Obvykle je síť s číhajícím pavoukem orientována severo-jihně. Avšak pokud se bude pavouk nacházet v biotopu s vyšší intenzitou světla, jak ukázal Bierre a kol. (1981), tak bude síť postavena východo-západně. Důvodem je snaha o maximální efektivitu času stráveného pavoukem na síti. S rostoucí teplotou začíná pavouk na síti akumulovat teplo, čímž se prodlužuje čas, který pavouk tráví na síti, čili se prodlužuje čas, kdy loví potravu.

3.5.3 Pavouci žijící v extrémních teplotních podmínkách

Uvedené strategie dodržují pavouci žijící na nejrůznějších místech světa – od severu Severní Ameriky, po jižní cíp Jižní Ameriky, v Asii, ale i Africe.

Aitchison (1984) uvádí, že jenom v jižní Kanadě žije na 54 rodů pavouků, kteří jsou v zimním období aktivní. Jejich zastoupení dle jejich životního cyklu není rovnoměrné – 42,6 % jsou stenochronní pavouci, 38,9 % eurychronní a 14,8 % jsou pavouci, kde přezimuje jak rodičovská tak mladá generace. Z hlediska diverzity zastoupených čeledí se v Kanadě vyskytují pavouci, kteří jsou schopni přezimování tj. adaptace k nízkým teplotám, převážně *Sisicus* sp. a *Ceraticelus laetus* (34,6 %), *Agroeca ornata* (13,8 %), *Lycosidae* (13,5 %), *Centromerus sylvaticus* (11,1 %) atd. (Paoletti, 1999).

Brown a kol. (2000) potvrdili jednak výskyt těchto pavouků přes zimní období tj. potvrdili výsledky experimentu Boyda, jednak jej rozšířili a to o poznatky, že uvedené čeledi se na konkrétních druzích stromů mohou vyskytovat celoročně. Jmenovaní pavouci též využívají systém regulace popsany výše pomocí orientace své lovné sítě pro maximalizaci času na síti stráveného (Brown a kol., 2000).

Většina druhů pavouků, kteří se hojně vyskytují v agroekosystémech, jsou euryphagní predátoři. Euryphagní pavouci mohou mít silný vliv na biokontrolu mer, pokud není dostupná alternativní kořist nebo je pouze omezena. Toto se stává převážně během zimy, protože mnoho druhů hmyzu vstupuje do diapauzy a schovávají se, pokud teplota klesne pod minimální teplotní práh nebo do jeho blízkosti. Avšak několik druhů pavouků zůstává aktivních i během tuhé zimy. Druhy rodů *Anypaena* a *Philodromus* byly pozorovány při lovu kořisti i při teplotách blízkých nule nebo dokonce pod ní. Druhy pavouků těchto rodů se běžně vyskytují v komerčních ovocných sadech ve střední Evropě a přezimují na stromech. Tyto druhy jsou uznány jako euryphagní predátoři (Petráková a kol., 2016)

Pavouci jsou významnou součástí všeobecného rodu predátorů v různých ekosystémech a jedním z nejvýznamnějších přirozených nepřátel bezobratlých škůdců v komerčních ovocných sadech. Bylo zjištěno, že, některé druhy pavouků aktivních v zimě loví významné škůdce, kteří napadají ovoce – například housenky a mery. V zimě aktivní druhy pavouků mohou rovněž mít během raného jara vysoký potenciál bio-kontroly, kdy někteří škůdci, jako například mery, jsou již aktivní, zatímco jejich predátoři ne (Korenko, Pekár, 2010).

3.5.4 Pavouci v Evropě žijící v extrémních teplotních podmínkách

Stejně jako ve světě žijí pavouci v různých lokalitách o různých podmínkách, i v Evropě se najdou lokality s extrémními podmínkami pro daný organismus, který jej přesto obývá.

Celkové shrnutí evropských biotopů obývaných pavouky provedl Růžička(2011), když se zabýval nekonzistentním rozdělením biotopů a jejich živočichů. Ten se zaměřil na oblast Alp a tajgy tj. chladných oblastí. Ze studie plyne, že oblast tzv. borálních lesů tj. tajgy je obývána 27 druhů pavouků, jejichž výskyt je diverzifikován dle konkrétní nadmořské výšky, ve které jedinci žijí. Přimo v horských oblastech charakteristických alpským podnebím žijí převážně *Maro lehtineni*, *Gnaphosa lapponum*, *Mecynargus morulus* a *Xysticus obsticus vaginatus* (Růžička, 2011).

3.5.5 Srovnání strategií termoregulace fyziologické a behaviorální

V kapitolách výše bylo pojednáno o způsobech termoregulace pavouků a to jak po stránce fyziologické, tak behaviorální. Některé z uvedených strategií se mezi autory vzájemně prolínají.

Podle Dankse (2005) lze mezi fyziologické adaptace zahrnout:

- Odpověď na změnu teploty
 - Chladová odolnost
 - Změna průtoku krve
 - Změna barvy těla jedince, změna ve složení integumentu
 - Změna biotopu jedincem
 - Adaptace na zmrznutí a proces nukleace
 - Odvodnění
 - Použití kryoprotektantů
 - Změna biotopu jedincem-migrace
 - Přizpůsobení se životním cyklem
 - Prodloužení životního cyklu
 - Změny na molekulární úrovni

Behaviorální adaptace tj. adaptace založená na změně chování může být následujících typů:

- **Chování v okolním prostředí (vyhřívání se na slunci, vyhledávání stínu)-** vyhledávání míst a pozic, ve kterých je tepelná výměna optimální, jedná se v podstatě o nejjednodušší způsob termoregulace, kdy jedinec vyhledává místa, na kterých se

může nehybně vyhřívat na přímých slunečních paprscích v případě chladného období, nebo naopak vyhledat stín v případě vysokých teplot. Při vyhřívání na slunci, hraje svou roli i zbarvení daného jedince, jelikož bylo zjištěno, že tmavě zbarvené formy se zahřívají rychleji (Kipervaser, 2003)

- **Tigmotermie**- absorbování tepla z okolí. S tím souvisí přenos tepla pomocí kondukce, případně konvekce a radiace (Sherwood a kol., 2005).
- **Změna délky životního cyklu**- s tímto souvisí rozdělení pavouků podle jejich životního cyklu, jak je již popsáno výše (Shaefer, 1977)
- **Chill coma** – navratitelný stav, do kterého organismus upadne, pokud teplota okolí klesne pod hranici, kdy je organismus schopen normální funkce. Vstup do tohoto stavu je řízen potencionální neschopností zabezpečit iontové homeostázy. Pokud organismus do tohoto stavu upadne, je schopen zajistit si energii pouze pro takové funkce, které jsou nezbytně nutné pro jeho další přežití (zpomalené dýchání, téměř zastavený metabolismus atd.) Pokud vystavení organismu nízkým teplotám netrvá dlouho, chill coma je navratitelný stav a návrat z něj nastane při přesunu organismu do prostředí s vyšší teplotou okolního prostředí. Doba návratu do normálního stavu klesá při stoupající teplotě okolního prostředí, při které k návratu dochází. Bylo naznačeno, že vystavení chladnému prostředí vede k progresivní modifikaci nervového systému a že návrat do normálního stavu při teplotách kolem 0°C znamená také aktivaci normálního metabolického procesu. Je zajímavé, avšak ne překvapující, že druhy žijící v tropickém podnebí jsou více citlivé na nízké teploty a do normálního stavu se navrací delší dobu, zatímco u druhů žijících v mírném podnebí je tato doba kratší. Měření času návratu ze stádia chill coma se zdá být vhodným a novým prostředkem pro odhalení tepelné adaptace druhu a jeho pravděpodobného klimatického původu (Gibert a kol., 2001). Chill coma a návrat z něj jsou spojovány se ztrátou a obnovením iontové homeostázy (zvláště extracelulárních [K⁺], [K⁺]) a proto se předpokládá, že nástup chill coma je důsledkem depolarizace membránového potenciálu způsobeného ztrátou iontové homeostázy. Homeostáza je udržování stálosti vnitřního prostředí organismu (např. stálá teplota, pH, koncentrace iontů apod.). Je nezbytná pro normální činnost organismu (Findsen a kol., 2014). Jako příklad pavouků upadajících do stavu chill coma můžeme uvést plachetnatku kořenovou (*Bolyphantes index*)(Thorell, 1856) (Hagvar, 1973)

- **Diapauza-** zpomalení životních pochodů , jež se vyskytuje u mnoha živočišných druhů. Pro diapauzu je charakteristická snížená rychlost , která může způsobit znecitlivění. Je známo několik fází diapauzy, každá z nich se vyskytuje v jiné fázi vývoje jedince, neboť ke zpomalení životních pochodů může dojít i u dospělého organismu (Lees, 1955). V entomologii je diapausa definována jako "dočasné přerušení vývoje, které by u daném druhu mohlo nastat, i v případě, že se daný druh nachází v optimálních podmínkách. Tento fenomén lze považovat za mechanismus zimního přežití. Hlavním kritériem diapauzy hmyzu je měřitelné potlačení metabolické rychlosti a vývoje. U Listovníka rezavého (*Philodromus rufus*),(Walckenaer, 1826) a listovníka obecného (*Philodromus cespitum*), (Walckenaer,1802), kteří žijí v oblastech s krátkými chladnými léty hibernují dvakrát za rok (Dondale a Legendre, 1971).

3.6 Zimní aktivita pavouků

Zimní aktivita je známa u několika členovců, jakými jsou například Collembola, Coleoptera, Diptera, Myriapoda a pavouci. Hlavním důvodem pro zimní aktivitu pavouků je hledání lepšího místa k životu a hledání partnera a nebo potravy. Specifická uzpůsobení k tomuto kryofilnímu stádiu života zahrnují urychlení metabolismu za nízkých teplot, trávící enzymy schopné činnosti za nízkých teplot a získávání termohysterezních kryoprotektantů. Přítomnost potravy ve střevech zvyšuje riziko nebezpečí jejich poškození mrazem a to vzhledem k přítomnosti molekul ledu v potravě. Ale někteří členovci, jako například pavouci, jsou schopni takovému poškození předejít a to odfiltrováním hrubých částí během příjmu potravy. Kombinace těchto uzpůsobení dovoluje členovcům zůstat aktivními i při extrémně nízkých teplotách. Údaje o příjmu potravy predátory pozemních členovců při teplotách blízcím se nule jsou vzácná. Pouze několik druhů pavouků bylo pozorováno při lovu a konzumaci kořisti při teplotách blízkým nule nebo dokonce pod nulou. Tyto pavouci se objevují rovněž v agrobiocenóze (Korenko a kol., 2010)

Ve střední Evropě jsou zimy spíše chladnější. Na území České republiky přetrvávají průměrné teploty menší než 5°C téměř po jednu třetinu roku a teploty menší než 0°C převažují téměř po jednu čtvrtinu roku (Korenko, Pekár, 2010)

Většina studenokrevných bezobratlých přečkává toto období roku ve stádiu dormance, které se objevuje v různých vývojových stádiích a má různé podoby přizpůsobení se okolním podmínkám. Schopnost růstu, hybnosti a přijímání potravy zvířat v době dormance je omezena a jejich metabolismus je zpomalen. V kontrastu s tím několik členovců – predátorů zůstává aktivních i během zimy a mohou být užiteční při redukci přezimujících škůdců (Korenko a kol., 2010)

Mery žijící na hruškách, *Cacopsylla pyricola* a *C. Pyri*, jsou uznány jako důležitý druhotný škůdce, který může zapříčinit závažné škody na porostu hrušni a jejich plodech v případě, kdy v daném prostředí chybějí přirození nepřátelé. Zimní forma dospělce mery tráví zimu na pupenech pod kůrou stromů a pokud vystoupí teplota okolního prostředí nad 5°C, začnou napadat porost hrušni a živí se jejich mízou. Aktuálně je strategie boje s merami založena na jejich chemickém postřiku v rané sezóně. Během hlavní sezóny jsou mery konzumovány množstvím predátorů, jako jsou členovci, například plošticemi, zlatoočkami, slunéčky a pavouky (Petráková a kol., 2016)

Některé druhy se však v zimě mohou uchýlit i k rodové predaci (IGP), tedy k predaci jedinců vlastního druhu a tím tedy i ke snížení počtu přirozených nepřátel. Toto je často případ pavouků *Polyphagous*, kteří se živí jedinci stejného druhu nebo svými přirozenými nepřáteli, například brouky, zlatoočkami, plošticemi a jinými pavoukovci. (Korenko, Pekár 2010).

Jako důsledek, vzhledem k euryphagii, jejich potenciál biokontroly může být skrze rodovou predaci (IGP) narušen. Existence populace v různých fázích růstu a vývoje vyústila v IGP, kdy starší (větší) stadia jednoho druhu chytají a konzumují mladší (menší) fáze jiných. IGP může být krutá, zejména pokud je alternativní kořist zřídka k dispozici, například během přezimování. IGP byla několikrát pozorována napříč druhy pavouků v rozmanitých agrokulturních prostředích, avšak byla zřídka kvantifikována (Petráková a kol., 2016)

4 Závěr

Tato práce měla za cíl shrnout dostupné informace k tématu termoregulace pavouků formou literární rešerše. Důležitost pavouků v našem ekologickém regionu není zcela doceněna. Jednou z jejich hlavních zásluh je regulace počtu škůdců a hmyzu v našem okolí, jelikož jsou významnými predátory pro tyto organismy. Pavouci jsou velice schopní ohledně přizpůsobení se okolním podmínkám a to nejen změnám v teplotě. Jsou schopni přežít jak arktické zimy, tak v deštných pralesech. Toto tvrzení podporuje i skutečnost, že taxonomie pavouků je dodnes ne zcela jasná, jelikož v minulosti byli objeveni a popsáni někteří pavouci vícekrát, jelikož se mělo za to, že se jedná o blízké příbuzné v rámci jednoho rodu a postupem doby se pomocí genetického srovnání ukázalo, že se jedná o jeden a týž druh, avšak žijící na rozličných stanovištích.

První část práce byla věnována popisu fyziologie pavouků obecně. Následně byl věnován prostor tématu životních podmínek, v jakých pavouci žijí a samotným způsobům termoregulace. Je nutné podotknout, že literatura se termoregulací pavouků a jejich smyslovému vnímání dostatečně nevěnuje. Jedná se spíše o experimenty zaměřené na termoregulační schopnost hmyzu, byť si jsou s pavouky blízce příbuzní. Případná literatura s tématem termoregulace u pavouků je zaměřena především na vysvětlení pojmu chill coma a adaptace na chladové podmínky. Poslední část práce byla věnována přehledu pavouků žijících ve světě a v Evropě a jejich způsobům přežití v extrémních podmínkách ohledně teploty.

5 Seznam použité literatury

- **Aitchison, C. 1981.** Feeding and growth of *Coeltes atropos* (Aranae, Agelenidae) at low temperatures. *Arachnology*. 9. 327-330.
- —. **1984.** Low temperature feeding by winter-active spiders. *Journal of Arachnology*. 297-305.
- —. **1984.** Low temperature of feeding by winter-actives spider. *Journal of Arachnology*. 297-305.
- **Barth, F. 2002.** *A Spider's World - Senses and Behavior*. Berlin : Springer. ISBN 978-3-642-07557-5.
- **Barth, F. G. 2013.** *A Spider's World*. New York : Springer Science.394. ISBN 978-3-642-07557-5.
- **Biere, M. 1981.** Web Orientation in the Spider *Micrathena Gracilis* (Araneae: Araneidae). *Ecology*. 62. 336-344.
- **BioLib. 2015.** Palovčik středoamerický. [Online] 9. 3 2015. [Citace: 10. 1 2017.] <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id264066/?taxonid=400997>.
- **Brown, M., Schmitt, J. a Abraham, B. 2000.** Seasonal and Diurnal Dynamics of Spiders (Araneae) in West Virginia. *Community and Ecosystem Ecology*. 32. 830-839.
- **Buchar, J. a Kůrka, A. 1998.** *Naši pavouci*. Praha : Academia. 154
- **Buchar J. & Kůrka A. 2001.** *Naši pavouci*. Academia, Praha, 162
- **Costanzo, C. 2012.** Extreme Cold Hardiness in Ecotherms. *Natura Education Knowledge*. 3. 3.
- **Danks, H. 2005.** Insect adaptations to cold and changing enviroments. *Canadian Entomology*. 138, 2005,1-23.
- **Danks, H.V., Kukul, O., Ring, R.A. 1994.** Insect Cold-Hardiness: Insights from the Arctic. *Artic*. 391-404.
- **Denlinger, D. a Lee, R. 2010.** *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge : Cambridge University Press. ISBN 91139485470.
- **Ehn, R a Tichy, H. 1996.** Threshold for detecting temperature changes in a spider thermoreceptor. *Journal of Neurophysiology*. 76. 2608-2613.
- **Ewart, K., Lin, Q. a Hew, L. 1999.** Structure, function and evolution of antifreeze proteins. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*. 55. 271-283.

- **Findsen, A., Pedersen, T.H., Petersen, A.G., Nielsen, O.B., Overgaard, J.**, Why do insects enter and recover from chill coma? Low temperature and high extracellular potassium compromise muscle function in *Locusta migratoria*. *Journal of Experimental Biology*. 2014. 217
- **Foelix, Rainer. 2011.** *Biology of Spiders*. 3. Oxford : Oxford University Press. ISBN: 978-0-19-973482-5.
- **GamePark. 2009.** Pavouci. [Online] 11. 3 2009. [Citace: 6. 1 2017.] http://www.gamepark.cz/pavouci_99354.htm.
- **Gibert, P., Moreteau, B., Petavy, G., Karan, D., David, J.R.**, Chill-coma tolerance, a major climatic adaptation among *Drosophila* species. *Evolution*. 1063-1068
- **Hagvar, S. 1973.** Ecological Studies on a Winter-Active Spider *Bolyphantes* index. *Solveien I2I*. 305
- **Hagvar, S. 2010.** A review of Fennoscandian arthropods living on and in snow. *European Journal of Entomology*. 281-298.
- **Herberstein (ed.), M. E. 2011.** Spider behaviour: flexibility and versatility. Cambridge: Cambridge University Press. 404
- **Kipervaser, D. 2003.** Behavioral thermoregulation in terrestrial arthropods. Colorado State University Department of Biology. 1-10
- **Korenko, S., Pekár, S., Honek, A. 2010.** Predation activity of two winter-active spiders (Araneae: Anyphaenidae, Philodromidae). *Journal of Thermal Biology*, 35, 112-116.
- **Korenko, S., Pekár, S. 2010.** Is there intraguild predation between winter-active spiders (Araneae) on apple tree bark? *Biological Control*, 54, 206-212.
- **Lang, J. 1974.** *Zoologie pro pedagogické fakulty I. díl*. 3. Praha. 381.
- **Lees, A.D. 1955.** The physiology of diapause in arthropods. Cambridge University Press. 124
- **Mandard, N., a další. 2002.** The solution structure of gomesin, an antimicrobial cysteine-rich peptide from the spider. *The FEBS Journal*. 269.1190-1198.
- **Martyniuk, J. a Wise, D. 1985.** Stage-based overwintering survival of the dome spider (Araneae, Linyphiidae). *Journal of Arachnology*. 13. 321-329.

- **Minařík, M. 2012.** Pavouci. [Online] 2012. [Citace: 6. 1 2017.] <http://www.evarcha.cz/doku.php?id=clanky:tema:pavouci>, <http://chibikun.blog.cz/0903/stavba-pavouciho-tela>. ISSN 1803-6171.
- **Miyashita, K. 1969.** Effects of locomotory activity, temperature and hunger on the respiratory rate of *Lycosa T-insignita*. *Applied Entomology and Zoology*. 4. 105-113.
- **Nedvěďová, Tereza. 2008.** Probouzení potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) z chill coma v závislosti na expoziční teplotě a době expozice. České Budějovice
- **Paoletti, M. 1999.** *Invertebrate Biodiversity s Bioindicators of Sustainable Landscapes*. Nizozemí : Elsevier, 1999. str. 446. ISBN 0-444-50019-7.
- **Petráková, L., Michalko, R., Loverre, P., Sentenská, L., Korenko, S., Pekár, S., 2016.** Intraguild predation among spiders and their effect on the pear psylla during winter. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2016. 67-74
- **Ramires, E. N a Navaro, M. A. 2011.** *Chemical Control of Spiders and Scorpions in Urban Areas*. New York : CC BY-NC-SA. 978-953-307-457-3.
- **Růžička, V. 2011.** Central european habitats inhabited by spiders with disjunctive distributions. *Polish Journal Of Ecology*. 59. 367-380.
- **Shaefer, M. 1977.** Winter ecology of spiders (Araneida). *Entomology*. 83. 113
- **Sherwood L., Hillar K., Yancey P. H., 2005:** Animal physiology. From genes to organisms. Brooks/Cole, Thomson. 759
- **Silva, P. J., Daffre, S. a Bulet, P. 2000.** Isolation and characterization of gomesin, an 18-residue cysteine-rich defense peptide from the spider *Acanthoscurria gomesiana* hemocytes with sequence similarities to horseshoe crab antimicrobial peptides of the tachyplesin family. *Journal of Biological Chemistry*. 275. 33464-33470.
- **Soszynska, A. 2004.** The influence of environmental factors on the supranivean activity of flies. *Journal of Entomology*. 101. 481-489.
- **TeraPlanet.cz. 2016.** Pavouci. *TeraPlanet.cz*. [Online] 2016. [Citace: 6. 1 2017.] <http://www.teraplanet.cz/pavouci/>.
- **Velter, R. S., Crawford, D. a D., Buckle. 2014.** Spiders (Araneae) Found in Bananas and Other International Cargo Submitted to North American Arachnologists for Identification. *Journal of Medical Entomology*. 51.1136-1143.
- **Vernon, P. a Vannier, G. 2002.** Evolution of freezing susceptibility and freezing tolerance in terrestrial arthropods. *Copmtest Rendus Biologies*. 325.1185-1190.

- **Zimmermann, O. 2004.** Sklípkaní. [Online] 2004. [Citace: 6. 1 2017.]
<http://www.sklipkani.cz/index/anatomie>.

6 Seznam obrázků

- Obrázek. 1: Schématické znázornění zadečku pavouků
- Obrázek. 2: Proudění hemolymfy a vzduchu
- Obrázek. 3: Schématické znázornění trichobotrií
- Obrázek. 4: Schématické znázornění tarzálního orgánu
- Obrázek. 5: Palovčík střeadoamerický
- Obrázek.6: Pavučenka rolní – *Oedothorax apicatus*
- Obrázek. 7: Čelistnatka mokřadní – *Pachygnatha degeeri*
- Obrázek. 8: Slíďák rolní – *Pardosa agrestis*
- Obrázek. 9: Pavučenka létavá – *Erigone atra*
- Obrázek.10: Plachetnatka štětinatá – *Centromerita bicolor*
- Obrázek. 11: Slíďák lesostepní - *Arctosa lutetiana*