

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



Zimní aktivita pavouků (Araneae)

Bakalářská práce

Kateřina Reklová

Speciální chovy

doc. Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Zimní aktivita pavouků (Araneae)" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.4.2019

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu své bakalářské práce doc. Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D. za odborné konzultace, přínosné připomínky, poskytnutí literatury, své rodině za podporu a užitečné rady při psaní bakalářské práce.

Zimní aktivita pavouků (Araneae)

Souhrn

Tato práce se zabývá v zimě aktivními pavouky. Na začátku vysvětluje samotnou terminologii, nezbytnou pro pochopení následující problematiky. Důležitými pojmy jsou AFPs (antifreeze proteins), tedy nemrznoucí látka obsažená v hemolymfě, dále s tímto pojmem spojené kryoprotektanty a nakonec SCP hodnota (supercooling point) – výsledná tolerance vůči nízkým teplotám. S touto hodnotou se setkáváme během celé práce.

Po vysvětlení základní terminologie se dostáváme k rozdílům mezi hibernujícími a v zimě aktivními pavouky, načež je tato kapitola dále rozebrána dopodrobna z pohledu prostředí pro přezimování, teplotních podmínek, přijímání potravy počas zimy a následnou predací mezi druhy – intraguild predace.

Během práce nacházíme řadu problémů týkajících se právě schopnosti „Supercooling point“. Ta sice určuje teplotní hranice pro život pavouků jednotlivých druhů, ale zároveň nemůže být definitivně stanovena, vzhledem k rozdílným podmínkám u jednotlivých druhů v různých oblastech, ale také výslednému zjištění, kdy přestože byli pavouci stejného druhu ve stejných podmínkách, jejich SCP hodnoty se někdy velice lišily.

Přesto jsem zjistila, že i když pavouci (Aranea) patří mezi exotermní druhy, a tudíž jejich teplota těla je přímo závislá na teplotě prostředí, mají mnoho schopností adaptace – hibernace, vyvinutí rezistence vůči chladným podmínkám v daném prostředí a nakonec samotná adaptace metabolismu, díky které se poté mohou pavouci pohybovat či lovit potravu.

Klíčová slova: pavouci, zimní aktivita, nízká teplota, kryoprotektanty, adaptace, chování

Winter activity of spiders (Araneae)

Summary

This thesis is concerning the winter activity of spiders. It begins by explaining the terminology necessary for the understanding of the main topics. The key concepts are AFPs, the antifreeze proteins in hemolymph; cryoprotectants, associated with AFPs; and finally the SCP point (supercooling point), the tolerance to low temperatures. The SCP point we encounter throughout the entire thesis.

After explaining the terminology, we discuss the differences between the hibernating and the winter-active spiders. This part addresses the environment for hibernation, temperature conditions, nutrition in the winter and the intraguild predation, which is the predation among guilds.

The main problem is connected with an ability called "the supercooling point". This ability determines the temperature limits for spiders' lives, but cannot be pinpointed for individual species due to the differences among the locations and conditions under which the species live. The SCP value can differ even among individual specimen of one guild living under identical conditions.

Spiders (Araneae) belong to exothermic species, hence their temperature is directly dependent on the temperature of the environment. They have multiple adaptation possibilities, among them are hibernation; development of resistance against cold conditions in the environment; and adaptation of metabolism, facilitating the ability to move and hunt.

Keywords: spiders, winter activity, low temperature, cryoprotectants, adaptation, behaviour

Obsah

1 Úvod.....	10
2 Cíl práce	12
3 Terminologie.....	13
3.1 Extrémně nízké teploty	13
3.2 Supercooling point – SCP	14
3.3 Kryoprotektanty.....	18
4 Zimování pavouků – Overwintering	19
4.1 Hibernace u pavouků	21
4.2 Zimní aktivita u pavouků	23
4.2.1 Prostředí pro přezimování.....	27
4.2.1.1 Zimování pavouků na kůrách stromů	28
4.2.1.2 Zimování pavouků v půdě	29
4.2.2 Teplotní podmínky v místech zimovišť	30
4.2.3 Přijímání potravy v nízkých teplotách	31
4.2.4 Predace mezi pavouky aktivními v zimě – Intraguild predace (IGP).....	32
5 Závěr.....	34
6 Literatura.....	35
7 Samostatné přílohy	I

1 Úvod

Řád pavouků (Araneae) patří mezi exotermní druhy, teplota jejich těla je tedy přímo závislá na prostředí, ve kterém se nacházejí. A i když patří k exotermním živočichům, není pravda, že jejich tělesná teplota je jen pasivně závislá na teplotě prostředí. Nemohou sice teplotu těla zvýšit pomocí metabolismu jako endotermní živočichové (Pulz 1986), ale mohou svou tělesnou teplotu udržovat na vyšší či nižší úrovni než okolní prostředí. Čemuž ve výsledku říkáme behaviorální termoregulace (Foelix 1996).

Behaviorální termoregulace je pozorovaná u více druhů síťových pavouků. Například tropické druhy křížáků rodu *Nephila* a *Cytophora*, které jsou velmi často přímo vystavováni extrémnímu slunečnímu záření.

V letním období pavouci, číhající na svou kořist ve středu své sítě, nastaví úhel svého těla vůči záření tak, aby co nejvíce zmenšili tepelný příjem (Krakauer 1972; Robinson & Robinson 1974; Biere & Uetz 1981; Hodge 1987). V případě, že i přes již zmíněné opatření, teplota těla u pavouka stoupne nad 40 °C, vyhledá stín pro své ochlazení (Blanke 1972). Vyšší teplota totiž znamená vyšší výdej vody a tím zároveň i ztrátu. Na teplotu těla síťového pavouka má však také velký vliv i další faktor – vítr (Foelix 1996).

Tvrzení, že pavouci nedokážou produkovat teplo svým metabolismem, potvrzuje i pokus měření teploty u těla sklípkana *Brachypelma hamorii* Tesmoingt Cleton & Verdez 1997 (Anderson & Prestwich 1985), kdy byl tento druh přinucen k rychlému pohybu po dobu 10 minut. Ve výsledku však nebyl žádný vzrůst teploty zjištěn, právě naopak. Teplota jeho těla klesla pod teplotu okolního prostředí, což je zapříčiněné ztrátou tepla evaporací. Klesne-li teplota pod kritický bod, síťoví pavouci přestanou tkát síť (Foelix 1996).

Behaviorální termoregulaci také dále studoval Humphreys (1974, 1976, 1987), který ve svých pracích popisuje druh slíďáka *Tasmanicosa godeffroyi* (L. Koch 1865), žijícího v noře. Tento druh dokáže aktivně přizpůsobovat svou teplotu těla tím, že vyleze na povrch, kde své tělo ohřívá na slunci a dokáže tak zvýšit tělesnou teplotu až na 40 °C, a to i v případě, že teplota okolního prostředí je mezi 15-25 °C. Vyhrátý se poté vrací zpět do nory, která poskytuje v noci ochranu před nízkými teplotami venkovního prostředí. V zimě pak behaviorálně ovlivňuje teplotu svého těla tím, že je v hluboké noře s teplotou 1,8 °C, zatímco venkovní teplota je – 2,5 °C (Humphreys 1976).

Po celý rok je teplota těla pavouka průměrně o 4-5 °C vyšší než je teplota okolního prostředí. Větší rozdíl je však u kokonů rodu slíďáků *Geolycosa*, což je způsobeno pravidelným vystavováním kokonů slunečnímu záření u vchodu do nory. Někteří síťoví pavouci tak dokážou výrazně ovlivnit teplotu svého těla i v chladných podmínkách. U floridského křížáka *Nephila* z rodu *Nephilidae* byl pozorován cílený směr sítě na východozápad, přičemž je tak tělo pavouka maximálně vystavené slunečnímu záření. Právě tato strategie umožňuje zvýšit teplotu těla u pavouka až o 7 °C než je teplota v okolí (Carrel 1978).

Pavouci (Araneae) mají rozdílnou toleranci fluktuace environmentálních faktorů, a to včetně teploty. Podle této rozdílnosti je dělíme na **euryekní** (euryecious) a **stenoekní** (stenecious). **Euryekní** (euryecious) druhy jsou velice tolerantní vůči širokému spektru podmínek prostředí, jsou velice adaptivní a snášejí kolísání životně důležitých vnějších faktorů prostředí.

Stenoekní (stenecious) oproti tomu mají nižší adaptabilitu, snášejí jen malé rozpětí faktorů prostředí, jsou málo tolerantní ke změnám teplot (stenotermní) a vyžadují pouze určitý druh potravy (stenofágní). Právě díky teplotě, jednou z nejvýznamnějších vlastností prostředí, můžeme definovat rozšíření a početnost jednotlivých druhů v oblastech a typech habitatů dle kategorií.

- **T (termofilní)** – jejichž výskyt je na nejteplejších stanovištích (skalní lesostepi, doubravy a subxerofilní doubravy)
- **P (psychrofilní)** – u nichž je výskyt jen mimo nejteplejší stanoviště (termofilní) a preferují chladnější vysokohorské oblasti či jeskyně s vlhkým prostředím
- **M (mezotermní)** – typ preferující prostředí s mírnou teplotou a střední vlhkostí
- **N (nespecifické)** – tento typ je ekologicky neutrální a bez teplotní preference

Buchar & Růžička (2002) udávají teplotní nároky druhů na základě humidity (vlhkosti) a osvětlení. Je to právě teplota prostředí, která značně ovlivňuje délku života, jejich aktivitu, reprodukci, velikost těla a další vlastnosti. Touto problematikou se zabývá práce autorů Li & Jackson (1996), která shrnuje desítky prací na toto téma. Následně dospěli k závěru, že pavouci žijící v teplejším klimatu a s rychlejším ontogenetickým vývojem, vydrží vyšší teploty, stejně jako druhy pocházející z chladnějšího klimatu. Pavouci z chladných oblastí sice mají pomalejší ontogenetický vývoj, ale tolerují nižší teploty prostředí stejně jako pavouci z teplých oblastí.

2 Cíl práce

Cílem této práce byla literární rešerše o zimní aktivitě pavouků, shrnutí poznatků o hibernaci a zimní aktivitě, kterou následně podrobněji rozebrat na základě prostředí, teploty a potravy. Dále blíže specifikovat odborné výrazy umožňující adaptaci v zimě – AFPs, „supercooling point“ a kryoprotektanty, které je nutno znát k pochopení daného tématu.

3 Terminologie

3.1 Extrémně nízké teploty

Způsob, díky kterému dokáží pavouci odolávat nízkým teplotám je vysvětlený pomocí glycerolu, který obsahuje nemrznoucí látku AFPs (antifreeze proteins), vyskytující se v hemolymfě.

Duman (1979), Husby & Zachariassen (1980) identifikovali přítomnost těchto AFPs látek u pavouků čeledi běžníkovití (Thomisidae), záředníkovití (Clubionidae) a plachetnatkovití (Linyphiidae). Bližší specifikaci druhů ale nebylo možné určit, jelikož se jednalo o juvenilní stav. Samotný glycerol zajistit takovou odolnost vůči zimě nemůže, protože pouze snižuje bod zamrzání hemolymfy pavouka o 1 °C (Kirchner & Kestler 1969). Život v nízkých teplotách je spojený také s výskytem nemrznoucích proteinů (AFPs) v hemolymfě, které snižují bod zamrzání hemolymfy až o 20 °C. Je dokázáno, že obsah nemrznoucí látky (AFPs) v hemolymfě je v čase zimy zvýšený (Duman 1979; Husby & Zachariassen 1980; Zachariassen 1985). Oproti tomu kokony pavouků jsou mnohem odolnější (Schaefer 1976a). Schaefer (1976a, 1977) udává jejich odolnost až do teplot -24 °C, což dělá přežití nepříznivého zimního období ve stádiu vajíček přijatelné. Kromě ochrany proti mikrobiálnímu útoku je kokon také dobrou ochranou proti vysychání a styku s ledem (Schaefer 1976b). Ukrytí v kokonu využívá 7 % našich známých pavouků (Foelix 1996) – příkladem jsou křížák obecný *Araneus diadematus nemorosus* Simon 1929, křížák stromový *Araneus saevus* (L. Koch 1872), křížák čtyřskvrnný *Araneus quadratus minimus* Simon 1929 a křížák pruhovaný *Argiope bruennichi nigrofasciata* Franganillo 1910 (Kůrka et al. 2015).

Adaptace tomuto způsobu života zahrnuje přizpůsobení metabolismu nízkým teplotám, ale i schopnost funkce trávicích enzymů a zisk termo-proteinových kryoprotektantů (Aitchison 1987). Někteří členovci, v našem případě pavouci, jsou ale schopni se tomuto nebezpečí vyhnout díky hrubé filtraci při přijímání potravy (Kirchner 1987). Kombinace těchto adaptací umožňuje některým členovcům zůstat aktivní i po dobu zimního období, a to i přes extrémně nízké teploty (Aitchison 1984). Jen několik druhů pavouků bylo pozorováno při lovu a požívání své kořisti při nízkých teplotách, klesajících až pod bod mrazu (Gunnarsson 1985; Aitchison 1984). Tito pavouci se objevují také v agrobiocenóze, tedy na zemědělsky obdělávané půdě (Aitchison 1984).

Pro citlivé i mrazuvzdorné členovce je zamrzání těla spojené s akumulací malých molekul cukru (glukózou, trehalózou) a polyhydričních alkoholů (glycerol, sorbitol, mannitol). Tuto substanci nazýváme **kryoprotektant** (viz kapitola Kryoprotektant). Toleranci vůči nízkým teplotám říkáme u členovců (Arthropoda) **Supercooling point (SCP)** (viz kapitola Supercooling point – SCP) (Meryman 1974).

3.2 Supercooling point – SCP

Pro pavouky, kteří nejsou odolní vůči chladu a mrazu, znamená SCP teplotu, kdy tkáň těla zamrzne a klesne tak na smrtelné minimum (Lee & Baust 1985).

Přesněji **pojem SCP** definujeme jako teplotu, kdy vzniká spontánně led v organismu živočicha, a to za podmínek, že chlazení je kontrolované a odpovídá 1 °C/min (Salt 1950). Taková definice ale není v souladu s teplotními podmínkami, ve kterých se mohou pavouci vyskytovat v přirozeném prostředí. Ledové krystalky totiž mohou vzniknout i při více stupních nad experimentálně zjištěným SCP, a to setrváním při této teplotě dostatečnou dobu. Tato doba se mění od několika minut až po několik týdnů (Kirchner 1987). Dobrým příkladem je křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876), u kterého je experimentálně zjištěná SCP hodnota –23 °C, ale více než 30 % pavouků nepřežilo 2,5 dne již při teplotě –18 °C (Kirchner & Kestler 1969).

Pozorování Tanaky (1996) zahrnuje také verzi SCP hodnoty na základě zeměpisné šířky, kdy zjistil genetickou různorodost mezi zkoumanými populacemi snovačky skleníkové *Parasteatoda corrugata* Yoshida 2016 a ve výsledku tak popisuje SCP pomocí diapauzy.

SCP hodnota je velmi ovlivněna vývojovým stádiem, avšak vliv pohlaví se v tomto ohledu neprokázal (Schaefer 1977). Byla také pozorována variabilita v rámci jednoho druhu, kdy někteří jedinci druhu snovačky kaštanové *Steatoda castanea* (Olivier 1789) zamrzli při různých teplotách od –6 °C až po –15 °C (Kirchner 1973).

Zda je SCP hodnota ovlivněna výskytem potravy ve střevech není jisté. V tomto směru se vědecké názory rozcházejí. Zatímco Salt (1968) dochází k názoru, že výskyt potravy ve střevech výrazně ovlivňuje SCP hodnotu, což je však způsobeno ledovými krystalky nacházejícími se v potravě, které následně zvyšují možnost spontánního zamrzání.

Kirchner & Kestler (1969) tvrdí, že na rozdíl od mnoha druhů hmyzu a roztočů není pravděpodobné, že by obsah žaludku či střev u pavouků ovlivňoval hodnotu SCP, jelikož částice, které by mohly působit jako nukleátory při tvorbě krystalek ledu, jsou v procesu krmení odfiltrovány.

K dnešnímu dni byly určeny hodnoty SCP u přibližně 60 druhů pavouků ze 14 čeledí, jejichž hodnoty se pohybují od $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ až do $-34\text{ }^{\circ}\text{C}$ (viz Příloha – Tabulka 2) (Kirchner 1987).

Mezi **druhy s nízkou SCP hodnotou** patří například druh čeledi **čelistnatkovití** (Tetragnathidae) – meta temnostní *Meta japonica* Tanikawa 1993 s SCP hodnotou $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$, dále druh čeledi **temnomilovití** (Nesticidae) – temnomil sklepní *Nesticus cellulanus noctivagus* (Simon 1913) a druh čeledi **třesavkovití** (Pholcidae) – třesavka velká *Smeringopus pallidus* (Blackwall 1858), oba se stejnou SCP hodnotou $-4,7^{\circ}\text{C}$.

Naopak mezi **druhy s extrémní SCP hodnotou** řadíme druhy čeledi **plachetnatkovití** (Linyphiidae). Jmenovitě plachetnatku přízemní *Floronia exornata* (L. Koch 1878) s SCP hodnotou $-30,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, dále plachetnatku štetkovitou *Allomengea scopigera* (Grube 1859) a plachetnatku nákorň *Drapetisca bicruris* Tu & Li 2006, obě s SCP hodnotami $-28,3^{\circ}\text{C}$.

Asi jedna pětina druhů, uvedených v Tabulce 2 (viz Příloha – Tabulka 2), je označována jako druh s nízkou odolností proti chladu, jelikož jejich SCP se pohybuje v rozmezí od $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Kirchner 1987). Jmenovitě jsou to druhy čeledi **plachetnatkovití** (Linyphiidae) – plachetnatka lesní *Centromerus sylvaticus* (Blackwall 1841), plachetnatka štetinatá *Centromerita concinna* (Thorell 1875), plachetnatka rudohnědá *Macrargus rufus minutus* Holm 1939, *Tallusia experta* (O. Pickard-Cambridge 1871), čeledi **temnomilovití** (Nesticidae) – temnomil sklepní *Nesticus cellulanus noctivagus* (Simon 1913), čeledi **čelistnatkovití** (Tetragnathidae) – meta temnostní *Meta japonica* Tanikawa 1993, čeledi **třesavkovití** (Pholcidae) – třesavka velká *Smeringopus pallidus* (Blackwall 1858), čeledi **pokoutníkovití** (Agelenidae) – punčoškář zemní *Coelotes xinjiangensis* Hu 1992, pokoutník hajní *Histopona torpida* (C. L. Koch 1837), pacedivečka podzimní *Cicurina cicur* (Fabricius 1793) a nakonec druh z čeledi **slíd'ákovití** (Lycosidae) – slíd'ák hajní *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev 2016.

Dvě pětiny druhů mají „střední“ odolnost, jejichž SCP se pohybuje mezi $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$. Sem patří téměř veškeré, již zmíněné čeledi, se svými druhy. Největší podíl má opět čeleď

plachetnatkovití (Linyphiidae) – plachetnatka kořenová *Bolephthyphantes indexoides* (Tanasevitch 1989), plachetnatka mokřinná *Bathyphantes approximatus* (O. Pickard-Cambridge 1871), plachetnatka tmavá *Bathyphantes pallidus* (Banks 1892), plachetnatka vlhkomilná *Bathyphantes gracilis* (Blackwall 1841), plachetnatka pozemní *Formiphantes lephthyphantiformis* (Strand 1907), plachetnatka listová *Microneta viaria* (Blackwall 1841), plachetnatka skvrnitá *Stemonyphantes blauveltae* Gertsch 1951, pavučenka rudonohá *Gongylidium rufipes* (Linnaeus 1758), pavučenka dvoulaločná *Hypomma bituberculatum* (Wider 1834), pavučenka vtlačená *Oedothorax retusus* (Westring 1851), dále čeleď **snovačkovití** (Theridiidae) – *Theridion musivivum* Schmidt 1956, *Parasteatoda simulans* (Thorell 1875), snovačka kaštanová *Steatoda castanea* (Olivier 1789), snovačka půdní *Steatoda triangulosa concolor* (Caporiacco 1933), čeleď **čelistnatkovití** (Tetragnathidae) – čelistnatka obojživelná *Pachygnatha degeeri* Sundevall 1830, čelistnatka Listerova *Pachygnatha listeri* Sundevall 1830, čeleď **skávkovití** (Salticidae) – skákavka bělovlasá *Euophrys kataokai* Ikeda 1996, čeleď **slídákovití** (Lycosidae) – slídák menší *Pardosa pullata jugorum* Simon 1937, slídák písečný *Arctosa perita latithorax* Lugetti & Tongiorgi 1965, slídák bažinný *Pirata piraticus moravicus* Kratochvíl 1931, čeleď **zápředníkovití** (Clubionidae) a nakonec jediná již nezmíněná čeleď **segestrovití** (Segestriidae) – segestra podkorní *Segestria senoculata castrodunensis* Gétaz 1889.

Ostatní druhy jsou označovány za druhy s vysokou odolností, jelikož se jejich SCP pohybuje pod teplotou – 16 °C. I v této kategorii můžeme najít mnoho různých druhů, přičemž největší zastoupení má čeleď **plachetnatkovití** (Linyphiidae) – plachetnatka keřová *Linyphia triangularis juniperina* Kolosváry 1933, plachetnatka zahradní *Linyphia hortensis* Sundevall 1830, plachetnatka vlnopruhá *Nerienne angulifera* (Schenkel 1953), plachetnatka přízemní *Floronia exornata* (L. Koch 1878), plachetnatka štětkovitá *Allomengea scopigera* (Grube 1859), plachetnatka náhorní *Drapetisca bicruris* Tu & Li 2006 a *Hylyphantes graminicola* (Sundevall 1830). Druhou objemnou čeledí jsou **křížákovití** (Araneidae) – křížák zelený *Araniella opisthographa* (Kulczyński 1905), křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876), křížák vířivý *Cyclosa conica dimidiata* Simon 1929, křížák lesklý *Singa nitidula* C. L. Koch 1844. S menším počtem druhů sem můžeme zařadit i čeleď **listovníkovití** (Philodromidae) – listovník zlatolesklý *Philodromus buchari* Kubcová 2004, listovník mokřadní *Thanatus striatus* C. L. Koch 1845 a (*Philodromus spec.*), čeleď **snovačkovití** (Theridiidae) – snovačka doubravní *Paidiscura pallens* (Blackwall 1834), snovačka pečující (*Theridion impressum*), snovačka smrková *Phylloneta impressa*

(L. Koch 1881) a čeleď **čelistnatkovití** (Tetragnathidae) – čelistnatka perleťová *Tetragnatha montana timorensis* Schenkel 1944, meta podzimní *Metellina mengei* (Blackwall 1869). Dále se sem řadí i čeledi s jednotlivci jako čeleď **skákavkovití** (Salticidae) – skákavka velká *Marpissa muscosa* (Clerck 1757), čeleď **zápředníkovití** (Clubionidae) – záředník rákosní *Clubiona phragmitis* C. L. Koch 1843 a nakonec čeleď **stepníkovití** (Eresidae) – stepník rudý *Eresus hermani* Kovács, Prazsák, Eichardt, Vári & Gyurkovics 2015.

Jak můžeme vidět, hodnota SCP se může lišit jak podle čeledí, tak druhů. I v rámci stejných druhů však může být rozdíl hodnoty SCP také velký. Dobrým příkladem jsou zde jednotlivci druhu snovačky kaštanové *Steatoda castanea* (Clerck 1757), kdy může jedinec začít zamrzat při $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, ale i až při $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Kirchner 1973).

Vývoj schopnosti SCP je nejčastější u druhů s velkou odolností vůči mrazu. Zkoumáním faktorů ovlivňujících SCP se ukázalo, že pohlaví nemá žádný vliv (Kirschner 1987). Výrazně je ale hodnota SCP ovlivněna stádiem vývoje, ve kterém se daný jedinec nachází. Veškerá vajíčka pavouků, která byla zkoumána, se ukázala být vysoce odolná vůči mrazu a jejich SCP hodnota tak může být i nižší než $-24\text{ }^{\circ}\text{C}$, což je u adultních či juvenilních jedinců pavouků minimálně (Schaefer 1976a, 1977). U vajíček roztočů a hmyzu je to podobné, také vykazují velkou odolnost vůči mrazu (Sømme 1982). Například vajíčka sekáče pestrého *Mitopus morio* (Fabricius 1799) dokáží odolat teplotě až $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a to po dobu až 8 týdnů (Tischler 1967). V rámci jednoho druhu pak může, ale i nemusí, existovat významný rozdíl mezi odolností vůči mrazu u adultních, ale i juvenilních jedinců. Pro druhy snovačky pečující *Phylloneta impressa* (L. Koch 1881) a snovačky smřčkové *Phylloneta sisypchia torandae* (Strand 1917) je rozdíl obrovský (Kirchner & Kullmann 1975), ale u jiných druhů pavouků je rozdíl v hodnotách SCP malý, či dokonce téměř žádný (Schaefer 1976a).

Otázka, zda se hodnota SCP liší v průběhu roku, byla zkoumána pouze s malým počtem druhů pavouků (Kirchner & Kestler 1969; Kirchner & Kullmann 1975; Kirchner 1973; Schaefer 1976a, 1977; Duman 1979).

V současné době tedy můžeme rozlišovat dvě skupiny:

- 1) Druhy, jejichž **hodnota SCP zůstává v průběhu roku spíše konstantní** – tyto druhy mají převážně malou nebo střední odolnost vůči mrazu. Příkladem jsou druhy z čeledi **plachetnatkovití** (Linyphiidae) – plachetnatka lesní *Centromerus sylvaticus* (Blackwall 1841) a plachetnatka štetinatá *Centromerita concinna* (Thorell 1875), čeledi **temnomilovití**

(Nesticidae) – temnomil sklepní *Nesticus cellulanus noctivagus* (Simon 1913), čeledi **čelistnatkovití** (Tetragnathidae) – čelistnatka oboživelná *Pachygnatha degeeri* Sundevall 1830, čeledi **třesavkovití** (Pholcidae) – třesavka velká *Smeringopus pallidus* (Blackwall 1858), čeledi **pokoutníkovití** (Agelenidae) – pokoutník hajní *Histoipona torpida* (C. L. Koch 1837) a (*Coelotes spec.*), čeledi **slíd'ákovití** (Lycosidae) – slíd'ák hajní *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev 2016 a slíd'ák písečný *Arctosa perita latithorax* Lugetti & Tongiorgi 1965.

- 2) Druhy, jejichž **hodnota SCP se na počátku či během chladného období sníží**, k čemuž dochází dvěma různými způsoby – na začátku zimy může být jeden vývojový stupeň následován druhým s vyšším stupněm odolnosti proti chladu. Tomu říkáme „cold-hardiness“. Nebo vliv zimních podmínek přináší zvýšenou schopnost „supercool“ v rámci stejné vývojové fáze jako u předchozího způsobu „cold-hardiness“ (Salt 1961). Tento druhý způsob byl pozorován u mladších jedinců druhu listovníka mokřadního *Thanatus striatus* C. L. Koch 1845 (Schaefer 1977) a u druhu křížáka rákosního *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876) (Kirchner & Kestler 1969). Tyto druhy jsou velmi odolné vůči mrazu. Možným vysvětlením je, že vysoká odolnost vůči mrazu se vyvíjí jen v případě potřeby (Salt 1961).

3.3 Kryoprotektanty

Existence již výše zmíněného fenoménu „cold-hardiness“ naznačuje, že zvýšená schopnost odolat mrazu – „supercool“, je založena na kvalitativní či kvantitativní změně složení hemolymfy. **Kryoprotektant** snižuje teplotu homogenní nukleace, ale zároveň zvyšuje rekrystalizační teplotu a snižuje množství volné vody v systému. Zatímco při vystavení pavouka nízkým teplotám se akumulace glycerolu u více druhů potvrdila (Kirchner & Kestler 1969; Duman 1979), běžné kryoprotektanty dokázané nebyly (Lee & Baust 1985). Že takové změny nastávají, lze prokázat srovnáním bodu tání hemolymfy u letních a zimních druhů. Například křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876) má bod tání hemolymfy v létě od $-0,65\text{ }^{\circ}\text{C}$ až do $\pm 0,07\text{ }^{\circ}\text{C}$, přičemž SCP je u tohoto druhu – $8,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $\pm 0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, a naopak v zimě je bod tání od $-1,76\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $\pm 0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ a hodnota SCP je v tomto případě mezi $-22,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $\pm 1,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Kirchner & Kestler 1969). Skutečnost, že bod tání hemolymfy u pavouků v zimě neklesne pod $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ značí, že jejich schopnost zvyšovat svou odolnost vůči mrazu není pouze důsledkem zvýšení osmotické koncentrace hemolymfy. Vše spočívá v hromadění látek, které odkládají tvorbu ledu. Otázka, které látky mohou být za toto

zodpovědné byla předmětem mnoha výzkumů, zejména u hmyzu (Salt 1961; Danks 1978; Sømme 1982), ale také u roztočů (Sømme 1965; Sømme & Conradi-Larsen 1977; Block & Young 1978; Sømme 1979; Young & Block 1980; Sømme 1981; Block & Sømme 1982).

Možnými kryoprotektanty jsou glycerol a další polyoly, cukry, nenasycené mastné kyseliny, anorganické fosfáty, volné aminokyseliny, proteiny a glykoproteiny. Z těchto látek má nejvyšší pozornost glycerol. Zatímco byly tyto látky opakovaně identifikovány u roztočů (Sømme 1982; Riddle & Pugach 1976), u hibernujících druhů škorpiónů se je prokázat nepodařilo. Několik výzkumů probíhalo i na pavoucích, konkrétně u juvenila pavouka křížáka zlatitého *Argiope aurantia* Lucas 1833, přečkávajícího zimu ve svém kokonu. Načež se zjistilo, že juvenilní jedinec křížáka zlatitého *Argiope aurantia* Lucas 1833 během hibernačního období nahromadí polyoly (Riddle 1981). Glycerol byl nalezen u mladých druhů listovníků (*Philodromus*) a zápredníků (*Clubiona*) během zimního období spolu s proteinem (AFPs), který má schopnost snižovat bod tuhnutí hemolymfy v zimě (Duman 1979).

Křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876) hromadí v zimě značné množství glycerolu (2-3 % své váhy), což je doprovázeno poklesem hodnoty SCP téměř o 15 °C. Přímé spojení mezi akumulací glycerolu a zvýšenou schopností „supercool“ však doposud zjištěno nebylo. Pokud je hibernující pavouk vystaven teplu, nahromaděný glycerol se snižuje rychleji než odolnost vůči mrazu (Kirchner & Kestler 1969).

4 Zimování pavouků – Overwintering

Pro jejich schopnost pohybu, jsou pavouci, kteří jsou ektotermickými zvířaty, vysoce závislí na teplotě jejich okolí. Nízké teploty jsou v určitém okamžiku příčinou způsobující tzv. klidový stav neboli „chill-coma“. U rodu slíďáků (*Trochosa*) tento stav nastává již od teploty 2,5 °C (Engelhardt 1964), u mnoha dalších druhů je rozhraní mezi –4 °C až –8 °C (Buche 1966; Aitchison 1978). U plachetnatky kořenové *Boleophthyanthes indexoides* (Tanasevitch 1989) tohoto stavu nedosahuje do teploty –9,3 °C (Hågvar 1973). Rozmezí od –4 °C do –8 °C, ve kterém dochází k „chill-comatu“, odpovídá tomu, co bylo zjištěno u roztočů z tyrolských Alp (Sømme 1981) a z Antarktidy (Block & Sømme 1982). Mnoho pavouků ztrácí svou schopnost pohybovat se při teplotách několik stupňů pod 0 °C. Přesto existují i tací, kteří mohou zůstat aktivní při teplotách nižších než 0 °C. V Kanadě byli v pozemních pastech mezi sněhovou pokrývkou a zemským povrchem, mezi jinými druhy,

chycení západníkovití (Clubionidae), plachetnatkovití (Linyphiidae), slíďákovití (Lycosidae) a běžníkovití (Thomisidae) (Aitchison 1978). V severním Finsku byli pozorováni zástupci 102 druhů pavouků, kteří běhali na sněhu, ale pouze ve dnech, kdy teplota nebyla nižší než $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Huhta & Viramo 1979). Preferovaná teplota silně koreluje se zimní aktivitou a mezi doposud zkoumanými zimními druhy tak obvykle leží mezi $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, občas mírně pod $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Wolska 1957; Buche 1966; Hågvar 1973).

Pavouci, kteří jsou v zimě aktivní, můžeme rozdělit na dvě kategorie – aktivní lovce, kteří netkají síť a stavitele sítí, mezi které patří například druh plachetky kořenové *Bolephthyphantes indexoides* (Tanasevitch 1989). Ten vytváří svou síť ve štěrbinách na povrchu sněhové pokrývky (Buche 1966).

Existuje několik důvodů zimní aktivity. Přičemž jedním z nich je hledání mikroklimaticky vhodného prostředí. Dále se jedná o hledání potravy a nakonec hledání vhodného partnera (Aitchison 1984). Zajímavostí je skutečnost, že někteří v zimě aktivní pavouci dosáhnou dospělosti právě v zimě. Například v oblasti Erlangen (jižní Německo) takové druhy představují 2-3 % z celkového počtu druhů populace pavouků (Buche 1966). Výhoda dospívání v zimě pravděpodobně spočívá v omezené konkurenci při lovu za potravou. Zimní dospívání však není v žádném případě spojeno s velkou odolností vůči mrazům (Buche 1966). V zimě dospělí pavouci obvykle obývají svrchní vrstvu půdy (Wolska 1957; Buche 1966; Hågvar 1973).

Danks (1978) ve svých studiích dokázal, že organismus může být poškozen chladem i předtím, než se objeví první ledové krystalky mrazu, které způsobují omrzliny. Život ohrožující omrzliny se ale objeví až poté, co napadne první sníh. Tato zranění se objevují nejčastěji u pavouků žijících spíše v teplejších klimatických podmínkách.

Kirchner (1973) upozoroval, že někteří jednotlivci druhu pokoutníka společenského *Agelena consociata* Denis 1965 z tropů, přežijí pouze několik hodin v teplotě $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, přestože jejich tělo nezmrzne do teploty $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Většina druhů ze střední Evropy však teplotu $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ přežila, přestože se jedná o teplotu, při které se v těle vytváří krystalky ledu. Pavouci tuto schopnost sdílí s ostatními pavouky i roztoči (Sømme & Conradi-Larsen 1977; Sømme 1981), škorpióny (Riddle & Pugach 1976) a většinou hmyzu (Sømme 1982). Dodnes nebyl nalezen druh pavouka, který by byl schopen přežít úplné zmrazení těla, jako u hmyzu – *Chymomyza costata*

(Zetterstedt 1838) (Baust & Edwards 1979; Ring & Tesar 1980). Clegg (2001) této funkci říká kryptobióza.

Jelikož je mráz pro pavouky smrtelný, jediná možnost obrany je tzv. oddálení zamrznutí, tedy schopnost formování ledových krystalků v těle na tak dlouho, jak je potřeba. Toho dosahují právě schopností zvanou „supercool“. Zmrazení tělesných tekutin nastává v době, kdy klesne teplota pod normální klimatickou teplotu daného druhu. V extrémních podmínkách tuto teplotu nazýváme SCP hodnota neboli „supercooling point“, který může být v případech teploty až o 20 °C nižší než je normální bod mrazu (viz kapitola Supercooling point – SCP).

4.1 Hibernace u pavouků

Během zimního období většina pavouků nepřijímá potravu. Výjimku tvoří v zimě aktivní druhy, tedy asi 9 % z celkového počtu v severním Německu (Buche 1966). **Doba hladovění může být překonána dvěma způsoby.** Buď díky **rezervám zásob před zimním obdobím** či pomocí **diapauzy** (Kirschner 1987).

Collatz (1973) vypožoroval schopnost tvorby rezerv zásob na zimu u pokoutníka tmavého *Eratigena duellica* (Simon 1875), u kterého došlo k výraznému zvýšení lipidů, bílkovin a sacharidů právě během podzimu. Zdá se tedy, že tuky jsou hlavním zdrojem energie v zimě, jelikož obsah lipidů v období od zimy do jara prudce klesá, a právě díky tukovým rezervám tak dokáže jedinec přežít.

Mnoho druhů pavouků ale vstupuje do **období diapauzy**, a to ke konci podzimu nebo na začátku zimy (Schaefer 1977), během čehož je tolerance vůči hladu obzvláště velká (Miyashita 1969). Diapauza je také důležitá z důvodu, že zabraňuje vývoji a tím zajišťuje, že některé vývojové stavy nebudou spuštěny v nevhodném období daného roku. U některých druhů se tak můžeme setkat se zimní diapauzou, která zabraňuje líhnutí z vajíček (Schaefer 1976b) a opuštění ochranného kokonu (Kurihara 1979).

Aby tato zimní diapauza mohla plnit svou funkci, musí začít ve vhodnou dobu. V tomto ohledu se zdá, že pokles délky dnů má značný význam (Dondale & Legendre 1971; Kurihara 1979). Diapauza končí v zimě, někdy již v lednu, a na jaře je pavouk aktivován především rostoucími teplotami. Jiná situace je u druhů hibernujících ve vajíčkách, například plachetnatka náhorní *Drapetisca bicruris* Tu & Li 2006, plachetnatka přízemní *Floronia exornata* (L. Koch 1878),

plachetnatka keřová *Linyphia triangularis juniperina* Kolosváry 1933, plachetnatka štětkovitá *Allomengea scopigera* (Grube 1859) nebo meta podzimní *Metellina mengei* (Blackwall 1869). V těchto případech je embryogeneze vajíček, kladených v zimě, chráněna vyššími teplotami. Diapauza vajíček může být přerušena pouze účinkem několika týdnů s nižšími teplotami (Schaefer 1976b, 1977).

Mnoho pavouků hibernuje na vlhkých místech (Schaefer 1977). Jejich exoskelet může snadno přicházet do styku s vodou v případě kondenzace, srážení či tání vody. Pokud však tato voda zmrzne, může se stát výchozím bodem zamrzání, který pronikne kutikulou zvířete a iniciuje tak zmrazení tělesných tekutin (Salt 1963). Není však jasné, zda se toto stává i u pavouků.

Schopnost pavouků odolávat chladu se liší od druhu k druhům (viz Přílohy – Tabulka 2) (Kirschner 1987).

Dostává nás to tedy k otázce: „Existuje vztah mezi silou mrazu v zimě a odolností vůči chladu příslušného druhu?“ Tato otázka byla hlavním tématem prací Kirschnera (1973) a Schaefera (1976a, 1977), kteří také sestavili tabulku, kde zjišťujeme, že pavouci, kteří hibernují v místech chráněných před mrazem, mají výrazně nižší odolnost vůči chladu než ti, kteří jsou vystaveni chladnějším teplotám.

Tabulka 1 (Kirschner 1973)

Místo hibernace	Rozhraní SCP
Nechráněn ve vegetaci	Málokdy -10 °C, nejčastěji kolem -20 °C
Ve stoncích rostlin či pod kůrou stromů	Málokdy -10 °C, často kolem -20 °C
V zemi nebo její blízkosti (v nízko položené vegetaci, vrstvě půdy, humusu či pod kameny)	Nejčastěji v rozmezí od -5 °C do -12 °C, občas však může být nižší
V domech nebo jeskyních	V rozmezí od -4 °C do -12 °C

Avšak i v mírných oblastech může tvrdá zima způsobit teploty vzduchu a půdy pod průměrem hodnoty SCP různých druhů pavouků. A právě v takovýchto případech určitý počet pavouků zemře kvůli mrazu. Mnoho jedinců tak podléhá teplotám i několik stupňů nad hodnotou SCP, pokud mráz přetrvává delší dobu. Míru úmrtnosti způsobenou mrazem lze stanovit v laboratoři celkem snadno (Engelhardt 1964; Kirchner 1965; Kirchner & Kastler 1969; Almquist 1970; Schaefer 1976a). V terénu je však zřídka možné stanovit něco podrobnějšího, než je celková míra úmrtnosti.

V lesních oblastech Finska bylo zjištěno, že mnoho pavouků zemřelo, když podzimní mrazy pronikly do země. Pokud by však byla sněhová pokrývka trvalá, populace by zřejmě zůstala konstantní po dlouhou dobu, či dokonce po celou zimu (Huhta 1965). Míra úmrtnosti jedinců zimních druhů, například u plachetnatky *Centromerus sylvaticus* (Blackwall 1841), které mají nízkou odolnost proti chladu, je hodnota SCP $-5,2\text{ }^{\circ}\text{C}$, tedy často vysoká a může být korelována se silou zimy (Schaefer 1977).

4.2 Zimní aktivita u pavouků

Zimní aktivita je známá u několika řádů členovců (Arthropoda) – chvostoskoků (Collembola) (Aitchison 1987), brouků (Coleoptera) (Topp & Smetana 1998), dvoukřídlých (Diptera) (Hågvar & Greve 2004), stonožkovců (Myriapoda) (Aitchison 1979) a právě pavouků (Araneae) (Aitchison 1987; Gunnarsson 1985).

Ačkoliv populace pavouků preferuje zejména teplé klima, některým druhům se podařilo adaptovat tak, že mohou žít v chladném, někdy až polárním prostředí (Leech 1966; Thaler & Steiner 1975) jako jsou výše položená místa a vysoké hory (Savory 1977). V takovém prostředí může teplota vzduchu klesnout až k $-57\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Pavouci, kteří nejsou schopni adaptace na takové poklesy teplot, přestože i v nižších polohách může teplota klesnout až k $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, jsou následně poznamenáni, buďto zpomalením tělesných funkcí metabolismu. Ten je následně téměř neschopný vytvářet energii pro tělesný pohyb, což vede také k neschopnosti úniku před predátory či jiným nebezpečím a neschopnosti vyhledávání či lovu potravy. Nebo postupným zamrzáním až konečným zmražením tělesných tekutin, po čemž následuje poškození organismu, které může následně způsobit i smrt (Leech 1966).

Kirchner (1987) rozdělil strategie řešení potíží při zimování následovně:

- (1) Použití hibernačního efektu, který umožňuje pavoukovi ochlazení organismu na přijatelnou úroveň.
- (2) Vyvinutí rezistence vůči chladným podmínkám v daném prostředí.
- (3) Adaptace metabolismu na zimní podmínky, kde rozlišujeme dále na 2 možnosti:
 - Díky rezervám v organismu může pavouk redukovat funkčnost těla, která bude následně omezovat jeho schopnosti, ale přesto mu umožní být rychlým po omezenou dobu, například utéct před nebezpečím.
 - Druhou možností je udržování metabolismu na úrovni, která dovoluje i přes zimní podmínky relativně normální chování jako je pohyb, nebo odchyt kořisti.

U členovců (Arthropoda) můžeme najít více způsobů termoregulace, ale ne všechny jsou využívány u pavouků (Araneae).

Z práce Sanborna (2004) můžeme zjistit, že **fyziologické mechanismy termoregulace** se u bezobratlých vyskytují jen **ve formě 3 možností**, a těmi jsou **endotermie, chlazení evaporací** či **termální adaptací**.

Endotermie samotná u pavouků není známa, ale u hmyzu je popisována při zvýšení aktivity létacích svalů.

Chlazení evaporací představuje důležitou cestu odvodu tepla z těla živočicha, kdy je potřeba dostatek vody, který se evaporací z těla vytrácí. Při nedostatku to může pro živočicha znamenat ohrožení až smrt.

Cloudsley-Thompson (1957) ve své studii uvádí fakt, že při ztrátě 20% tělesné váhy transpirací pavouk uhynie. Chlazení evaporací je v říši hmyzu omezené pouze na pouštní druhy, či na druhy, u kterých může metabolismus způsobit nebezpečný nárůst teploty těla (Sanborn 2004). Přičemž podobnou funkční vlastnost výskytu chlazení evaporací můžeme předpokládat i u některých případů u pavouků.

Termální adaptace je fyziologický metabolismus termoregulace, kdy hmyz adaptuje své enzymy na co nejefektivnější v konkrétních situacích. V případě pavouků se zvyšuje množství kryoprotektantů, na základě čehož pavouk začne vylučovat vodu z těla kvůli případnému zamrzání (Sanborn 2004).

V mírném pásu musí pavouci, jako ostatní poikilotermní živočichové, překonat nepříznivé období, tedy zimní období. V průběhu času se tak u pavouků vyvinuly různé adaptace a strategie na přežití. Jednou z velice důležitých strategií je vyhledávání vhodných mikrohabitátů, s jejichž

pomocí mohou být více chráněni vůči vlivům počasí. Zároveň tak mohou díky nízkým teplotám přezimovat, jelikož jejich metabolismus sníží funkčnost, a právě toto snížení funkčnosti vede k výsledku, díky čemuž je následná mortalita pavouků v době zimního období velmi nízká (Foelix 1996).

V mírném pásmu patří mezi v zimě aktivní pavouky především představitelé čeledi plachetnatkovití (Linyphiidae). Ti sice nejsou nejodolnější vůči chladu, ale jejich aktivita je v zimě největší. Pokud však ale teplota klesne pod $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$, začínají být ve ztuhlém stavu stejně jako ostatní pavouci a při teplotě pod $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ už umírají. Pavouci, pasivně zimující, jsou vůči extrémně nízkým teplotám více odolní. Křížákovití (Araneidae) dokáží odolávat teplotám až $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, a to i když nejsou chráněni úkrytem (Kirchner 1973). Jiní pavouci naopak v zimním období hibernují nechráněně na vegetaci (Schaefer 1977), přičemž u pavouků, kteří jsou značně vystavení chladu, může jejich tělesná teplota klesnout i pod $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Mezi další zimní úkryty patří stonky rostlin či prostor pod kůrami stromů, které však nejsou o moc teplejší než okolní vzduch (Kirchner 1973; Schaefer 1977; Duman 1979).

Existují **2 základní typy přečkání zimního období** u pavouků:

První typ, neaktivní během zimy (winter inactivity), kdy je možná diapauza, bez možnosti pohybu či krmení v nízkých teplotách. Takoví živočichové mají pomalý metabolismus spojený s hladověním (Miyashita 1969; Dondale & Legendre 1971; Kirchner 1987) a jsou tak odolní vůči nízkým teplotám (Salt 1961; Kirchner 1987). Můžeme je najít nechráněně na vegetaci nad sněhovou pokrývkou (Kirchner 1973), kde často zůstávají v pavučinové komoře (Aitchison 1984). Jedí velice málo už při teplotě $2\text{ }^{\circ}\text{C}$, ale při teplotě $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ již nepřijímají žádnou potravu (Aitchison 1984).

Druhý typ je v období zimy aktivní (winter active spider) a má schopnost pohybu, přijímání potravy a větší odolnost vůči zimě a mrazu (Kirchner 1987). Tento typ můžeme na základě ročních cyklů, rozdělit do 5 skupin (Schaefer 1976)

- **Eurychronus** – druhy, které potřebují dlouhý čas na dospívání. Reprodukce probíhá v různých obdobích a přezimují v různých stádiích vývoje (23 % známých druhů). Dobrým příkladem jsou rody *Aphantaux*, *Berlandina*, *Callilepis*, *Drassodes*, *Drassyllus*, *Gnaphosa*, *Haplodrassus*, *Kishidaia*, *Micaria*, *Nomis*, *Phaeocedus*, *Scotophaeus*, *Trachyzelotes* a *Zelotes*, které zahrnují celou čeleď skálovkovitých (Gnaphosidae), ale také druhy z čeledi Dictynidae jako je cedivečka mečovitá *Brommella falcigera* (Balogh 1935) (Szymkowiak 1997).

- **Stenochronus** – druhy přežívají zimu ve stádiu nymfy (45 % pavouků) a jejich reprodukční aktivita je na jaře a v létě. Dobrým příkladem je zde rod *Philodromus* a z čeledi Anyphaenidae, konkrétně rodu *Anyphaena* šplhalka keřová *Anyphaena accentuata obscura* (Sundevall 1831) (Aitchison 1984).
- **Stenochronus s rozmnožováním na podzim** – u této skupiny přecházejí mladí pavouci zimu ukrytí v kokonech, konkrétně například křížák pruhovaný *Argiope bruennichi nigrofasciata* Franganillo 1910, křížák obecný *Araneus diadematus nemorosus* Simon 1929, křížák stromový *Araneus saevus* (L. Koch 1872) nebo křížák čtyřskvrnný *Araneus quadratus minimus* Simon 1929 (Aitchison 1984).
- **Diplochronus** – zástupci této skupiny mají 2 reprodukční období, na jaře a na podzim, prezimovávají jako dospělí a zde jsou dobrým příkladem v tomto případě druhy z čeledi Lycosidae, konkrétně slíďák tečkovaný *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert 1865), slíďák hajní *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev 2016 nebo slíďák štětinatý *Trochosa spinipalpis* (F. O. Pickard-Cambridge 1895) (Štambuk A. & Erben R. 2002).
- **Stenochronus s reprodukční schopností v zimě** – tito pavouci (9 %) mohou stavět pavučiny v teplotách i pod 0 °C či si lovit potravu. Mezi jejich hlavní představitele patří čeledi plachetnatkovití (Linyphiidae), slíďákovití (Lycosidae), západníkovití (Clubionidae), běžníkovití (Thomisidae) či čelistnatkovití (Tetragnathidae) (Hågvar 1973; Aitchison 1984).

Pavouk punčoškář horský *Coelotes atropos anomalus* Hull 1955 je schopný produkovat pavučinová vlákna i při teplotě –5 °C (Catley 1992). Přesto je ale řazen do 2. kategorie Stenochronus, jelikož k jeho reprodukci dochází na jaře a v létě. Zimu pak přechází v juvenilním stádiu (Schaefer 1976).

Buchar (1968) popisuje ve své práci zimní aktivitu plachetnatky pozemní *Tenuiphantes cristatus* (Menge 1866), která si staví síť ve stopách lesní zvěře a aktivně loví chvostoskoky. Touto problematikou se také zabývali ve svých pracích Hågvar (1973), Huhta & Viramo (1979) a Aitchison (1984), který navíc přímo popisuje hledání a lovení potravy u v zimě aktivních pavouků při teplotě 2 °C a méně, vzácně až při –5 °C. Také ale předpokládá, že nejčastější potrava u v zimě aktivních pavouků jsou právě chvostoskoci, kteří jsou považováni za významné půdotvorní činitele, mající velice pestré potravní spektrum. Většina z nich se živí

saprofágně a jsou velice odolní vůči teplotním výkyvům prostředí, což dokazuje fakt, že jsou schopni žít i na okrajích ledovců (Aitchison 1984).

Dále můžeme u zimujících pavouků pozorovat, že někteří zůstávají na jednom místě celou zimu jako křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876) (Kirchner 1965), který může hibernovat v úkrytech na rostlinách. Jiní síťoví pavouci zase překonávají zimu na vegetaci (Duffey 1962). Na druhou stranu ale známe mobilní pavouky – „cestovatele“ (Aitchison 1978) jako je například slíďák hajní *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev 2016, který se v laboratorních podmínkách zahrabává hluboko do půdy, pokud teplota klesne pod 0 °C (Edgar & Loenen 1974). Někteří pavouci, převážně z čeledi skákavkovití (Salticidae), skálovkovití (Gnaphosidae) a západníkovití (Clubionidae), přecházejí zimu v pavučinových zámotcích (Jennings 1972; Duman 1979). Pavouci rodu slíďákovití (*Trochosa*) hibernují pod povrchem půdy v komůrce z pavučiny, která je 1-3 cm dlouhá (Engelhardt 1964), avšak punčoškář zemní *Coelotes xinjiangensis* Hu 1992 se v experimentálních podmínkách zahrabával do hloubky 5cm (Tretzel 1961). Pokud se však mladí pavouci vylíhnou před zimou, což nastává u druhu pokoutníka *Agelena silvatica* Oliger 1983, mohou zůstat ve svém kokonu až do jara (Kurihara 1979). Hlavním důvodem tvorby sítí v zimním období u pavouků, kteří v zimě dospívají, je jejich rozmnožování (Aitchison 1987) – například plachetnatka pozemní *Formiphantes lephthyphantiformis* (Strand 1907) a plachetnatka kořenová *Bolephthyphantes indexoides* (Tanasevitch 1989) (Aitchison 1987).

Předpokládá se, že pavouci, stejně jako mnozí jiní členovci, kteří jsou aktivní v zimních měsících, musejí mít určité zásoby lipidů – energie, jako například u pokoutníka tmavého *Eratigena duellica* (Simon 1875) (Collatz & Mommsen 1974), či je musí získat pomocí externích zdrojů z příjmu potravy (Aitchison 1984).

Na základě těchto všech skutečností dochází Aitchison (1987) k závěru, že pavouci, kteří žijí v zimním období aktivně, nemají žádnou výhodu k přežití, i když během tohoto období přijímají potravu.

4.2.1 Prostředí pro přezimování

Přestože vědomosti o hibernujících pavoucích nejsou zcela kompletní, víme, že jsou závislí na jejich biotopu. Více než 80 % pavouků lze po čas zimy najít v husté půdní vegetaci či v půdě jako takové. Nicméně, téměř 7 % pavouků v severním Německu hibernuje nechráněně

na vegetaci a jen část pavoučích druhů může strávit celou zimu na jednom místě (Schaefer 1977). Existují však druhy, například křížák rákosní *Larinioides suspicax* (O. Pickard-Cambridge 1876) (Kirchner 1965), kteří hibernují na holých rostlinách nebo druhy přezimující ve svých sítích v bylinných vrstvách (Duffey 1962). Na druhou stranu jsou někteří pavouci, hibernující v půdě, více pohybliví (Aitchison 1978). Podívejme se na příklad slíďáka hajního *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev 2016. Bylo pozorováno, že i když byl tento druh v laboratorních podmínkách, zahrabal se hlouběji do svrchní vrstvy půdy, pokud teplota klesla pod 0 °C (Edgar & Loenen 1974). Některé čeledi pavouků, hlavně skákavkovití (Salticidae), skálovkovití (Gnaphosidae) a záředníkovití (Clubionidae), přechkávají zimu v kokonu (Jennings 1972; Duman 1979). Jiní jako například slíďák zemní *Trochosa terricola pallida* (Nosek 1904) si vystaví z pavoučího hedvábí hibernační komoru, ve které přechkávají zimu (Engelhardt 1964).

Pavoučí vajíčka jsou vždy chráněna a uchovávána v pavoučích kokonech (Schaefer 1976b). Pokud by se však mohlo stát, že se mladí pavouci vylíhnou před či v čase zimního období, jako se to stává u druhu *Agelena silvatica* Oliger 1983 (Kurihara 1979), je možnost přechkat v kokonu až do jara, kdy se teprve následně vylíhnou.

4.2.1.1 Zimování pavouků na kůrách stromů

I tento mikrohabitat je prostředím pro zimování mnoha členovců. Mnoho druhů členovců (Arthropoda) predátorů zimuje vně i na kůře stromů (Horton et al. 2001) včetně pavouků (Bower & Snetsinger 1985). Kůra stromů se totiž otepluje účinkem slunečního záření, což může vysvětlovat fakt, že 75 % hibernujících pavouků rodu listovníků (*Philodromus*) bylo nalezeno na jižní straně kmene stromu (Duman 1979). Toto chování pavouky ochraňuje před predátory a srážením vody, které by mohlo způsobit zamrzání a smrt pavouka (Kirchner 1987). Rod listovníků (*Philodromus*) spolu s plachetnatkou vidlicovou *Pityohyphantes phrygianus pirini* (Drensky 1921) tvoří 80 % v zimě aktivních pavouků, kteří žijí na smrcích *Picea abies* (L.) H. Karst. ve Švédsku. To je dělá potencionálními predátory pro jiné zimující pavouky (Gunnarsson 1985). Na jaře někteří z těchto predátorů poskytují ochranu před škůdci (Horton 2004).

Pavouci (Araneae) jsou jedni z hlavních predátorů v nejrůznějších ekosystémech (Moulder & Reichle 1972), ale také jedni z nejdůležitějších přírodních nepřátel škůdců v sadech (Riechert & Bishop 1990). Vzhledem k dlouhému životnímu cyklu, nejsou pavouci schopni

během vegetačního období efektivně sledovat hustotu škůdců, ale naopak v zimě a na začátku jara zůstávají někteří stále aktivní, zatímco škůdci hibernují. Toto jim umožňuje jednodušeji získávat potravu po čas zimy (Bogya 1999).

V Severní Americe, v kartonových pásech instalovaných na kůře jabloní a hrušní v zimním období, byli dominantní z 66% pavouci z čeledi listovníkovití (Philodromidae) a následně z 28 % to byla čeleď skákavkovití (Salticidae). Méně se vyskytovali druhy, které obývají kartonové pásy jen jako dočasný úkryt a jejich zimoviště je pravděpodobně jinde. Příkladem může být čeleď šplhalkovitých (Anyphaenidae), konkrétně druhu šplhalky pacifické *Anyphaena pacifica* (Banks 1896), který byl pod kartonovými pásy nejpočetnější v létě mezi srpnem a zářím (Horton et al. 2001).

Pro území karpatské pánve ve stromovém patře bylo zaznamenáno 66 druhů pavouků zimujících v jablečných sadech a 43 druhů v hruškových sadech. Nejpočetnější byl druh listovník obecný *Philodromus cespitum sibiricus* Kulczyński 1908, zastoupený jak v korunách stromů, tak v kůře (Bogya et al. 1999). Více než 20 % zastoupených pavouků zimujících v kartonových pásech, nacházejících se na kůře stromů v ovocných sadech na území Čech, tvoří představitelé z čeledi listovníkovití (Philodromidae) a to převážně již dříve zmíněný druh listovník obecný *Philodromus cespitum sibiricus* Kulczyński 1908 (Pekár 1999). Rod listovníků (*Philodromus*) loví velké spektrum škůdců (Bogya & Mols 1996), ale Gunnarsson (1985) popisuje ve své práci právě tento rod jako aktivní v zimě a předpokládá, že se živí požíváním jiných zimujících pavouků. Existují však druhy, požívající pavouky stejného druhu, na základě čehož dojde ke snížení početnosti konkurence (Polis et al. 1989), čemuž se říká **intraguild predace (IGP)** (viz kapitola Predace mezi pavouky aktivními v zimě – Intraguild predace (IGP)).

4.2.1.2 Zimování pavouků v půdě

Pavouci, kteří jsou nejvíce vystavováni zimě, tedy 80-85 % z celé fauny pavouků, zimuje právě v půdě, a to nejlépe ve spadaném listí, které je dobrým izolátorem vůči chladu. Většina z nich je v neaktivním stavu (Foelix 1996; Schaefer 1977). Mikrohabitat spadaného listí chrání nejen před extrémním kolísáním teplot, ale také před vysycháním (Edgar & Loenen 1974; Schaefer 1977). Teplota okolního prostředí tak může být až -20 °C. V tomto případě však vajíčka nejsou dostatečně chráněna před zmrznutím kokonu. Pavouci

hibernující v zemi či ve vegetaci blízko země, nejsou obvykle ohrožováni nízkou teplotou, pokud je dobře izolující vrstva sněhu. Ta totiž tvoří izolační vrstvu, která pokud je větší než 5 cm, klesne nanejvýš jen pár stupňů pod 0 °C, a to i přes velmi mrazivé dny (Buche 1966).

Při extrémně nízkých teplotách vzduchu (−40 °C) zaznamenal Aitchison (1978, 1987) malý efekt na pavouky zimujících pod sněhem. V Manitobě uskutečnil pozorování teplot pod 20cm vrstvou sněhu, kde byla teplota mezi −3 °C až −6 °C, i když se teplota okolního prostředí pohybovala mezi 2 °C až −35 °C (Aitchison 1978, 1984).

Krátkodobé slunečné, někdy relativně teplé, období v zimním čase umožňuje pavoukům aktivitu na samotném sněhu. Jiní pavouci naopak v zimním období hibernují nechráněně na vegetaci, například ve východním Německu je to 6,9 % druhů (Schaefer 1977).

Holmquist (1931), Huhta (1965) a Kirchner (1973) potvrdili ve svých pracích izolační efekt sněhu, pokud je ale sněhová pokrývka starší, stává se více propustnou vůči chladu a mrazu. Například při extrémních klimatických podmínkách, jako je na Aljašce, mohou teploty pod sněhem dosahovat −11 °C až −18 °C. Kritické podmínky mohou nastat také pro pavouky žijící v zemi, a to v případě silného mrazu ještě před prvním sněhem či po roztátí sněhu (Holmquist 1931; Huhta 1965). Existuje ale mnoho míst, kde i přes velmi nízké teploty sních není. V tomto případě může půda zamrznout do velmi značné hloubky. Přesto ale obsahuje jakési „izolační mezery“, které způsobují, že změna teploty se zde neprojeví tolik, jako ve vzduchu nad zemí (Edgar & Loenen, 1974; Schaefer 1977). Bohužel, i přesto může teplota v horních vrstvách půdy spadnout pod −5 °C (Holmquist, 1931) či dokonce na −15 °C, a aby se tomuto pavouci vyhnuli, hibernují ve větších hloubkách půdy (Huhta 1965).

Ne všechny druhy jsou toho ale schopné. Například druh punčoškář zemní *Coelotes xinjiangensis* Hu 1992 zimuje v hloubce 5cm (Tretzel 1961) a rod z čeledi slíďákovitých – *Trochosa* jen 1-3 cm pod povrchem (Engelhardt 1964).

4.2.2 Teplotní podmínky v místech zimovišť

Dobrym útočištěm před zimou jsou duté stonky rostlin, či kůry stromů, kde je i přes nízké teploty venkovního prostředí mnohem tepleji (Kirchner 1973; Schaefer 1977; Duman 1979). Pod kůrou stromů může být ve slunečné dny větší teplo, což vysvětluje pozorování Dumana (1979), podle kterého 75 % hibernujících druhů z čeledi listovníkovitých (Philodromidae) bylo nalezeno na jižní straně kmenu stromů.

Dalším způsobem přezimování je hibernace pod kameny, což je dobré v případě slunce, jelikož jsou pak pavouci zahřátí rychleji než ti v podzemí. Na druhou stranu ale nemají takovou ochranu před predátory, a pokud není sněhová pokrývka, teplota může být nižší než v případě pavouků hibernujících 8 cm pod povrchem země (Crawford & Riddle 1974). Dalším místem pro dobré mikroklimatické podmínky jsou suti, které sice mají tenké vrstvy půdy a vegetace, ale teplota zde není menší než $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Kirchner & Kullmann 1975). Jeskyně a lidská obydlí také nabízejí velice vhodné podmínky pro přečkání zimy, jelikož zde teplota většinou neklesne pod bod mrazu (Kirchner 1987).

Z těchto faktů lze vyvodit, že s výjimkou pavouků zimujících v jeskyních a lidských obydlích, musí být pavouci jak v mírných, tak chladných klimatických zónách schopni odolat mrazu.

4.2.3 Přijímání potravy v nízkých teplotách

V nízkých teplotách je trávení velmi pomalé. Při $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ se pavouci, aktivní v zimním období, živili v laboratorních podmínkách tempem cca 0,24-0,34 much/pavouka za 10 dní (Aitchison 1984). Toto však můžeme připsat extrémně velké asimilační schopnosti, která zde přesahuje až 99 % (Moulder & Reichle 1972). Teplota v prostředí totiž reguluje přijímání potravy pavouka (Edgar 1971; Aitchison 1981, 1984). Pokud se teplota dostane ke krajním hodnotám, přijímání potravy se pozastavuje, ačkoliv aktivita může nadále pokračovat. Není tedy jasné, zda tato krajní teplota odpovídá teplotě krystalizace tělesných tekutin u daného jedince (Aitchison 1987). U nízkých teplot, při kterých byla zaznamenána zastavená aktivita, v pracích Hågvara (1973) a Aitchisona (1978) bylo příčinou tuhnutí hemolymfy. Můžeme tedy předpokládat více možností fyziologických změn, které mohou způsobit to, že se pavouk bude schopen žít i pod bodem mrazu (Aitchison 1987).

V laboratorních podmínkách byla u slíďáka hajního *Pardosa koponeni* Nadolny, Omelko, Marusik & Blagoev, 2016 nejnižší teplota, při které přijímal potravu $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Edgar 1971), u punčoškáře horského *Coelotes atropos anomalus* Hull 1955 to byly pouze $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Aitchison 1981). V Kanadě bylo zpozorované, že pavouci se zimní aktivitou se mohou krmit při teplotě nižší než $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$, extrémně až při $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Naopak pavouci bez zimní aktivity, nejčastěji v kokonech, nepřijímají potravu, pokud je teplota pod $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Aitchison 1984).

Bezobratlí, aktivní v zimním období, mohou v zimě vykazovat dvojnásobný až trojnásobný vzrůst rychlosti metabolismu. Zde jsou příkladem arktičtí roztoči (Block & Young 1987). Avšak na druhé straně se energetický výdaj může zmenšit, díky sníženému příjmu potravy, čímž se nakonec i potlačí rychlost samotného metabolismu. A právě takto je to u v zimě aktivních pavouků (Miyashita 1969; Dondale & Legendre 1971).

Další velký vliv na přijímání potravy u pavouka má světlo (Aitchison 1987). Pavouci mají v oblibě teplé klimatické zóny, ačkoliv část pavouků obývá i velmi studená prostředí jako jsou polární oblasti s teplotou až $-57\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Leech 1966), či oblasti vysokých hor (Savory 1977). Ve středním pásmu jsou však pavouci vystavováni nízkým teplotám vzduchu do $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a v extrémních případech i nižších (Kirschner 1987). **Problémy, se kterými se setkávají pavouci při teplotách pod $0\text{ }^{\circ}\text{C}$** , souvisejí s následným zamrzáním tělních tekutin. To může vést až ke smrtelnému poškození organismu, přičemž se následně metabolismus díky redukci teploty může zpomalit tak, že jeho funkčnost není dostatečná na energii vyžadující pro pohyb těla.

Kirschner (1987) popsal ve svých studiích následující možnosti řešení – **hibernace, vyvinutí rezistence vůči nízkým teplotám a adaptace metabolismu na zimní teploty**, což by se mohlo vyřešit dvojím způsobem.

- (1) Celková redukce funkčnosti těla, ale s možnostmi energetických rezerv v případě potřeby úniku.
- (2) Funkční metabolismus, který by umožňoval pohyb a lov, i v případě, že by teplota byla několik stupňů pod nulou.

4.2.4 Predace mezi pavouky aktivními v zimě – Intraguild predace (IGP)

Intraguild predace je častá v případě pavouků polyfágů (Dinter 1998; Guillebeau & All 1989; Rosenheim et al. 1995), kteří se mohou pojídat navzájem (Polis et al. 1989; Gunnarsson 1985), či živit jinými přírodními nepřáteli, například hmyzem (Dinter 1998, 2002; Guillebeau & All 1989; Polis & McCormick 1986).

Šplhalka keřová *Anyphaena accentuata* (Walckenaer 1802) a listovníci *Philodromus spp.* jsou druhy pavouků, kteří jsou aktivní v zimě. Jejich predace byla zkoumána na základě teplot ovzduší mezi $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Nejnižší stupeň pro šplhalky (*Anyphaena*) byl naměřen $-3,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, kdežto u listovníků (*Philodromus spp.*) byla tato teplota vyšší a to $-1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$. Pokud tedy teplota klesne na $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ a méně, je dravost u šplhalek (*Anyphaena*) větší než u listovníků (*Philodromus*

spp.). Naopak při sledování maximálních hranic teplot u těchto druhů bylo zjištěno, že pro druh šplhalek (*Anyphaena*) je to 15 °C, kdežto u listovníků (*Philodromus spp.*) je to až 30 °C, díky čemuž můžeme určit, že pokud teplota vystoupá na 30 °C, druh listovníků (*Philodromus spp.*) bude mít mnohem větší šanci oproti druhu šplhalek (*Anyphaena*), kterým začne výrazně stoupat mortalita (Korenko et al. 2010).

S. Korenko & S. Pekár (2010) při pokusu zjistili, že 86 % bezobratlých, nalezených v pastích ovocných sadů, byly predátoři. A právě zde byli dominantní skupinou (72 %) pavouci různých druhů a velikostí těla. Větší druhy pak byly odděleny od menších druhů, aby nedošlo k predaci. Právě druhy obývající kůry stromů, jako šplhalky (*Anyphaena*) a listovníci (*Philodromus spp.*), jsou v zimě aktivní a mohou se tak živit právě díky predaci na menších pavoucích. Analýza jejich množství odhalila negativní vztahy mezi těmito již zmíněnými druhy a dalšími pavouky. Po pokusu s pastmi během zimního období byl nalezen velký počet těchto druhů, potvrzující jejich zimní aktivitu.

V první části experimentu, kdy pavouci přezimují v kartonových pásech v řízených podmínkách, byla pozorována mortalita pavouků jak u druhů listovníků (*Philodromus*), tak šplhalek (*Anyphaena*) kvůli jejich mezidruhovému predaci. Tato mortalita byla ale také ovlivněna poměrem velikosti – větší požírali menší. Přítomnost alternativní kořisti, snovačkovitých (*Theridiidae*), neměl efekt na jejich mortalitu, ale přítomnost úkrytů ano. V tomto případě měli menší druhy menší mortalitu než v případě bez možnosti úkrytu. Korenko & Pekár (2010) vyvodili závěr, že **intraguild predace** mezi v zimě aktivními pavouky tedy může vést až ke snížení jejich populace v zimě, ale zároveň také ke snížení přírodních nepřátel pro jiné druhy.

5 Závěr

Cílem mé bakalářské práce bylo shrnout formou literární rešerše informace o v zimě aktivních pavoucích (Araneae). Nejprve jsem se zaměřila na důležité termíny pro toto téma – AFPs, tedy nemrznoucí látku v glycerolu, která je obsažena v hemolymfě, díky čemuž následně mohou pavouci odolávat nízkým teplotám, což je ale následně spojené s akumulací malých molekul cukru a polyhydričních alkoholů, kterým říkáme kryoprotektanty. Výslednou toleranci vůči nízkým teplotám pak nazýváme právě SCP hodnota (supercooling point), což je pro pavouky teplota ukazující, kdy tkáň těla zamrzne a klesne tak na smrtelné minimum.

SCP hodnota se tak zdála být ideálním ukazatelem pro odolnost pavouků vůči nízkým teplotám. Po prostudování literatury jsem ale zjistila, že se SCP hodnoty stejných druhů někdy velice liší a to i v případě, že jsou ve stejném prostředí. Vystává tedy otázka, proč některé druhy pavouků s nízkou odolností proti chladu přesto přežijí velmi nízké teploty v dostatečném množství. Část odpovědi zřejmě spočívá v tom, že každý druh produkuje některé zvláště odolné jedince nebo, že někteří jedinci najdou obzvláště dobře chráněná místa pro přezimování. Ikdyž pavouci (Aranea) patří mezi exotermní druhy, a tudíž jejich teplota těla je přímo závislá na okolním prostředí, stále mají mnoho schopností adaptace – hibernace, vyvinutí rezistence vůči chladným podmínkám v daném prostředí a nakonec samotná adaptace metabolismu, díky které se poté mohou pavouci pohybovat či lovit potravu. Přesto by bylo ale žádoucí provést další studie pavouků zaměřené na toto téma.

6 Literatura

- Aitchison CW. 1978. Spiders active under snow in southern Canada. Syrup. Zool. See. London, 42: 139-148.
- Aitchison CW. 1979. Winter-active subnivean invertebrates in southern Canada. 1. Collembola. Pedobiologia, 19(2): 113-120.
- Aitchison CW. 1981. Feeding and growth of *Coelotes atropos* (Agelenidae, Araneae) at low temperatures. Journal of Arachnology, 9: 327-330.
- Aitchison CW. 1984. The phenology of winter-active spiders. Journal of Arachnology, 12: 249-271.
- Aitchison CW. 1987. Feeding ecology of winter-active spiders. pp. 264-273. In: Nentwig W. (ed). Ecophysiology of spiders. Springer-Verlag, 1987.
- Almquist S. 1970. Thermal tolerances and preferences of some dune-living spiders. Oikos: 230-235.
- Anderson JF. & Prestwich KN. 1985. The physiology of exercise of spiders at and above maximal aerobic capacity in a theraphosid (tarantula) spider, *Brachypelma smithii* (F.O. Pickard-Cambridge). Journal of Comparative Physiology B, 155: 529-539.
- Baust JG. & Edwards JS. 1979. Mechanisms of freezing tolerance in an Antarctic midge, *Belgica antarctica*. Physiological Entomology, 4(1): 1-5
- Biere JM. & Uetz GW. 1981. Web orientation in the spider *Micrathena gracilis* (Araneae: Araneidae). Ecology, 62: 336-344.
- Blackwall J. 1841. XLII. The Difference in the Number of Eyes with which Spiders are provided proposed as the Basis of their Distribution into Tribes; with Descriptions of newly discovered Species, and the Characters of a new Family and three new Genera of Spiders. Transactions of the Linnean Society of London, (4): 601-670.
- Blanke B. 1972. Untersuchungen zur Oekophysiologie and Oekethologic von *Cyrtophora citricola* Forskal (Araneae: Araneidae) in Andulusien. Forma et Functio, 5 :125-560.
- Block W. & Young SR. 1978. Metabolic adaptations of Antarctic terrestrial micro-arthropods. Comp. Biochem. Physiol., 61A: 363-368.
- Bogya S. (1999). Spiders (Araneae) as polyphagous natural enemies in orchards. Bogya.

- Bogya S. & Mols PJM. 1996. The role of spiders as predators of insect pests with particular reference to orchards: a review. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.*, 31: 83-159.
- Bogya S., Szinetár CS. & Markó V. 1999. Species composition of spider (Araneae) assemblages in apple and pear orchards in the Carpathian Basin. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica*, 34: 99-121.
- Bower LF. & Snetsinger R. 1985. Tree bark as an overwintering niche for spiders (Araneae) in an oak-maple forest edge. *Melsheimer entomological series*.
- Buchar J. 1968. A winter trip among spiders. *Czech. Ziva* 16: 24-25
- Buchar J. & Růžička V. 2002. Katalog pavouků České republiky. Peres Publ., Praha, 350 pp.
- Buche W. 1966. Beiträge zur ökologie und biologie winterreifer kleinspinnen mit besonderer berücksichtigung der linyphiiden *Macrargus rufus rufus* (Wider), *Macrargus rufus carpenteri* (Cambridge) und *Centromerus silvaticus* (Blackwall). *Zoomorphology* (57), 4: 329-448.
- Carrel JE. 1978. Behavioural thermoregulation during the winter in an orb-weaving spider. *Symp. Zool. Soc. London*, 4: 41-51.
- Catley KM. 1992. Super-cooling and its ecological implications in *Coelotes atropos* (Araneae, Agelenidae). *Journal of Arachnology*, 20: 58-63.
- Clegg JS. 2001. Cryptobiosis – a peculiar state of biological organization. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 128(4): 613-624.
- Cloudsley-Thompson JL. 1957. Studies in diurnal Rhythms – V. Nocturnal ecology and water-relations of the British cribellate spiders of the genus *Cinoflo*. *Bl. J. Linn. Soc. Zool.*, 43: 134.
- Collatz KG. 1973. Temperature-dependent storage processes in crayfish and spiders. In *Effects of temperature on ectothermic organisms*. Springer, Berlin, Heidelberg: 195-199
- Collatz KG. & Mommsen T. 1974. Lebensweise und jahreszyklische Veränderung des Stoffbestandes der Spinnen *Tegeneria atrica* C. L. Koch (Agelenidae). *J. Comp. Physiol.*, 91: 91-109.
- Crawford CS. & Riddle WA. 1974. Cold hardiness in centipedes and scorpions in New Mexico. *Oikos*: 86-92.
- Danks VH. 1978. Modes of seasonal adaptation in the insects: I. Winter survival. *Canadian Entomologist*. 110. 1167-1205.

- Dinter A. 1998. Intraguild predation between erigonid spiders, lacewing larvae and carabids. *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5): 163-167.
- Dinter A. 2002. Microcosm studies on intraguild predation between female erigonid spiders and lacewing larvae and influence of single versus multiple predators on cereal aphids. *Journal of Applied Entomology*, 126(5): 249-257.
- Dondale CD. & Legendre R. 1971. Winter diapause in a Mediterranean population of *Pisaura mirabilis* (Clerck). *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, 2: 6-10.
- Duffey E. 1962. A population study of spiders in limestone grassland, the field-layer fauna. *Oikos*: 15-34.
- Duman JG. 1979. Subzero temperature tolerance in spiders: The role of thermal hysteresis factors. *J. Comp. Physiol.*, 131: 347-352.
- Edgar WD. 1971. Seasonal weight changes are structure, natality and mortality in the wolf spider *Pardosa lugubris* Walck. In Central Scotland. *Oikos*, 22: 84-92.
- Edgar W. & Loenen M. 1974. Aspects of the overwintering habitat of the wolf spider *Pardosa lugubris*. *J. Zool. Lond.*, 172 :383-388.
- Engelhardt W. 1964. Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C. L. Koch, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 54: 219-329.
- Foelix RF. 1996. *Biology of Spiders*. 2nd Ed. Oxford University Press, NY.
- Guillebeau LP. & All JN. 1989. *Geocoris* spp. (Hemiptera: Lygaeidae) and the striped lynx spider (Araneae: Oxyopidae): cross predation and prey preferences. *Journal of economic entomology*, 82(4): 1106-1110.
- Gunnarsson R. 1985. Interspecific predation as a mortality factor among overwintering spiders. *Oecologia*, 65: 498-502.
- Hågvar S. 1973. Ecological studies on a winter-active spider *Bolyphantes index* (Thorell) (Araneida, Linyphiidae). *Norsk. Entomol. Tidsskr.*, 20: 309-314.
- Hågvar S. & Greve L. 2004. Winter activity flies (Diptera, Brachycera) recorded on snow – a long-term study in Norway. *Stud. Dipterol.* 10(2): 401-421.
- Hodge MA. 1987. Macrohabitat selection by the orb weaving spider, *Micrathena gracilis*. *Psyche*, 94: 347-361.

- Holmquist AM. 1931. Studies in arthropod hibernation. III. Temperatures in forest hibernacula. *Ecology*, 12: 387-400.
- Horton DR., Miliczky ER., Broers DA., Lewis RR. & Calkins CO. 2001. Numbers, diversity, and phenology of spiders (Araneae) overwintering in cardboard bands placed in pear and apple orchards of central Washington. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3): 405-414.
- Horton DR. 2004. Phenology of emergence from artificial overwintering shelters by some predatory arthropods common in pear orchards of the Pacific Northwest. *Journal of Entomological Society of British Columbia* December 101, 108.
- Huhta V. 1965. Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests. *Annales Zoologici Fennici*, 2: 260-301.
- Huhta V. & Viramo J. 1979. Spiders active on snow in northern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 16: 169–176.
- Humphreys WF. 1974. Behavioural thermoregulation in a wolf spider. *Nature*, 251: 502-503.
- Humphreys WF. 1976. The influence of burrowing and thermoregulatory behaviour on the water relations of *Geolycosa godeffroyi* (Araneae: Lycosidae), an Australian wolf spider. *Oecologia*, 21: 291-311.
- Humphreys WF. 1987. The thermal biology of the wolf spider *Lycosa tarantula* (Araneae: Lycosidae) in Northern Greece. *Bul. Brit. arachnol. Soc.* 7, 4: 117-122.
- Husby JA. & Zachariassen KE. 1980. Antifreeze agents in the body fluid of winter active insects and spiders. *Experientia*, 36: 963-964.
- Jennings DT. 1972. An overwintering aggregation of spiders (Araneae) on cottonwood in New Mexico. *Entomol. News*, 83: 61-67.
- Kirchner W. 1965. Wie überwintert die Schilfradspinne *Araneus cornutus*. *Nat. Mus.*, 95: 163-170.
- Kirchner W. & Kestler P. 1969. Untersuchungen zur kalteresistenz der schilfradspinne *Araneus cornutus* (Araneidae). *J. Insect Physiol.*, 15: 41-53.
- Kirchner W. 1973. Ecological aspect of cold resistance in spiders (A comparative study). In: Weiser W. (ed), *Effects of Temperature on Ectothermic Organisms*. Springer-Verlag, New York: 271-279

- Kirchner W. 1987. Behavioural and physiological adaptations to cold. In: Nentwig W. (ed). Ecophysiology of spiders. Springer-Verlag, 1987: 66-77
- Kirchner W. & Kullmann AE. 1975. Überwinterung und Kalteresistenz der Haubennetzspinnenarten *Theridion impressum* (L. Koch) und *Theridion sisypium* (Clerck) (Araneae, Theridiidae). Dechenia.
- Korenko S. & Pekár S. 2010. Is there intraguild predation between winter-active spiders (Araneae) on apple tree bark?. Biological Control, 54(3): 206-212.
- Korenko S., Pekar S. & Honěk A. 2010. Predation activity of two winter-active spiders (Araneae: Anyphaenidae, Philodromidae). Journal of Thermal Biology, 35(2): 112-116.
- Krakauer T. 1972. Thermal responses of the orbweaving spider *Nephila clavipes* (Araneae: Argiopidae). Amer. Midl. Natur., 88: 246 – 250.
- Kurihara K. 1979. Photoperiodic regulation of winter diapause in the grass spider. Experientia, 35: 1479-1480.
- Kůrka A., Řezáč M., Macek R. & Dolanský J. 2015. Pavouci České republiky. Academia. Praha.
- Lee R. E., Jr & Baust J. G. 1985. Low temperature acclimation in the desert spider, *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). Journal of Arachnology, 13: 129-136.
- Leech RE. 1966. The spiders (Araneida) of Hazen Camp 81° 49'N, 71° 18'W. Quaestiones Entomologicae, 2: 153-212.
- Li D. & Jackson RR. 1996. How temperature affects development and reproduction in spiders: A review. J. therm. Biol. (21), 4: 245-274.
- Meryman HT. 1974. Freezing injury and its prevention in living cells. Ann. Rev. Biophys. Bioengng, 3: 341-363.
- Miyashita K. 1969. Effects of locomotory activity, temperature, and hunger on the respiratory rate of *Lycosa tinsignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae). Appl Entomol Zool, 4: 105-113.
- Moulder BC. & Reichle DE. 1972. Significance of spider predation in the energy dynamics of forest floor arthropod communities. Ecological Monographs 42, 4: 473-498.
- Pekár S. 1999. Some observations on overwintering of spiders (Araneae) in two contrasting orchards in the Czech Republic. Agriculture, Ecosystems and Environment, 73: 205–210.

- Polis GA. & McCormick SJ. 1986. Scorpions, spiders and solpugids: predation and competition among distantly related taxa. *Oecologia*, 71(1): 111-116.
- Polis GA., Myers CA. & Holt RD. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1): 297-330.
- Pulz R. 1986. Temperature-related behavior and temperature perception in spiders: review of present knowledge. In: Nachtigall, W., H. Laudien (eds): *Thermal Relations in Animals and Man*. Biona-Report 4, Akad. Wiss. Mainz. Fischer, Stuttgart, p. 41.
- Riddle WA. & Pugach S. 1976. Cold hardiness in the scorpion, *Paruroctonus aquilonalis*. *Cryobiology* 13(2): 248-253
- Riddle WA. 1981. Thermal relations of respiration in the garden spider, *Argiope aurantia*, during early development and overwintering. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 69(4): 759-765
- Riechert SE. & Bishop L. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology*, 71(4), 1441-1450.
- Ring R. A. & Tesar D. 1980. Cold-hardiness of the arctic beetle, *Pytho americanus* Kirby Coleoptera, Pythidae (Salpingidae). *Journal of Insect Physiology*, 26(11): 763-774.
- Robinson MH. & Robinson B. 1974. Adaptive complexity: the thermoregulatory postures of the golden web spider *Nephila clavipes*, at low latitudes. *Am. Midl. Nat.*, 92: 306-396.
- Rosenheim JA., Kaya HK., Ehler LE., Marois JJ. & Jaffee BA. 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological control*, 5(3): 303-335.
- Salt RW. 1950. Time as a factor in the freezing of undercooled insects. *Can. J. Res. Sect. D*, 28: 285-291.
- Salt RW. 1953. The influence of food on cold-hardiness of insects. *Can. Entomol.* 85, 261-269
- Salt RW. 1961. Principles of insect cold-hardiness. *Ann. Rev. Entomol.*, 6: 55-73.
- Salt RW. 1963. Delayed inoculative freezing of insects. *The Canadian Entomologist*, 95(11): 1190-1202.
- Salt RW. 1968. Location and quantitative aspects of ice nucleators in insects. *Can. J. Zool.*, 46: 329-333.

- Sanborn A. 2004. Thermoregulation in insects. In: Capinera J. L. (ed) Encyclopedia of Entomology. Vol 3. Kluwer Academic Press: 2223-2225.
- Savory TH. 1977. Aracnida. Acad. Press, London, New York, San Francisco.
- Schaefer M. 1976a. An analysis of diapause and resistance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (Araneida; Linyphiidae). A contribution to winter ecology. Oecologia, 25: 155-175.
- Schaefer M. 1976b. Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida). Zool. Jb. Syst., 103: 127-289.
- Schaefer M. 1977. Winter ecology of spiders (Araneida). Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 83:113–134.
- Sømme L. 1965. Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects. Canadian Journal of Zoology, 43(5): 765-770.
- Sømme L. 1979. Overwintering ecology of alpine Collembola and oribatid mites from the Austrian Alps. Ecological Entomology, 4(2): 175-180
- Sømme L. 1981. Cold tolerance of alpine, Arctic, and Antarctic Collembola and mites. Cryobiology 18(2): 212-220
- Sømme L. 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology 73(4): 519-543.
- Sømme L. & Block W. 1982. Cold Hardiness of Collembola at Signy Island, Maritime Antarctic. Oikos, 38(2): 168-176.
- Sømme L. & Conradi-Larsen EM. 1977. Cold-Hardiness of Collembolans and Oribatid Mites from Windswept Mountain Ridges. Oikos, 29(1): 118-126.
- Szymkowiak P. 1997. *Brommella falcigera* (Balogb, 1935), a rare European spider. Proc. 16th Europ. Coll. Arachnol, 295, 299.
- Štambuk A. & Erben R. 2002. Wolf spiders (Araneae: Lycosidae) on the overgrowing peat bog in Dubravica (north-western Croatia). Arachnologische Mitteilungen, 24: 19-34
- Tanaka K. 1996. Seasonal and Latitudinal Variation in Supercooling Ability of the House Spider, *Achaearanea tepidariorum* (Araneae: Theridiidae). Functional Ecology (10) 2: 185-192.
- Thaler K. & Steiner HM. 1975. Winteraktive Spinnen auf einem Acker bei Großenzersdorf (Niederösterreich). Anzeiger für Schädlingskunde, 48(12): 184-187.

- Tischler W. 1967. Zur Biologie und Ökologie des Opflioniden *Mitopus morio* F. Biol. Zbl. 86, 473, 84.
- Topp W. & Smetana A. 1998. Distributional pattern and development of the winter-active beetle *Quedius peltatus* (Staphylinidae). Global Ecology & Biogeography Letters, 7(3): 189-195.
- Tretzel E. 1961. Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae). Z. Morph. Ökol. Tiere, 50: 375-542.
- Wolska H. 1957. Preliminary investigations on the thermic preference of some insects and spiders in snow. Biol. film. Krakow, 5: 195-208.
- World Spider Catalog. 2019. World Spider Catalog. Version 20.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on {08.03.2019}. doi: 10.24436/2
- Young SR. & Block W. 1980. Experimental studies on the cold tolerance of *Alaskozetes antarcticus*. Journal of Insect Physiology 26(3): 189-200.
- Zachariassen KE. 1985. Physiology of cold tolerance in insects. Physiol. Rev. 65: 799-832.

7 Samostatné přílohy

Tabulka 2 – SCP hodnoty různých druhů pavouků aktivních v zimě (Kirchner 1987)

Český název druhu	Latinský název	Lokalita k přezimování	Přezimující stadium vývoje	Mění se SCP hodnota?	SCP (°C)	Reference
Čeď plachetnatkovití (Linyphiidae)						
plachetnatka keřová	<i>Linyphia triangularis juniperina</i>	Svrchní vrstva půdy	Vajíčko		-24,3	Schaefer (1976a)
plachetnatka zahradní	<i>Linyphia hortensis</i>	Svrchní vrstva půdy	Juvenil		-16,4	Schaefer (1976a)
plachetnatka vlnopruhá	<i>Neriere angulifera</i>	Horní vegetace	Juvenil		-17,4	Schaefer (1976a)
plachetnatka přízemní	<i>Floronia exornata</i>	Horní vegetace	Vajíčko		-30,5	Schaefer (1976a)
plachetnatka kořenová	<i>Bolephthyphantes indexoides</i>	Sněhové štěrby	Adult		-15,3	Hågvar (1973)
plachetnatka mokřinná	<i>Bathypantes approximatus</i>	Svrchní vrstva půdy	Adult		-10,7	Schaefer (1976a)
plachetnatka tmavá	<i>Bathypantes pallidus</i>	Trsy trávy	Adult		-8,2	Schaefer (1976a)
plachetnatka vlhkomilná	<i>Bathypantes gracilis</i>		Adult		-9,9	Schaefer (1976a)
plachetnatka pozemní	<i>Formiphantes lephthyphantiiformis</i>	Svrchní vrstva půdy	Adult		-10,8	Schaefer (1976a)
	<i>Tallusia experta</i>	Svrchní vrstva půdy	Adult		-7,1	Schaefer (1976a)
plachetnatka lesní	<i>Centromerus sylvaticus</i>		Adult	Ne	-5,2	Schaefer (1976a)
plachetnatka štetinatá	<i>Centromerita concinna</i>		Adult	Ne	-5,7	Schaefer (1976a)
plachetnatka rudohnědá	<i>Macrargus rufus minutus</i>	Svrchní vrstva půdy	Adult		-7,0	Schaefer (1976a)
plachetnatka listová	<i>Microneta viaria</i>	Svrchní vrstva půdy	Adult		-11,3	Schaefer (1976a)
plachetnatka šetkovitá	<i>Allomengea scopigera</i>		Vajíčko		-28,3	Schaefer (1976a)
plachetnatka nákorň	<i>Drapetisca bicruris</i>	Horní vegetace	Vajíčko		-28,3	Schaefer (1976a)
plachetnatka skvrnitá	<i>Stemonyphantes blauveltae</i>		Adult	Ano	-15,0	Schaefer (1976a)
	<i>Hylyphantes graminicola</i>	Duté rostlinné stonky	Juvenil, Adult		-20,1	Schaefer (1976a)
pavučenka rudonohá	<i>Gongylidium rufipes</i>	Duté rostlinné stonky	Juvenil		-16,0	Schaefer (1976a)
pavučenka dvoulaločná	<i>Hypomma bituberculatum</i>	Duté rostlinné stonky	Juvenil		-11,0	Schaefer (1976a)

pavučenka vtlačená	<i>Oedothorax retusus</i>		Juvenil		-11,6	Schaefer (1976a)
Čeled' snovačkovití (Theridiidae)						
snovačka doubravní	<i>Paidiscura pallens</i>	Horní vegetace	Juvenil		-21,8	Schaefer (1976a)
snovačka pečující	<i>Phylloneta impressa</i>	Horní vegetace	Juvenil		od -21 až -24	Kirchner a Kullman (1975)
snovačka smrčková	<i>Theridion sisyphium</i>	Horní vegetace	Juvenil		od -21 až -25	Kirchner a Kullman (1975)
	<i>Theridion musivivum</i>	V domech	Juvenil		-11,4	Kirchner (1973)
	<i>Parasteatoda simulans</i>	V domech	Juvenil, Adult		-8,2	Kirchner (1973)
snovačka kaštanová	<i>Steatoda castanea</i>	V domech			-9,5	Kirchner (1973)
snovačka půdní	<i>Steatoda triangulosa concolor</i>	V domech	Adult		-10,9	Kirchner (1973)
Čeled' temnomilovití (Nesticidae)						
temnomil sklepní	<i>Nesticus cellulanus noctivagus</i>	Mezi kameny	Juvenil, Adult	Ne	-4,7	Kirchner a Kullman (1975)
Čeled' křížákovití (Araneidae)						
křížák zelený	<i>Araniella opisthographa</i>	Horní vegetace	Juvenil		-20,2	Schaefer (1976a)
křížák rákosní	<i>Larinioides suspicax</i>	Duté rostlinné stonky	Juvenil, Adult	Ano	-22,8	Kirchner (1973)
křížák vířivý	<i>Cyclosa conica dimidiata</i>	Horní vegetace			-21,4	Schaefer (1976a)
křížák lesklý	<i>Singa nitidula</i>	Duté rostlinné stonky	Juvenil		-21,4	Kirchner (1973)
Čeled' čelistnatkovití (Tetragnathidae)						
čelistnatka perleťová	<i>Tetragnatha montana timorensis</i>	Horní vegetace	Juvenil	Ano	-18,4	Schaefer (1976a)
meta podzimní	<i>Metellina mengei</i>	Svrchní vrstva půdy	Vajíčko		-24,0	Schaefer (1976a)
meta temnostní	<i>Meta japonica</i>	V jeskynních	Adult		-4,0	Kirchner (1973)
čelistnatka obojživelná	<i>Pachygnatha degeeri</i>	Svrchní vrstva půdy a duté rostl.stonky	Adult	Ne	od -5,8 až -8,4	Schaefer (1976a), Kirchner (1973)
čelistnatka Listerova	<i>Pachygnatha listeri</i>	Trsy trávy	Adult		-10,1	Kirchner (1973)
Čeled' třesavkovití (Pholcidae)						
třesavka velká	<i>Smeringopus pallidus</i>	V domech	Adult	Ne	-4,7	Schaefer (1976a)

Čeleď pokoutníkovití (Agelenidae)						
pacedivečka podzimní	<i>Cicurina cicur</i>	Pod kameny	Adult		-6,7	Kirchner (1973)
punčoškář zemní	<i>Coelotes xinjiangensis</i>	Pod kameny	Adult		-6,2	Kirchner (1973)
pokoutník hajní	<i>Histopona torpida</i>	Pod kameny		Ne	-6,5	Kirchner (1973)
	<i>Coelotes spec.</i>	Pod kameny	Juvenil	Ne	-6,0	Kirchner (1973)
Čeleď skákavkovití (Salticidae)						
skákavka bělovlasá	<i>Euophrys kataokai</i>	Trsy trávy	Juvenil		-9,8	Schaefer (1976a)
skákavka velká	<i>Marpissa muscosa</i>	Pod kůrou	Adult		-17,7	Schaefer (1976a)
Čeleď slíd'ákovití (Lycosidae)						
slíd'ák hajní	<i>Pardosa koponeni</i>	Pod kameny	Juvenil	Ne	-6,8	Kirchner (1973)
slíd'ák menší	<i>Pardosa pullata jugorum</i>	Trsy trávy	Juvenil		-13,1	Schaefer (1976a)
slíd'ák písečný	<i>Arctosa perita latithorax</i>	V půdě	Adult	Ne	-11,0	Schaefer (1976a)
slíd'ák bažinný	<i>Pirata piraticus moravicus</i>		Juvenil	Ano	-14,5	Schaefer (1976a)
Čeleď listovníkovití (Philodromidae)						
	<i>Philodromus spec.</i>	Horní vegetace, pod kůrou	Juvenil	Ano	od -19,9 až -26,2	Kirchner (1973), Duman (1979)
listovník zlatolesklý	<i>Philodromus buchari</i>	Horní vegetace	Juvenil		-24,7	Schaefer (1976a)
listovník mokřadní	<i>Thanatus striatus</i>		Juvenil	Ano	-24,6	Schaefer (1976a)
Čeleď západníkovití (Clubionidae)						
západník rákosní	<i>Clubiona phragmitis</i>	Duté rostlinné stonky	Adult	Ano	od -16,1 až -20,0	Schaefer (1976a), Kirchner (1973)
	<i>Clubiona spec.</i>	Pod kůrou	Juvenil		od -12,9 až -15,9	Kirchner (1973), Duman (1979)
Čeleď segestrovití (Segestriidae)						
segestra podkorní	<i>Segestria senoculata castrodunensis</i>	Pod kůrou	Adult		-14,7	Schaefer (1976a)
Čeleď stepníkovití (Eresidae)						
stepník rudý	<i>Eresus hermani</i>	V půdě	Adult		-16,6	Kirchner (1973)