

Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních
zdrojů**

Katedra etologie a zájmových chovů



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Ekologie a rozšíření křížáka pruhovaného *Argiope
bruennichi* (Araneae, Araneidae) v Evropě
Bakalářská práce**

**Ing. et Ing. Anna Kovářová
Speciální chovy**

doc. Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci " Ekologie a rozšíření křížáka pruhovaného *Argiope bruennichi* (Araneae, Araneidae) v Evropě" 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 3.5.2021



Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D. za trpělivé vedení mé bakalářské práce, jeho připomínky, rady i poskytnutí fotografií.

Ekologie a rozšíření křížáka pruhovaného *Argiope bruennichi* (Araneae, Araneidae) v Evropě

Souhrn

Tato práce je zaměřena na křížáka pruhovaného *Argiope bruennichi*. První část práce je věnována ekologii tohoto druhu. Je uveden popis vzhledu obou pohlaví druhu a také informace, které vysvětlují možný důvod specifického zbarvení. Pozornost je věnována preferovanému stanovišti křížáka pruhovaného, které dokazuje jeho velkou přizpůsobivost. Další kapitoly jsou věnovány predanční strategii a preferenci kořisti. Je uváděno, že většinu jeho kořisti tvoří rovnokřídlí, ale další výzkum dokázal, že pavouk akceptuje i jinou kořist.

Práce pojednává také o rozmnožování, které je typické sexuálním kanibalismem. Až 80 % samců je zabito a zkonsumováno při prvním pokusu o spáření se samicí. Dále práce pojednává o variabilitě strategií pro úspěšné spáření - monogynii a bigynii.

V další části jsou prezentovány poznatky o snovací činnosti křížáka pruhovaného. Popsáno je umístění pavučin a tvorba typického stabilimenta – jeho funkce a význam pro lov kořisti.

Druhá část práce je věnována rozšíření tohoto druhu. Křížák pruhovaný byl původně objeven ve středomoří, s ojedinělými lokacemi ve vnitrozemí (například okolí Berlína). Během let se pavouk začal rychle šířit směrem k severnímu pólu i do vyšších nadmořských výšek. Objeven byl i v severských státech například ve Švédsku, Norsku nebo Finsku. Jeho úspěšné šíření je často spojováno se změnami klimatu. Napomáhá mu v tom i schopnost tzv. „ballooningu“, díky kterému se mladí pavouci mohou v případě vhodných klimatických podmínek šířit i na značně velké vzdálenosti. V další části práce jsou uvedeny poznatky z genetického výzkumu tohoto druhu a propojení s úspěšným šířením křížáka pruhovaného.

Klíčová slova: invazní druh, nepůvodní druh, pavouk, adaptace, Araneae

Ecology and distribution of wasp spider *Argiope bruennichi* (Araneae, Araneidae) in Europe

Summary

This thesis is focused on the wasp spider *Argiope bruennichi*. The first part of the thesis is devoted to the ecology of this species. There is a description of the appearance of both sexes of the species and information explaining the possible reason for the specific coloration. Attention is paid to the preferred habitat of the wasp spider, which proves its great adaptability. The next chapters are devoted to predation strategy and prey preference. The most common prey of the wasp spider is Orthoptera, but another research has shown that the spider accepts also other prey.

The thesis also deals with reproduction, which is typical of sexual cannibalism. Up to 80% of males are killed and consumed on the first attempt to mate with a female. Furthermore, the thesis deals with the variability of strategies for successful mating - monogyny and bigyny.

The next section presents findings on the weaving activity of the wasp spider. The location of the webs and the creation of a typical stabiliment are described - its function and significance for prey hunting.

The second part of the thesis is devoted to the expansion of this species. The wasp spider was originally discovered in the Mediterranean, with isolated locations inland (for example, around Berlin). Over the years, the spider began to spread rapidly toward the North Pole and higher altitudes. It has also been discovered in the Nordic countries, for example in Sweden, Norway or Finland. Its successful spread is often associated with climate change. The ability called "ballooning" also helps him in this, thanks to which young spiders can spread even over great distances in the case of suitable climatic conditions. The next part of the thesis presents findings from genetic research of this species and the connection with the successful spread of the wasp spider.

Keywords: invasive species, non-native species, spider, adaptation, Araneae

Obsah

1	Úvod	7
2	Cíl práce	8
3	Literární rešerše	9
3.1	Popis křížáka pruhovaného (<i>Argiope bruennichi</i>)	9
3.1.1	Vzhled	9
3.1.2	Způsob života	11
3.1.3	Preference stanoviště	12
3.1.4	Potrava	13
3.1.5	Rozmnožování	16
3.1.5.1	Sexuální kanibalismus	19
3.1.6	Tvorba pavučin	22
3.2	Rozšíření křížáka pruhovaného (<i>Argiope bruennichi</i>)	25
3.2.1	Šíření větrem – „balloning“	26
3.2.2	Globální oteplování	29
3.2.3	Rozšíření křížáka pruhovaného ve spojení s genetikou	32
4	Závěr	34
5	Literatura	37
6	Seznam použitých zkratk a symbolů	41
7	Seznam použitých obrázků	42
8	Seznam grafů	43

1 Úvod

Řád pavouci (Araneae) je rozšířen po celém světě. Kromě vzduchu a moře obývají každé prostředí. Jejich primární kořistí je hmyz. Tělo je rozděleno na hlavohrud' a zadeček, charakteristické pro ně jsou 4 páry končetin a chelicery (Foelix 2010). V současnosti je popsáno téměř 49500 druhů rozdělených do 4215 rodů a 129 čeledí (World Spider Catalog 2021). Jednou z nejvíce zastoupených čeledí jsou křížákovití (Araneidae). Jedná se středně velké druhy, většinou pestře zbarvené, s výraznou kresbou. Samice bývají větší než samci. Mají charakteristické uspořádání osmi očí – umístěny jsou ve dvou řadách, kdy čtyři střední oči jsou umístěny ve tvaru čtverce uprostřed hlavy a poslední dva páry očí jsou od ostatních výrazně vzdáleny (Kůrka et al. 2015). Zástupci této čeledi budují kruhové sítě, které se liší u jednotlivých rodů. Sítě bývají ve vegetaci umístěny téměř vertikálně. Pavouci na svou kořist čekají většinou ve středu sítě. Často dochází k sexuálnímu kanibalismu (Kůrka et al. 2015). Čeleď obsahuje 177 rodů s 3058 druhy. (World Spider Catalog 2021). Rod křížák (*Argiope*) zahrnuje 88 druhů (World Spider Catalog 2021). Patří zde velcí a většinou výrazně zbarvení jedinci, kteří pocházejí převážně z tropů (Kůrka et al. 2015).

Tato práce je zaměřena na ekologii a rozšíření křížáka pruhovaného (*Argiope bruennichi* Scopoli, 1772). Řešena je výrazná barevnost samic tohoto druhu pavouka (Bush et al. 2008), stanoviště, které preferuje (Bruggissera et al. 2012), i jeho zaměření na kořist. Jedná se o téměř výhradního predátora rovnokřídlých (Bratli & Hansen 2004; Kůrka et al. 2015), ale je přizpůsobivý. Další kapitolou je rozmnožování a s ním spojený sexuální kanibalismus. Dále jsou zpracovány průzkumy týkající se tvorby pavučiny s velmi výrazným stabilimentem.

Křížák pruhovaný byl původně objeven v palearktické oblasti (Kůrka et al. 2015), která je specifická vyšší teplotou. V posledních letech se velmi rychle šíří směrem na sever a osidluje oblasti, které jsou mnohem studenější než ty původní. Popsán je způsob šíření pavouka na velké vzdálenosti pomocí větru (Kůrka et al. 2015), ale také vliv globálního oteplování nebo genetiky na jeho expanzivní šíření.

2 Cíl práce

Cílem práce je vypracovat souhrnnou literární rešerši k tématu ekologie křížáka pruhovaného *Argiope bruennichi* (Araneae, Araneidae) a zpracovat dosavadní poznatky o jeho šíření v Evropě.

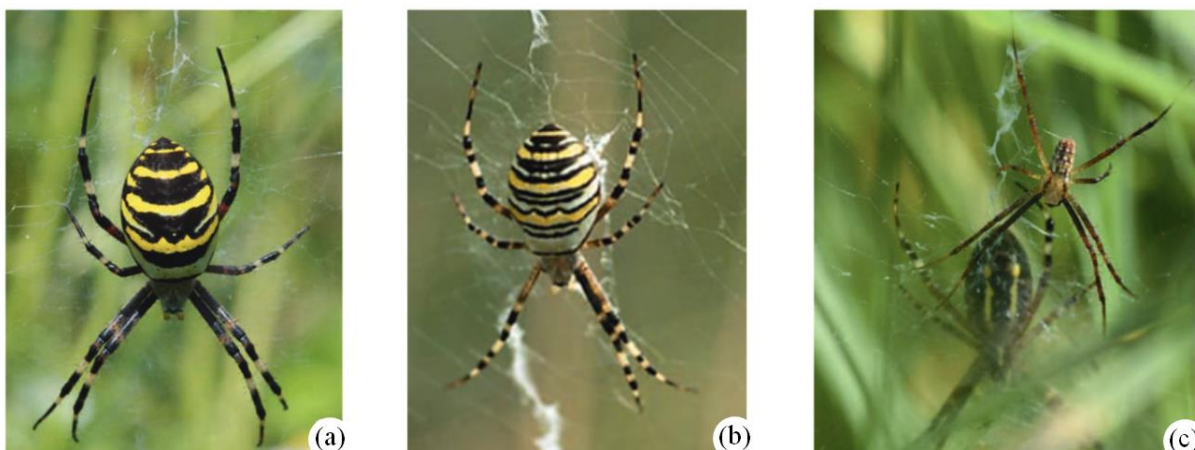
Bude prostudovaná relevantní, především zahraniční, literatura k problematice ekologie studovaného invazního druhu pavouka. Vypracování bakalářské práce bude dle harmonogramu po dohodě se školitelem.

3 Literární rešerše

3.1 Popis křížáka pruhovaného (*Argiope bruennichi*)

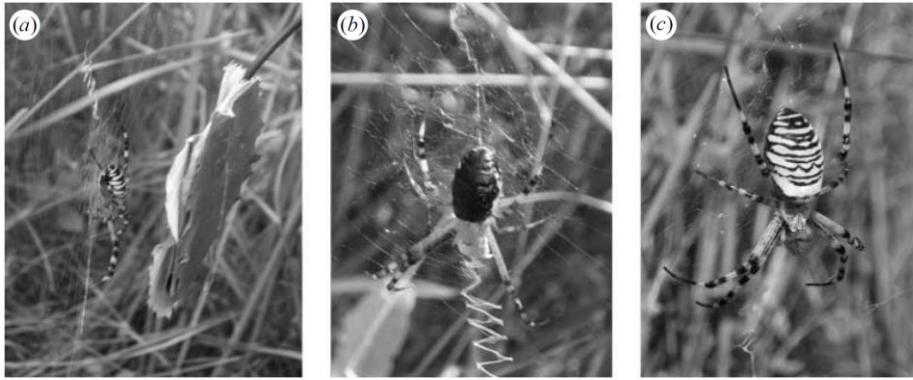
3.1.1 Vzhled

Křížák pruhovaný (*Argiope bruennichi* Scopoli, 1772) patří do čeledi křížákovití (Araneidae) a rodu křížáci (Argiope) (Kůrka et al. 2015; Nentwig et al. 2021). Zbarvení samic je velmi charakteristické, proto bývá tento druh často nezaměnitelně identifikován. Již podle názvu je zřejmé, že tělo zdobí pruhy – střídají se příčné žluté a černé s tenkým bílým lemem (Kumschick et al. 2011). Na hlavohruďi rostou stříbřité chlupy. Na nohách jsou zřetelné černé a žluté příčné kruhy. Zadeček je vejčitého až soudkovitého tvaru. Samice dosahují velikosti 14 – 18 mm (Kůrka et al. 2015). Samci jsou mnohem menší a dorůstají délky pouze 4 – 6 mm. Jsou matně hnědě zbarvení a pruhy na břichu nejsou zřetelné (Terhivuo et al. 2011). Obrázek 1 ukazuje dva typy zbarvení samice a velikostní rozdíl a zbarvení samce.



Obrázek 1: Možné zbarvení dospělé samice křížáka pruhovaného (a, b) a dospělý samec (c) se samicí v pozadí (Dolejš & Růckl 2018)

Jedním z vysvětlení pro tak výrazné zbarvení samic křížáka pruhovaného, je lákání kořisti blíže k síti a díky tomu zvýšení úspěchu při hledání potravy (Oxford & Gillespie 1998). Druhá možnost se také týká kořisti, ale má fungovat obráceně – má kořisti zabránit, aby identifikovala lovce (Gaskett 2007). Ten totiž barevně splývá s pozadím. Bush et al. (2008) zkoumali barevnost pavouka v souvislosti s úspěšností lovu. K výzkumu byly použity, díky svému zbarvení, pouze samice. První skupině zkoumaných samic byla ponechána standardní barevnost (Obrázek 2 c). Vzhled druhé skupiny samic byl také ponechán standardní, ale samice byly zastíněny štíty vyrobenými z listů, které byly umístěny poblíž pavoučích sítí pomocí tmavě zelených drátových stojanů (Obrázek 2 a). Poslední skupina sledovaných samic byla odchycena a jejich barevné pruhy byly zbarveny černou barvou (Obrázek 2 b). Světlé břicho všech samic zůstalo nezakryto. Výsledek byl interpretován celkovou kořistí, kořistí z řádu rovnokřídlých (Orthoptera) a ostatní kořistí.

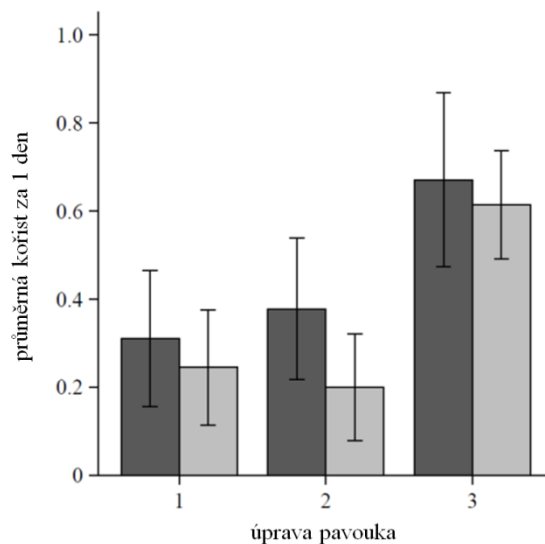


Obrázek 2: Křížák pruhovaný (a) krytý listovým štítem, (b) se začerněnými pruhy a (c) přírodně zbarvený ve studii zabývající se účelem zbarvení (Bush et al. 2008)

U všech skupin sledovaných jedinců byla obdobná plocha pavučiny i průměrná délka těla samice. Standardně zbarvený pavouk chytil průměrně dvojnásobek kořisti. A přibližně dvakrát tolik rovnokřídlých (Orthoptera) (Bush et al. 2008). Výsledky začerněných a zastíněných pavouků se významně nelišily. To podporuje hypotézu, že pavouk svým zbarvením láká kořist – svou barvou připomíná kvetoucí rostliny nebo mladé listy. Bylo předpokládáno, že kdyby došlo i k redukci barevnosti břicha začerněných pavouků, byly by rozdíly v chycené kořisti ještě větší. Graf 1 zobrazuje průměrnou kořist pavouků ve výzkumu. Výsledek naopak nepodporuje hypotézu vztahující se k maskování – to vyplývá z úspěšného lovu pavouků zakrytých listem. V tomto případě měl být pavouk skrytý před kořistí a pavučina měla vypadat jako prázdná. Kdyby platila výše zmíněná hypotéza, byly by výsledky pavouka s listovým štítem a ve standardním zbarvení podobné (Bush et al. 2008).

Bush et al. (2008) měřil spektrální odrazivost pavouka na 8 osmi různých částech jeho těla. Barevná citlivost byla založena na vnímání včel, protože jejich vizuální ekologie byla nejlépe prozkoumána. Výsledky spektrometru ukázaly, že kontrastní zbarvení křížáka pruhovaného má být detekovatelné hmyzem. Oblasti světlých a tmavých pruhů na hřbetě a na hrudníku měly odlišné výsledky od ostatních zkoumaných oblastí. Pruhy na nohou nejsou moc výrazné a hmyz je v takové míře nevnímá, což může maskovat obrys pavouka.

Zbarvení křížáka pruhovaného může také přispívat k ochraně jedince. Svým vzhledem připomíná vosy a tím může odrazovat predátory (Merilaita & Tullberg 2005). Bush et al. (2008) tuto skutečnost přímo nezkoumali, ale uvedli, že tato varianta není pravděpodobná, protože nezmizel ani jeden ze začerněných pavouků. Kůrka et al. (2015) uvádí, že pavouk běžně sedí nehybně na bílé středové plošce sítě



Graf 1: Průměrná kořist rovnokřídlých (světle šedé sloupečky) a kořist bez rovnokřídlých (tmavě šedé sloupečky) za den (1 - jedinci zakrytí štítem; 2 - začernění jedinci; 3 - jedinci přirozeně zbarvení) (Bush et al. 2008)

hlavohrudí dolů. A při jakémkoliv vyrušení síť prudce rozkmitá, takže možný predátor ho vidí rozostřeně, to jej také chrání.

3.1.2 Způsob života

Na jaře se v přírodě začínají objevovat mladí pavouci, kteří opouštějí kokony. Během dvou až tří měsíců dospívají a rozmnožují se. Samci se obvykle po první kopulaci stávají obětí sexuálního kanibalismu. Samice po páření vytváří vaječné vaky poblíž své sítě. Může být vytvořeno i více kokonů s obsahem až stovek vajíček. Poté samice přestane přijímat potravu, nějakou dobu hlídá kokony a začátkem zimy hyne (Kůrka et al. 2015). Z vajíček v kokonu se v průběhu několika týdnů líhnou malí pavouci. Zůstávají v kokonu a přezimují. Křížák pruhovaný je klasický r-stratég (Guttmann 1979), jeho život trvá krátce, veškerou energii vkládá do reprodukce a má mnoho potomků.

Přibližně 4 cm vysoký světlehnědý kokon je žbánkovitěho nebo soudkovitého tvaru. Tvoří jej několik vrstev pavučinových vláken. Na povrchu je šedohnědý pergamenový povlak (Kůrka et al. 2015).

Leborgne & Pasquet (2005) zkoumali období tvorby kokonů. Samice jsou dospělé a připravené na rozmnožování koncem srpna až začátkem října. Jedná se o dost dlouhé období, a proto bylo sledováno, zda doba kladení vajíček závisí na množství přijaté potravy, velikosti samice, množství a velikosti vajíček v kokonu a zda ovlivňuje úspěch reprodukce.

Páříci se pavouci byli sledováni v přírodních podmínkách na dvou lokalitách během dvou let. V prvním roce byly kokony s nakladenými vajíčky sbírány v prosinci, v druhém roce byla část vaječných vaků sbírána v prosinci, další část v březnu, aby mohl být porovnán vývoj pavouků. Vrcholem tvorby vaječných vaků byla polovina září. Do té doby byla nakladena více než polovina vaječných vaků. Vaječné vaky byly přeneseny do laboratoře, kde byly otevřeny – obsahem byly buď jen vajíčka, nebo jen mladí pavouci nebo kombinace obou možností. Kombinací bylo pouze zanedbatelné množství z celku, a proto byly z pokusu vyřazeny.

Počet vajíček ve vacích se mezi jednotlivými roky výrazně lišil, ale v obou případech časně vaječné (vytvořené do 15. září) vaky obsahovaly více vajíček než ty pozdní (vytvořené po 15. září). Vajíčka z časných vaků byla zároveň těžší. Z těchto závěrů vyplývá, že maximální reprodukční úsilí je samicemi vyvíjeno na začátku sezóny. Časně vaky obsahovaly mladé pavouky téměř ve všech případech a to nezávisle na roku a měsíci sběru. V průměru se jednalo o 98 % mladých pavouků v časných vacích ku 33 % ve vacích pozdních. Dále byl zkoumán parazitismus vajíček ve vaku. Nejčastějším parazitem byla vosička *Tromatobia ornata* (Gravenhorst, 1829), jejíž vývojový cyklus časově odpovídá cyklu křížáka pruhovaného. V prvním roce sledování byl parazitismus vyšší u pozdních



Obrázek 3: Vaječný vak
(foto: doc. Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.)

vaječných vaků. V druhém roce byly výsledky obou skupin podobné a to téměř u poloviny sledovaných kokonů (Leborgne & Pasquet 2005).

Výsledky naznačují, že doba kladení ovlivňuje vývojový stupeň vajíček. Vajíček nakladených dříve bylo více, byla větší a začaly se dříve vyvíjet, a proto měly větší šanci přezimovat (Leborgne & Pasquet 2005). Výhodou raného kladení vajec může být i to, že vajíčka nejsou tak často parazitována. Vyvíjí se do několika týdnů od nakladení (Kůrka et al. 2015), a jelikož stadium parazita odpovídá stadiu pavouka, nedojde k parazitismu, protože vajíčko dokončí vývoj dříve, než jej parazit může napadnout.

Leborgne & Pasquet (2005) také zkoumali závislost velikosti snášky na množství přijaté potravy. Ve volné přírodě studovali dvě lokality, na kterých byly náhodně vybrány samice. Polovina samic byla dokrmována přírodní stravou (kobyly), druhá polovina, tvořící kontrolní skupinu, nebyla nijak ovlivněna. Na volném prostranství nebyla možnost samice zvážit, proto byla jejich váha odhadována z měření částí jejich těla. Obdobný pokus proběhl i v laboratoři. Množství pozřené potravy bylo učeno rozdílem váhy podávané kořisti a váhy zbytků, které samice nezkonsumovala.

Výsledky z terénu i laboratoře si odpovídaly. Velikost břicha samic se mezi skupinou dokrmovaných a neovlivněných samic zásadně neměnila, ale dokrmované samice produkovaly více vajíček. Dokrmování ani v jednom případě neovlivnilo dobu kladení vajíček. Tato doba může záviset například na délce vývoje vaječnicků. Dalším důvodem pozdního kladení vajíček může být i to, že samice pochází z jižnějších oblastí, kde zimy nejsou tak chladné. V takových podmínkách se i později nakladená vejce dokáží vyvinout dříve, než dojde k zastavení vývoje přes zimní období (Leborgne & Pasquet 2005).

3.1.3 Preference stanoviště

Stanoviště obývané křížákem pruhovaným je velmi rozmanité. Vyskytuje se na vlhkých loukách (Bratli & Hansen 2004), v mokřadech (Kůrka et al. 2015), na hranici lesa v pobřežních oblastech (Spungis 2005), ale i v oblastech s hustým lidským osídlení, včetně zahrad a parků ve městech (Koponen et al. 2007; Terhivuo et al. 2011; Kůrka et al. 2015; Stanković & Čurčić 2020). Hledá útočiště převážně ve vyšší trávě a i přesto staví síť poblíž země. Údaje o jeho výskytu jsou z luk horských i nížinných (Dolejš & Rückl 2018).

Křížák pruhovaný je velmi přizpůsobivý vzhledem k lokalitám, ve kterých se vyskytuje. To mu pomáhá v rychlém a efektivním rozšiřování. Výhodou pro pavouka je i to, že většina lokací, do kterých se přesouvá, bývá neudržovaná (Krehenwinkel & Tautz 2013).

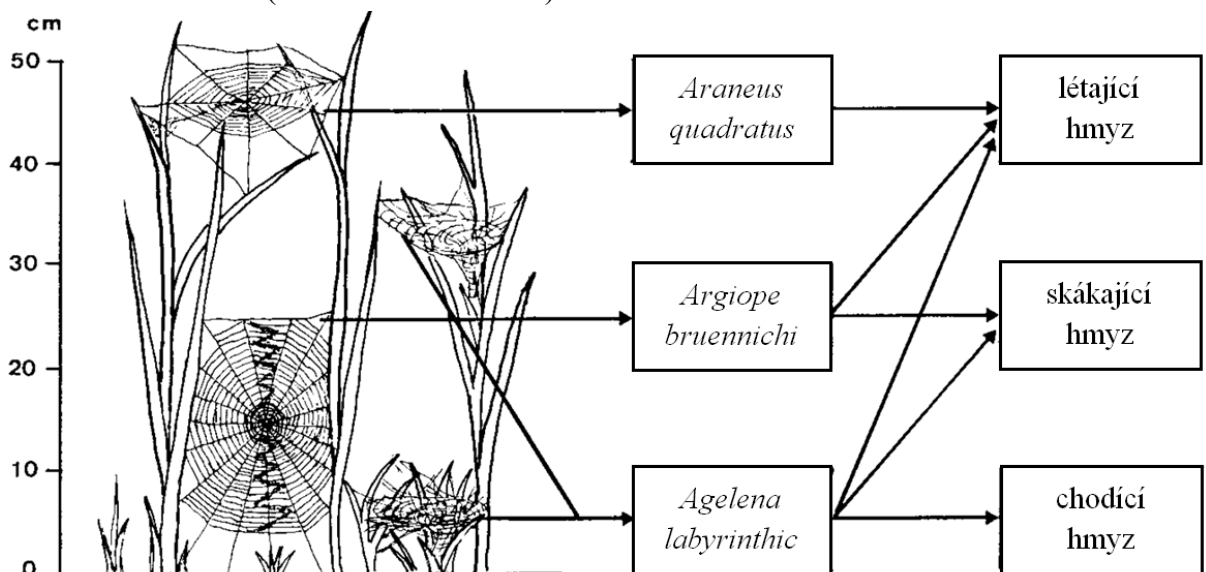
Bruggissera et al. (2012) zkoumali jaký vliv má na křížáka pruhovaného složení květin na loukách. Louky v intenzivně obhospodařované krajině byly rozděleny do bloků, které byly osázeny různým počtem různých druhů rostlin. Ze zkoumaných oblastí byly odstraněny plevele (například pcháč oset (*Cirsium arvense* (Linnaeus) Scopoli, 1772), šťovík tupolistý (*Rumex obtusifolius* Linnaeus, 1753) a merlík bílý (*Chenopodium album* Linnaeus, 1753) a rostliny, které by konkurovat při klíčivosti nově zasazených rostlin (například laskavec ohnutý (*Amaranthus retroflexus* Linnaeus, 1753)). Procentuální pokrytí sledované oblasti rostlinami nemělo význam na výběr druhu rostliny pro tvorbu pavučiny. Nejčastěji byly síť připojovány na sléz (*Malva* sp. Linnaeus 1753). Plochy s větším zastoupením slézu vykazovaly větší počty křížáka pruhovaného. Naopak prostory s vysokou vegetací jejich

počet snižovaly. Počet jedinců křížáka pruhovaného se mezi dvěma sledovanými roky více než zdvojnásobila.

Při pozorování byl odhalen pouze jediný predátor a to sršeň obecná (*Vespa crabro* Linnaeus, 1758). Přítomnost sršňů měla silný negativní vliv na křížáka pruhovaného. K největšímu nárůstu počtu jedinců pavouka došlo ve druhém roce sledování v části s divokými květinami, který sršni opustili. Nejvíce ovlivňoval výskyt křížáka pruhovaného právě výskyt sršňů, poté následovala vegetační struktura, druhy kořisti a rozmanitost rostlin – ta ovlivňuje jak výskyt přímo pavouků, tak na ně působí také nepřímo přes kořist. Složení rostlin nemělo vliv (Bruggissera et al. 2012).

3.1.4 Potrava

Typická kořist pro většinu pavouků je malý létavý hmyz (pakomáři, mšice). Pavouk obměňuje architekturu sítě za účelem zefektivnění lovu kořisti na základě jeho výskytu (Obrázek 4). Na obrázku níže jsou zobrazeny klasické sítě tří pavouků. Křížák čtyřskvrnný (*Araneus quadratus* Dyal, 1935) staví své sítě v horní části vegetace téměř rovnoběžně se zemí. Jeho potravou je výlučně létající hmyz, který lákají kvetoucí rostliny. Síť křížáka pruhovaného jsou umístěny pouze 10 – 20 cm nad zemí (Nyffeler & Benz 1978). Pavučina je umístěna více kolmo k zemi a může mít velmi výraznou svislou klikatou střední část takzvané stabilimentum. Pavučiny dosahují průmětu kolem 20 cm (Nyffeler & Benz 1978) až 30 cm (Kůrka et al. 2015). V hustší vegetaci si pavouk vytváří prostor pro síť splétáním jednotlivých stébel k sobě (Kůrka et al. 2015). Jako předchodzí křížák čtyřskvrnný loví létavý hmyz, ale umístění jeho sítě napomáhá také lovu skákajícího hmyzu – jeho hlavní kořisti jsou malí dvoukřídlí (Diptera). Predace křížáka pruhovaného funguje tak, že se létající nebo skákavý hmyz zachytí na lepidlivou síť. Samotná síť neudrží větší kořist. Proto se ke kořisti přiblíží pavouk, který ji dodatečně zamotá do vlákna a poté paralyzuje kousnutím pomocí jedu. Jedná se o neefektivnější způsob lovu, protože omotání kořisti vláknem před samotným přiblížením, zvyšuje konkurenční úspěšnost predace. A to i proti kořisti, která se běžně dokáže dobře bránit (Lüddecke et al. 2020).

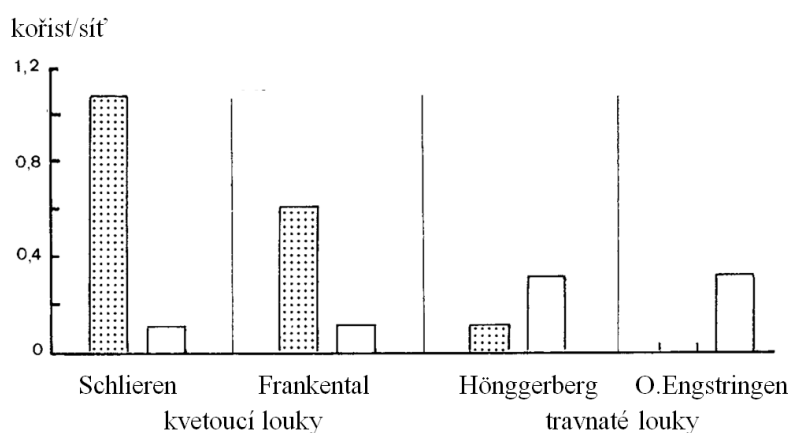


Obrázek 4: Poloha sítí pavouků - křížák čtyřskvrnný (*Araneus quadratus*), křížák pruhovaný (*Argiope bruennichi*) a pokoutník nálevkovitý (*Agelena labyrinthica*) (Nyffeler & Benz 1978)

Pokoutník nálevkovitý (*Agelena labyrinthica* Clerck, 1757) buduje síť naprosto odlišného trychtýřovitého tvaru a umísťuje v různé výšce vegetace. Díky tomu se jeho kořist rozšiřuje i na hmyz pohybující se pouze po zemi. Tento pavouk při zachycení kořisti v síti vybíhá z úzké části trychtýře a hmyz paralyzuje kousnutím (Nyffeler & Benz 1978).

Hlavní kořisti křížáka pruhovaného jsou převážně rovnokřídli (Orthoptera) z čeledi sarančovitých (Acrididae) Bratli & Hansen 2004; (Kůrka et al. 2015). Místně byla popsána i konzumace vážek, střechatek, mravenců, motýlů nebo včely medonosné (Nyffeler & Benz 1978; Kůrka et al. 2015).

Nyffeler & Benz (1978) prováděli průzkum, zabývající se kořisti výše zmíněných pavouků a jejich potravní konkurencí. Sledování probíhalo na 4 loukách s rozdílným biotopem. Na dvou loukách byly hojně zastoupeny kvetoucí pcháč rolní (*Cirsium arvense* (Linnaeus) Scopoli, 1772) a ostružiník (*Rubus* sp. Linnaeus, 1753), zbylé dvě louky byly převážně travnaté. Žádné ze sledovaných míst nebylo obděláváno.

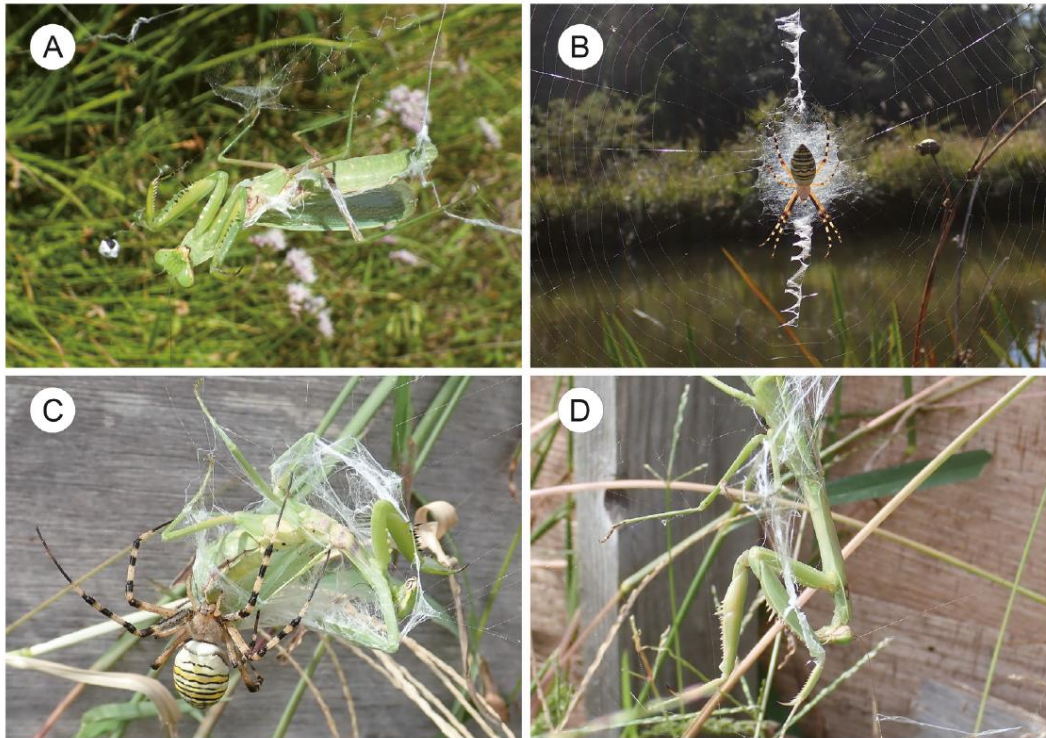


Graf 2: Včely medonosné (tečkované sloupečky) a kobylky zelené (bílé sloupečky) jako kořist křížáka pruhovaného, v závislosti na lokalitě (Nyffeler & Benz 1978)

Právě podle biotopů se měnily poměry lovené kořisti křížáka pruhovaného (Graf 2 **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**). V travnatých lokalitách převažovala kobylka zelená (*Tettigonia viridissima* Linnaeus, 1758) – zaznamenány byly až 3 kobylky najednou v jedné síti. U lokalit s kvetoucími rostlinami byly více než dvakrát častěji kořisti včely medonosné (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758). Tento výsledek naznačuje, že křížák pruhovaný loví škodlivý hmyz (kobylky), ale také hmyz užitečný (včely). Z vypořizovaných údajů bylo vypočteno, že na prostoru bohatém na včely by pavouci, v obdobném rozložení jako v pokusu a v případě příznivého počasí, byli schopni vyhubit až 12 včelstev na hektar. Předpokládá se, že křížák pruhovaný se dokáže přizpůsobit hojně kořisti a jedná se tak o regulátor populací hmyzu (Nyffeler & Benz 1978).

Sugiura et al. (2019) zkoumali způsob predace křížáka pruhovaného u hmyzu, který má možnost se bránit. Na síť v polních podmínkách byly umísťovány dospělí jedinci z řádu kudlanky (Mantodea). Na kudlanky zachycené v síti (Obrázek 5 (A)) zaútočilo přibližně 27 % sledovaných pavouků. Ti se ke kudlance přiblížili a začali ji obalovat vláknem. Kudlanky se bránily pomocí předních nohou, ale pavouci se útokům vyhnuli rychlými pohyby a žádný z nich nebyl zraněn. Více než polovina pavouků, kteří se o predaci pokusili, použili své vlákno ke svázání předních končetin kudlanky. Po zabalení celé kořisti ji pavouk kousl do břicha a následně zkonsumoval (Obrázek 5 (C)). Všechny zkonsumované kudlanky měly

velikost těla < 56 mm. Pavouci častěji útočili na malé druhy kudlanek, a proto se velkým druhům kudlanek častěji povedlo uniknout. Kudlanky k útěku z pavučiny často používaly své přední končetiny (Obrázek 5 (D)), některé se dokázaly z pavoučího vlákna, i přes jeho velkou houževnatost, dostat pomocí svých úst. Pavouci se pravděpodobně rozhodují podle velikosti kořisti, jestli se jim vyplatí zaútočit a spotřebovat velké množství vlákna na svázání kořisti.



Obrázek 5: (A) Kudlanka uvězněná v pavučině. (B) Síť křížáka pruhovaného se stabilimentem. (C) Kudlanka zabalená a kousnutá. (D) Kudlanka osvobozující se z pavučiny. (Sugiura et al. 2019)

Pantoja & Pinya (2020) pozorovali na Baleárských ostrovech křížáka pruhovaného při predaci mladého gekona tureckého (*Hemidactylus turcicus* Linnaeus, 1758). Pavučina byla umístěna mezi vegetací a kamennou stěnou u silnice, což odpovídá prostředí častého výskytu tohoto druhu gekona (Obrázek 6).



Obrázek 6: Predace gekona tureckého (Pantoja & Pinya 2020)

Kromě potravy je pro život křížáka pruhovaného nezbytná také hydratace a ochrana před nadměrným vylučováním vody. K pasivní ochraně slouží umístění pavučiny a tvorba štítů na pavučinách. Tyto štíty zajišťují zastínění přímého slunečního záření. Nezbytné je ale také aktivní získávání vody. Jednou variantou je nepřímé získávání vody z potravy, druhou je získávání vody přímo z přírody, což odpovídá pití ostatních živočichů. K tomu, stejně jako u lovení kořisti, dopomáhá pavučina. Walter et al. (2009) studoval aktivní příjem vody křížáka pruhovaného. Pavoučí sítě byly pravidelně jednou denně po krmení zvlhčovány vodou. V některých případech pavouci v den postříku nekonstruovali nové pavučiny. Většina pavouků (91 %) se po zvlhčení pavučiny věnovala čistícímu chování. Jeho délka i načasování bylo variabilní. Přebytkovou vodu pavouci setřásali ze sítě. Pouze u 7 % případů bylo první reakcí pití (Obrázek 7). To obvykle (49 %) následovalo až po čistící fázi. Samice opustily typický klidový postoj a pomocí pedipalp aktivně hledaly kapičky vody, které nasávaly. Hledání ve všech případech pozorování probíhalo jen na malém prostoru pavučiny. Poté se vrátily do klidové pozice. V pěti případech byl pozorován útek pavouka po nastříkání vody na síť, vždy se ale jedinec do několika sekund vrátil zpět. Každá z pozorovaných samic alespoň jednou za trvání pokusu aktivně přijímala vodu.



Obrázek 7: Samice křížáka pruhovaného v klasické poloze (vlevo) a při pití (vpravo)(Walter et al. 2009)

3.1.5 Rozmnožování

Samice křížáka pruhovaného jsou stacionární a pohybují se pouze v okolí své sítě. Naopak samci, v moment, kdy dospějí, přestávají přijímat potravu a vydávají se hledat samice vhodné k páření. Samci dospívají dříve než samice (Miller 2007). Při hledání partnerky jsou patrně vedeni samičím feromonem (Chinta et al. 2010). Nezhotovují si signální vlákno. Samici na sebe upozorňují tak, že v určitém rytmu škusou vlákny sítě partnerky (Kůrka et al. 2015).

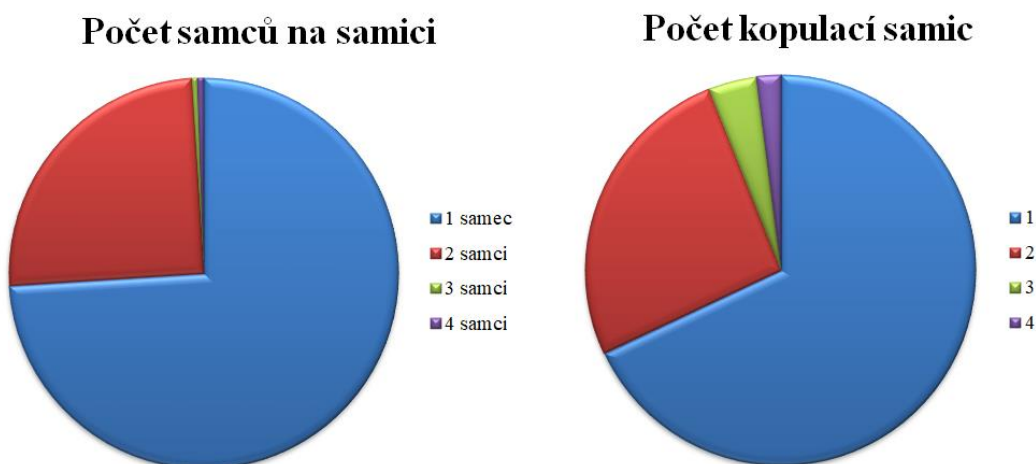
Samci mají dva pedipalpy, kterými mohou přenášet své spermie do dvou různých inseminačních kanálků samice. Díky počtu pedipalp, kde spermie dozrávají, je dán jasný počet kopulací samce – tedy dvě. Jedná se o pavouky se sklonem k sexuálnímu kanibalizmu. Samci křížáka pruhovaného podlehnou sexuálnímu kanibalizmu až v 80 % případů během první kopulace (Fromhage et al. 2005). Po případné druhé kopulaci umírají všichni samci.

Existují dvě možné strategie páření. Monogynie zaručuje páření samce pouze s jednou samicí (i opakovaně). Polygynie naopak zahrnuje kopulace jednoho samce s více samicemi (Fromhage et al. 2005). Polygynní samci neinvestují maximálně do první samice, která může být „málo kvalitní“. Zkrátí dobu kopulace, a pokud přežijí, vydávají se hledat další, vhodnější, samici. Větší zájem mají samci o nespárené samice, protože v tomto případě je vyšší možnost otcovského úspěchu. (Schulte et al. 2010).

Chinta et al. (2010) při průzkum feromonů zachycovali pachy samic křížáka pruhovaného pomocí lapačů s aktivním uhlím. Toto odebrání se uskutečnilo u samic ve třech různých stavech. Jednalo se o samice nedospělé, dospělé nespárené samice a samice po páření. Analyzovány byly také pavučiny. Byla nalezena sloučenina podobná trimethylcitrátu, kterou produkovaly všechny nespárené samice i jejich sítě. Testovaná sloučenina byla vysoce atraktivní pro samce křížáka pruhovaného. Reagovali na ni typickým chováním odpovídajícím námluvám – vypouštěli vlákna směrem k vegetaci, šhubali sebou, objevovaly se u nich vibrace břicha. Vyšší koncentrace feromonu byla pro samce přitažlivější, ale pozorovatelně reagovali i na jeho velmi nízkou hladinu. Méně významný a také méně prozkoumaný byl nále z jiné specifické sloučeniny. Ta se nevyskytovala u všech nespárených samic, naopak byla prokázána u některých spárených samic (Chinta et al. 2010).

Většina studií spojených s rozmnožováním probíhalo v laboratorních podmínkách. Zimmer et al. (2012) se naopak snažili co nejvíce prozkoumat přirozené chování při páření ve volné přírodě. Podle stavu vnějších pohlavních orgánů samic křížáka pruhovaného byl odhadnut čas těsně před svlečením do pohlavní dospělosti. Samice v této fázi vývoje byly přesunuty do laboratoře, aby nedocházelo k první kopulaci v čas, kdy neprobíhalo pozorování. Odebrání samic z louky probíhalo za zvýšené opatrnosti, aby nedošlo k porušení pavučin ani jejich okolí, kde se již vyskytovali samci. Den po svlečení byly samice označeny a přemístěny z laboratoře zpět na louku na svou původní pavučinu. V případě, že během doby pozorování nedošlo ke kopulaci nespárené samice, byla znovu přenesena zpět do laboratoře. Toto se opakovalo až do chvíle, kdy došlo k páření. Naopak spárené samice již zůstávaly na louce, což mohlo ovlivnit výsledky. Pouze u jedné samice nebylo zaznamenáno žádné páření.

Byl sledován počet samců, se kterými se samice spojily. Téměř $\frac{3}{4}$ všech sledovaných samic se pářilo pouze s jedním samcem. Zaznamenáván byl i počet kopulací každé samice. Většina samic kopulovala pouze jednou. Pokud bylo více nespárených samic blízko u sebe, byla menší pravděpodobnost páření jedné samice s více samci. Graf 3 zobrazuje podrobnější výsledky těchto dvou pozorování. Sledování byli i samci, kteří opustili pavučinu samice ještě před námluvami a samotnou kopulací. Samice budovaly pavučiny po prostoru celé louky, vzdálenosti mezi nimi byly různé. V několika případech byly nalezeny shluky pavučin blízko u sebe. Rozmístění sítí nemělo vliv na počet přichozích samců, ani na počet kopulací (Zimmer et al. 2012).



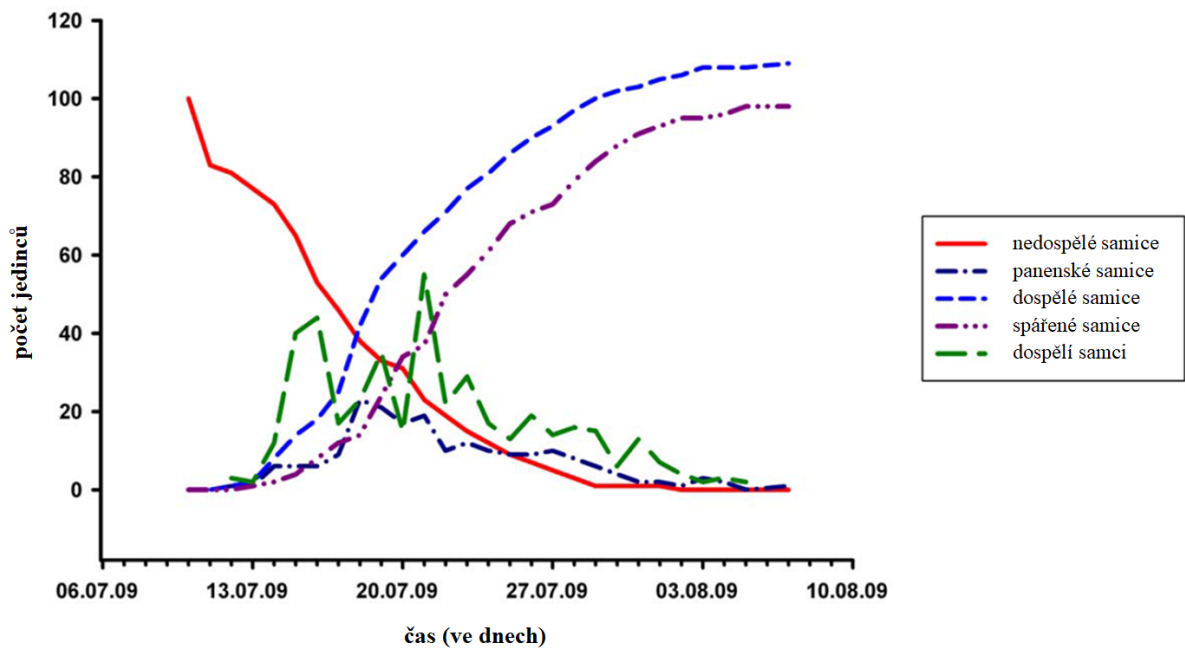
Graf 3: Počet samců, kteří se pářili se samici a počet kopulací samic
(graf: autorka práce z výsledků Zimmer et al. (2012))

Sledované období páření trvalo 30 dní. Počet samců měl dva vrcholy – po prvním týdnu a o týden později. Tyto vrcholy se nijak neprojeví na rychlosti páření. Počet samců se odvíjel od počtu nespářených samic. Samců byl vždy vyšší počet. Počet kopulací nezávisel na počtu samců, ani na průběhu sezóny. V závislosti na vývojovém stupni samice byli samci poblíž její pavučiny nebo v blízkém okolí na vlastní pavučině. U samic těsně před svlékáním se obvykle zdržoval 1 nebo 2 samci (Zimmer et al. 2012).

Graf 4 ukazuje počet samic a samců v závislosti na stupni vývoje během 30 denního sledování. Počet nedospělých samic (červená čára) zrcadlí počet dospělých samic. Protínají se před začátkem třetího týdne sledování. Nejvíce nespářených samic (modrá čerchovaná čára) se objevilo během prvního týdne, kdy dosáhlo dospělosti 50 % sledovaných samic, poté jejich počet začal klesat. Nespářených samic je téměř po celou dobu nejméně. Počet samic, u kterých proběhlo páření, kopíruje křivku zobrazující dospělé samice. Samci byli aktivní po celou dobu páření, z čehož vyplývá, že dospívali postupně (Zimmer et al. 2012). Úspěšnost páření u samic byla nižší v případě, pokud bylo přítomno více nespářených samic, to může poukazovat na to, že samec spíše opustí nespářenou samici, když ví, že má možnost volby.

Doba mezi umístění dospělé samice na louku a první kopulací se značně lišila. Do dvou hodin došlo k páření pouze u necelé čtvrtiny sledovaných samic, většina samic musela být vysazována opakovaně a to až po dobu 5 dní. Přibližně 40 % samic bylo samci aktivně odmítnuto - přiblížili se k pavučině, ale nedošlo k námluvám ani ke kopulaci. Odmítnuté samice se váhou ani velikostí významně nelišily od samic spářených.

Monogamie by měla být pro zajištění otcovství nejvhodnější. Kdyby to byla jediná strategie páření, docházelo by k většímu soutěžení mezi samci. Proto dochází ke kombinaci monogamie i polyandrie, i když u polyandrie nemá samec tak vysokou pravděpodobnost otcovství. (Zimmer et al. 2012).



Graf 4: Počty nedospělých samic (červená čára), dospělých samic (modrá přerušovaná čára) a dospělých samců (zelená přerušovaná čára) v populaci během 1 měsíce. Dospělé samice jsou také rozděleny podle jejich stavu páření (nеспářené samice (tmavě modrá čerchovaná čára) a kryté samice (fialová čerchovaná čára se třemi tečkami)). (Zimmer et al. 2012)

3.1.5.1 Sexuální kanibalismus

Často je zkoumáno, proč k sexuálnímu kanibalismu dochází. Jedna z teorií je, že samice z partnera získává živiny. Tělo samců ale může obsahovat živiny potřebné pro samice, které jsou omezeny v normální stravě (Andrade 1998). Nutriční přínos konzumace samce je pravděpodobně zanedbatelný, protože jsou samci mnohem menší než samice. Sexuální kanibalismus není ovlivněn velikostí ani hmotností samce ani samice, délkou námluv, ani rozdílu velikostí mezi jedinci obou pohlaví. Neovlivňuje velikost snášky, ani úspěchu líhnutí (Fromhage et al. 2003).

Wilder & Schneiderc (2017) ověřovali, zda sexuální kanibalismus slouží ke zlepšení fitness samice nebo napomáhá k líhnutí vajec nebo přežití potomků. Hypotéza, že je samec sežrán, pouze proto, aby jej samice zkonsumovala, je nejšetrnější vysvětlení. Podporuje ho také, že hladové samice kanibalizují častěji (Wilder et al. 2009).

Wilder & Schneiderce (2017) spojovali v laboratorních podmínkách samce a samice křížáka pruhovaného. Samcům bylo dovoleno pouze jedno vložení pedipalpy kvůli standardizaci výsledků. Poté byl samec oddělen. V případě, že došlo k napadení, bylo zabráněno samici tělo zkonsumovat. Poté byla samicím nabízena potrava – buď mrtvý samec, nebo muška odpovídající samcově velikosti. Do průzkumu byly zahrnuty i esenciální mastné kyseliny, esenciální aminokyseliny a neesenciální aminokyseliny. Aminokyseliny byly aplikovány ve zředěné podobě rozstříkem na pavučinu. Mastné kyseliny byly aplikovány do kořisti. Všechny samice dostaly stejné množství aminokyselin a mastných kyselin, rozdíl byl v tom, zda tyto živiny byly primárně neesenciálními nebo esenciálními živinami.

Strava doplněná o esenciální aminokyseliny a mastné kyseliny neměla žádný vliv na samicí reprodukční výkon. Ale, mladí pavouci, jejichž matky dostávaly potravu doplněnou o esenciální aminokyseliny, přežili za simulovaných zimních podmínek, v průměru o 2–

4 týdny déle než ostatní potomci. Esenciální aminokyseliny mohly být přeneseny z matky do vajíček a tím přímo zvyšovaly přežití potomků. Jiným vysvětlením může být to, že esenciální aminokyseliny ovlivnily fyziologii samice takovým způsobem, že došlo ke změně kvality produkovaných vajíček (Wilder & Schneiderc 2017). Pokud samčí těla opravdu mohou fungovat jako doplněk stravy, pak musí samec získat základní živiny z kořisti. Ve volné přírodě samci konzumují mnohem rozmanitější potravu, což může ovlivňovat jejich složení. V laboratoři byli samci krmeni pouze octomilkou obecnou (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830).

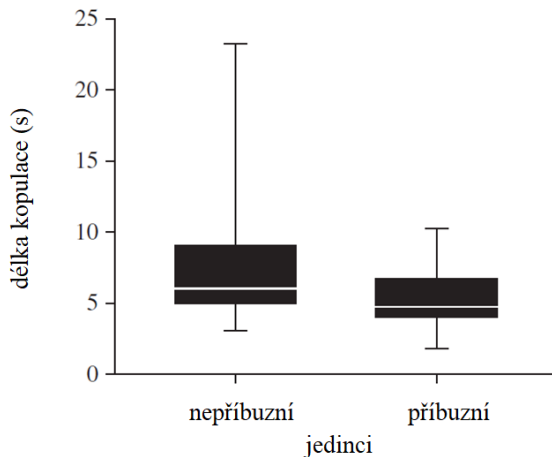
I když samec přežije páření, často odchází zraněný nebo bez nohou (Kůrka et al. 2015). Nessler et al. (2007) zkoumali, zda tento hendikep může pomoci samci k zajištění otcovského úspěchu. Částečně nebo úplně odlomené samčí pedipalpy, které zůstanou v inseminačních kanálech samice, mohou bránit budoucím pokusům o páření se s jinými samci. Samci, kteří se páří poprvé, se obecně snaží přežít, a proto snižují dobu trvání kopulace. Přežije ale jen 20 % samců. Druhé kopulace bývají obvykle delší a vždy končí smrtí. Doba kopulace je úzce spojena s úspěchem otcovství. Delší kopulace zajišťuje přenos více spermií.

Samice byly při tomto pokusu řízeně spojovány se třemi samci. Při druhém spojení byli samci nuceni použít stejný inseminační kanál, který byl použit prvním samcem. Vycházeno bylo z předpokladu, že pravé pedipalpy mohou být vloženy pouze do pravého inseminačního kanálu a levé pedipalpy pouze do levého. Třetí samec kopuloval do druhého, zatím prázdného, kopulačního kanálu. Bylo vyzorováno, že druhá kopulace do stejného inseminačního kanálu, byla vždy kratší než do prázdného, inseminačního kanálu. To by mohlo vést k závěru, že ponechání pedipalpy v samici buď úplně zabrání vložení spermií jiného samce, nebo alespoň sniží dobu kopulace a tím sniží šance jiného samce na otcovství. Zda bylo sperma do znovu použitých kanálů skutečně vypuštěno, zatím nebylo zkoumáno. Kopulace do nepoužitých kanálů již spárené samice byly významně delší než kopulace do prázdných kanálů nespárených samic (Nessler et al. 2007).

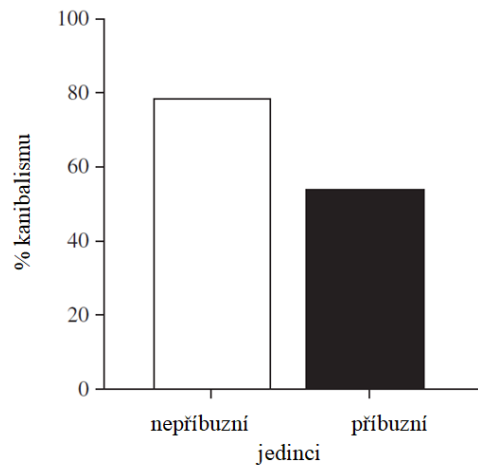
Poškození pedipalp bylo výrazně nižší při kopulaci do již použitých inseminačních kanálů. Z toho vyplývá, že poškození samčích pedipalp závisí na historii páření samic. Historie páření samců ani jejich věk neměl výrazný vliv na frekvenci poškození pohlavních orgánů. Předpokládá se, že samci dobu první kopulace zkracují, aby přežili a mohli se dostat k další samici. Při druhé kopulaci naopak dobu aktu prodlužují, aby měli co největší pravděpodobnost otcovství (Nessler et al. 2007). I napadení samci často dokázali svůj kopulační orgán v samici udržet déle, což může také zvýšit šanci na otcovství (Fromhage et al. 2003).

Welke & Schneider (2010) zkoumali, zda se liší sexuální chování geneticky příbuzných a nepříbuzných pavouků. Páření příbuzných jedinců není vhodné, protože dochází ke zvýšení homozygotnosti potomků, a to může vést ke snížení až ztrátě plodnosti (Charlesworth & Charlesworth 1987). V laboratoři došlo k rozdělení jedinců, kteří opustili vaječné vaky posbírané ve volné přírodě, dle pohlaví. Za jedince geneticky příbuzné byli určeni ti, kteří pocházeli ze stejného vaječného vaku (i přesto, že se mohlo jednat o sourozence nevlastní). Výsledkem tohoto výzkumu bylo zjištění, že geneticky příbuzné páry se pářily kratší dobu (necelých 6 s) než nepříbuzné (cca 9 s)(Graf 5). Zároveň bylo zjištěno, že u příbuzných párů docházelo méně často ke kanibalismu. V příbuzenských párech páření přežilo 47 %, kdežto

u nepříbuzných přežilo pouze 22 % samců (Graf 6). Toto zjištění potvrzuje tvrzení, že délka kopulace souvisí přímo úměrně s kanibalismem.



Graf 5: Páření mezi nepříbuznými páry mělo delší trvání než páření mezi sourozenci. (Welke & Schneider 2010)



Graf 6: Samci spárovaní s nepříbuznou samicí byli kanibalizováni významně častěji. (Welke & Schneider 2010)

Samice pravděpodobně neovlivňují dobu páření, proto mohou samci uniknout dříve, než budou zabiti. Delší kopulace zvyšuje pravděpodobnost samcovy otcovství. Strategie samců je nejspíše taková, že když najdou vhodnou samici, pak kopulují déle a vyplatí se jim maximálně investovat a riskovat, že se stanou obětí kanibalismu. Ve volné přírodě, při hledání další samice, samci často umírají. Proto jsou samci ochotni pářit se i s geneticky příbuznými samicemi. Kopulaci ale zkrátí tak, aby měli možnost přežít a najít si vhodnější samici. Samice může post-koituláně upřednostnit sperma kompatibilnějšího samce, proto se samci nevyplatí riskovat delší kopulací (Welke & Schneider 2010). Při zkoumání vaječných vaků, které vznikly z tohoto pokusu, nebyly zjištěny velké rozdíly mezi tím, zda byl samec příbuzný či ne.

Pro mladé samce je vhodné vědět, jaká je jejich konkurence. Bylo prokázáno, že v případech vysoké konkurence docházelo k delšímu vývoji nebo vývinu větších varlat (Gage, 1995). Obojí dokáže zvýšit možnost otcovství. Samci by měli hledat kompromis mezi dobou zrání a mezi dobou hledání vhodného partnera k páření. Neměla by nastat situace, kdy bude samec sice nadměrně vyvinut, ale současně přijde o možnost páření. Samice připravené na páření tuto skutečnost sdělují samcům pomocí feromonů (Chinta et al. 2010). Populační dynamika se může velmi rychle měnit, mladí samci dospívají dříve než samice a vydávají se je hledat. Potvrzuje to velkou citlivost na samicí feromon, protože samci potřebují najít optimální dobu pro páření.

Cory & Schneider (2018) prováděli experiment zabývající se vlivem feromonů na samce křížáka pruhovaného a snažili se zodpovědět, zda existuje samčí taktika pro páření. Pro podchycení rozdílu v ekologii byl pokus prováděn zároveň pro jedince z jižní a severní části Evropy. Jedinci ze severu jsou menší a jejich období páření je kratší, což omezuje část na růst obou pohlaví. Severní samice, díky své velikosti, kladou méně vajíček. Část samců z každé populace byla ovlivněna feromonem. Samci byli připouštěni k samicím a měli možnost si sami zvolit, zda se samicí zůstanou i na druhou kopulaci nebo, zda samicí opustí. Po první kopulaci bylo mechanicky zabráněno sexuálnímu kanibalismu a samci měli možnost

útěku. U obou populací byli jedinci, kteří nevyužili možnosti útěku. Samec byl považován za monogyního, pokud byly zbytky jeho těla nalezeny pod pavučinou – to dokazuje sexuální kanibalismus.

Samci, kteří měli přístup k feromonům, dospívali dříve. Taktika páření se nelišila mezi severními a jižními populacemi. Volba mezi monogynií a bigynií nezávisela na přístupu k feromonu. Jakmile se samci vydají hledat samice vhodné k páření, přestávají stavět síť a přijímat kořist. Taktika páření a z ní plynoucí úspěch proto závisí na energetických rezervách samce. Častěji se vydali hledat další samici, pokud úbytek jejich váhy po první kopulaci nebyl velký. Riskantní a nákladný, jak energeticky, tak i časově, je i pokus o nalezení další samice. Energetické náklady musí být rezervovány na další námluvy. U pavouků ze severních populací často docházelo k volbě monogynie v případě, že samice byla relativně velká. U jižních populací neměla velikost samice vliv na volbu taktiky (Cory & Schneider 2018).

3.1.6 Tvorba pavučin

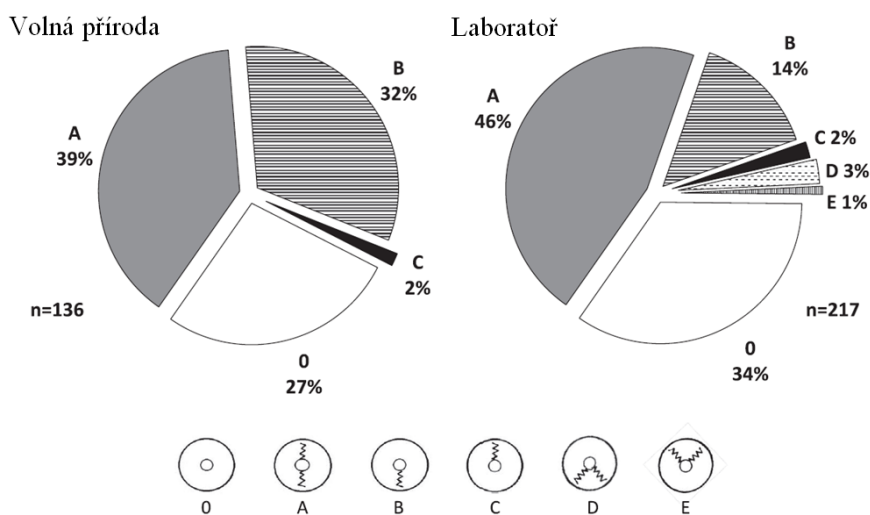
Stabilimentum (Obrázek 5 (B)), tedy výrazný silný pruh vláken na pavučině, v rámci rodu křížáků *Argiope* je druhově specifické (Herberstein et al. 2000). Křížák pruhovaný vytváří lineární stabilimenta procházející středem pavučiny ve formě klikaté čáry. Jeho šířka přibližně odpovídá šířce hlavohruďi pavouka, délka je různá (Kůrka et al. 2015). Jedná se o velmi nápadnou dekoraci na síti. Tvořeno je stejným typem vlákna, které pavouk používá pro zachycení kořisti před jejím omráčením jedem (Walter et al. 2008, Foelix 2010). Jelikož tuto dekoraci netvoří všichni pavouci daného druhu, je často zkoumána jeho funkce a důvod jeho budování. Prokop & Grygláková (2005) dokázali negativní, ale nevýznamný, vztah mezi přítomností stabilimenta a počtem zachycené kořisti v pavučině. Nelišil se ani poměr zachyceného létajícího a skákajícího hmyzu. Nebyla sledována odlišnost základní konstrukce pavučiny v závislosti na přítomnosti stabilimenta.

K výrobě každé pavučiny, především její dekorace, je pro pavouka nutné určit si poměr vynaložené energie na její tvorbu a možný zisk z kvalitní sítě. Pro co nejpřesnější signál je nutné vynaložit více energie a pavučina bude výraznější. Jedinci se postupně v dekoracích pavučin zdokonalují. V mládí jsou znaky variabilnější a méně přesné. Jedná-li se o signalizaci kvalitní, je to výhodou pro „odesílatele“ i „příjemce“. Pro lepší přenos informace může také fungovat zvýšení síly signálu. Může docházet k tomu, že signál zachytí nechtěný příjemce – například predátor (Walter 2019). Z toho vyplývá, že je nutné volit kompromis mezi variabilitou vzorů a jejich konzistencí, aby byla zachována alespoň minimální úroveň funkčnosti.

Pavučina plní různé funkce – probíhá na ní páření, chytání kořisti, jedná se o vizuální signály. Funkce se nemusí navzájem vylučovat, ale může se měnit typem vzoru na síti. Walter (2019) pozoroval geometrické tvary na sítích pavouků ve volné přírodě i v laboratorních podmínkách. Bylo zjištěno, že křížák pruhovaný ve volné přírodě mění tvary na svých sítích až třikrát za čtyři dny. V 73 % případů byla pozorována tvorba stabilimenta. Byly určeny tři základní tvary dekorací. Tvar „A“, byl definován dvěma rameny, kde jedno vedlo nad hlavním vláknem a druhé pod ním, byl nejpočetnější. Tvar „B“, představuje jedno rameno vedoucí pod hlavním vláknem. Nejméně častým tvarem se stal tvar „C“, který byl definován

jako jedno rameno vedoucí nad hlavním vláknem. Pouze 12 % křížáků pruhovaných během 4 dnů sledování nezměnili vzhled dekorace. Ostatní jedinci změnili typ dekorování až třikrát za dobu sledování (1 změna 41 %, 2 změny 38 % 3 změny 8 %).

V laboratorních podmínkách byla frekvence dekorování nižší. Ne všichni pavouci tkali síť každý den. Stabilimentum bylo součástí přibližně 2/3 pozorovaných pavučin, což odpovídá stavu ve volné přírodě. Pozorovány byly znaky shodné se znaky z volné přírody, kde byl opět nejpočetnější tvar „A“, následoval tvar „B“ a poté tvar „C“. Navíc byly definovány další dva tvary – tvar „D“ – dvě ramena pod hlavním vláknem a tvar „E“ – dvě ramena umístěna nad hlavním vláknem. 22 % pozorovaných pavouků svůj dekor nezměnilo, jednu změnu za 4 dny provedlo 32 % pozorovaných pavouků, dvě změny 50 % a tři změny 9 % pozorovaných pavouků (Walter 2019). Graf 7 zobrazuje výsledky průzkumu. V obou podmínkách bylo zaznamenáno, že pavučiny bez stabilimenta byly větší než dekorované, ale nejednalo se o statisticky významný jev. Potvrdilo se, že pavouci preferují buď zdobené pavučiny, nebo naopak pavučiny úplně bez dekorací. Střídání vzoru se v obou případech odchyluje od náhodného rozdělení. Typ dekorace je náhodný (Walter 2019).



Graf 7: Grafické znázornění typu dekorací a jejich použití (Walter 2019)

Bylo vysloveno mnoho hypotéz k funkci stabilimenta jako například zpevnění pavučiny, zvýšení úspěchu zachycení kořisti, obrana před dravci, nebo maskování pavouka (Foelix 2010). Předpokládá se, že stabilimentum odráží větší množství ultrafialového záření než zbytek pavučí sítě. Odrážené záření by mělo být podobné tomu, které odráží květy, a proto by mělo lákat opylovače. Ostatní vlákna mají nízkou odrazivost pravděpodobně proto, aby je hmyz naopak neviděl. Kim et al. (2012) zkoumal funkci stabilimenta spojenou s kořistí citlivou na ultrafialové záření. Ve výzkumu byla zohledněna velikost pásů pavučin i energetická hodnota chycené kořisti. Nejčastěji byla zachycena kořist z řádu dvoukřídlí (Diptera) (51 % z celkově zachycené kořisti). Na pavučinách se stabilimentem byla vyšší pravděpodobnost zachycení kořisti z řádů blanokřídlí (Hymenoptera), brouci (Coleoptera) a motýli (Lepidoptera). S ohledem na velikost kořisti byla větší kořist (≥ 5 mm) zachycena více než dvakrát častěji na pavučinách se stabilimentem. U malé kořisti (< 5 mm) nebyly pozorovány zásadní rozdíly. Kořist citlivá na UV záření, tedy létající hmyz, byla do sítě se stabilimentem zachycena přibližně 2,5 krát častěji. To podporuje hypotézu, že stabilimentum, přitahuje více opylovačů citlivých na UV záření. Počet kořisti závisí

na ploše pavučiny, počtu spirál a délce poloměru, nezávisí na počtu ok. Sledováno bylo i to, že když byla plocha stabilimenta zvětšena, narostl i počet zachycené kořisti.

Prokop & Grygláková (2005) v obdobném výzkumu dospěli k odlišným výsledkům. Tento experiment neprokázal rozdíly mezi počtem a rychlostí zachycené kořisti u sítí s dekorací a bez ní. Rozdíl výsledků obou studií může záviset na malém počtu pozorovaných pavučin. Rozdíl může být dán i naprosto rozdílným zeměpisným místem, kde k výzkumu docházelo. To naznačuje rozdíl ve složení kořisti – v Evropě měl největší zastoupení řád rovnokřídlí (Orthoptera), zatímco v Asii se jednalo o dvoukřídlé (Diptera).

Hlavní kořisti rodu křížáků *Argiope* jsou rovnokřídlí (Orthoptera) (> 40 %), kteří nejsou přitahováni stabilimentem, protože se nejedná o létavý hmyz. Nebyla sledována odlišnost základní konstrukce pavučiny v závislosti na přítomnosti dekorace. Tvorba stabilimenta by mohla být užitečná v oblastech chudých na kobyšky. Hladoví a malí pavouci mají větší tendence investovat více energie do stavby pavučiny a kvalitní dekorace (Prokop & Grygláková 2005).

Walter et al. (2008) zkoumali tvorbu stabilimenta vzhledem k teorii udržení aktivity vláknotvorné žlázy, nebo spotřebě přebytečného vlákna. K tomu se vztahuje experiment spojený s vyprázdněním žlázy, kde se vlákno tvoří. Sledování probíhalo v laboratoři. Skupině pavouků bylo záměrně odebíráno hedvábné vlákno. Odběr probíhal tak, že pavoukům bylo denně nabízeno velké množství kořisti, kterou jako při běžném lovu, obalí vláknem. Aby byl zachován stejný příjem potravy i pro kontrolní skupinu, byla přebytečná kořist obalená vláknem z pavučiny odstraněna.

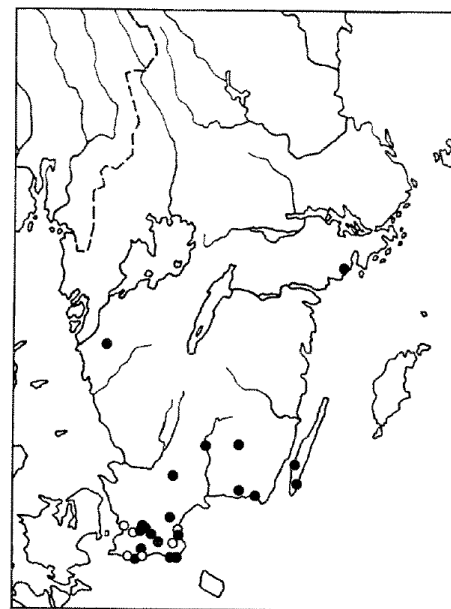
Velikost těla pavouků se během pozorování zvětšovala normálním tempem růstu. Hodnoty ve skupinách se významně nelišily. Z toho vyplývá, že nadměrné využívání hedvábi nesouvisí s konstitucí pavouka. Velikost pavučiny se také zásadně nelišila. Radikální rozdíl mezi oběma skupinami nastal až v případě tvorby stabilimenta. Pavouci, kterým bylo vlákno odebíráno, častěji tvořili dekorace. Stabilimentum experimentální skupiny bylo vytvořeno přibližně v 66 %, u kontrolní skupiny dekorace vznikla jen přibližně v 46 % (Walter et al. 2008).

Možné je, že zachycení kořisti je pavoukem považováno za úspěch i v případě, že není chycená kořist pozřena. Tato zkušenost může stimulovat tvorbu vlákna, a proto začne pavouk budovat stabilimentum, které by mu mělo umožnit větší šanci zachycení kořisti v případě jejího nedostatku. Nebyla potvrzena hypotéza o tom, že tvorba stabilimentum představuje rovnováhu mezi metabolickými náklady vynaloženými na tvorbu dekorace a příjmem energie z potravy, protože pavouci v experimentu nepřijímali více potravy než kontrolní skupina. (Walter et al. 2008).

3.2 Rozšíření křížáka pruhovaného (*Argiope bruennichi*)

Původně byl křížák pruhovaný popsán jako palearktický druh, který obýval areál od severní Afriky a Evropy do Asie (Kůrka et al. 2015) a v několika ostrůvkovitých oblastech Evropy (například v Německu)(Guttman 1979). Během let se ale ze své původní oblasti přesouvá směrem k pólům. Kromě změny klimatu byl tento přesun doprovázen rostoucí genetickou rozmanitostí. Výhodou větší genetické rozmanitosti mohla být i rychlejší reakce na změny nebo možnost osídlení oblasti, která by nebyla vhodná ani pro jednoho z rodičů. Křížák pruhovaný se dostává i do takových zeměpisných šířek, ve které jsou těžce vysvětlitelné pouze pomocí globálního oteplování (Walter et al. 2008). V Polsku se první populace objevovaly na západě během třicátých let dvacátého století, poté na jihovýchodě v šedesátých letech dvacátého století. Na konci 90. let 20. století byl již rozšířen téměř po celém území Polska (Wawer et al. 2017). V České republice ukazují záznamy na první výskyt v 50. letech 20. století na jižní Moravě, v 70. letech 20. století nebyl doložen jeho výskyt, ale v roce začátkem 21. století byl znovu pozorován a v roce 2017 se nacházel téměř v celé republice (Dolejš & Rückl 2018).

V dnešní době křížák pruhovaný obývá i severské země. Například v Lotyšsku byl poprvé zaznamenán v létě 2004 (Spungis 2005), v Norsku ve městě Tonsberg byl sledován ve stejném roce (Bratli & Hansen 2004). V létě 2005 byl vyfotografován ve Finsku poblíž Helsinek (Koponen et al. 2007). V roce 2011 byla ve Finsku ve volné přírodě odchycena samice, která byla poslána do muzea v Helsinkách, kde byla dále chována. Samice nakladla kokony, ale později bylo zjištěno, že neobsahovaly žádná embrya. To vede k otázce, zda je kopulace nutná ke tvorbě kokonu. V roce 2011 nebylo nijak doloženo, zda jsou na území Finska stále populace křížáka pruhovaného nebo se na toto území dostávají již vylíhnutí pavouci (Terhivuo et al. 2011). Ve Švédsku, jižně od Stockholmu, byl sledován od roku 2004, ale záznamy dokládají, že se objevoval i severněji (Obrázek 8)(Landreus 2004). Nicméně oblasti severně od trvale osídlené části nejsou kvalitně sledovány.



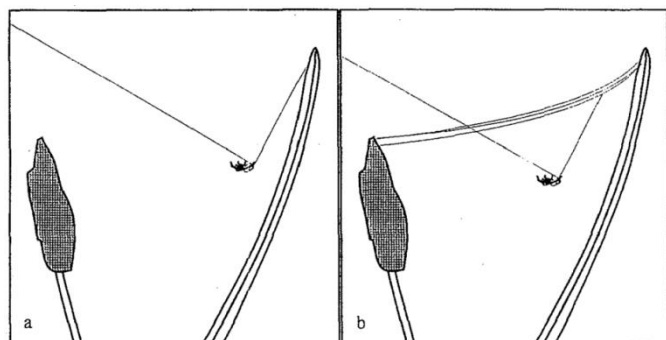
Obrázek 8: Rozšíření křížáka pruhovaného ve Švédsku. Bílé kruhy - záznamy z let 1995-2001; černé kruhy - záznamy z let 2002-2003 (Landreus 2004)

Do života pavouků velmi radikálně zasáhl člověk, který mohl expanzi, i nevědomě, napomáhat díky rozšíření obchodu i cestování (Kumschick et al. 2011). Díky lidským stavbám může pavouk překonávat významné vzdálenosti a mohou být spojovány původně oddělené linie. Například alely asijských druhů, které se objevují u invazivních evropských pavouků, se mohly dostat do Evropy přes Rusko díky transsibiřské magistrále. Terhivuo et al. (2011) také zdůraznil lidský faktor v šíření pavouka, díky nálezu křížáka pruhovaného na celní stanici mezi Finskem a Ruskem, kde dochází k častému překračování hranic.

3.2.1 Šíření větrem – „balloning“

Šíření větrem je běžný způsob přemísťování pavouků. V cizojazyčných textech je tento jev označován jako balloning, Kúrka et al. 2015 tuto činnost překládá jako odlétání na vlákněch, což je výstižné, ale pro použití v textu nepraktické, proto je dále používán anglický výraz.

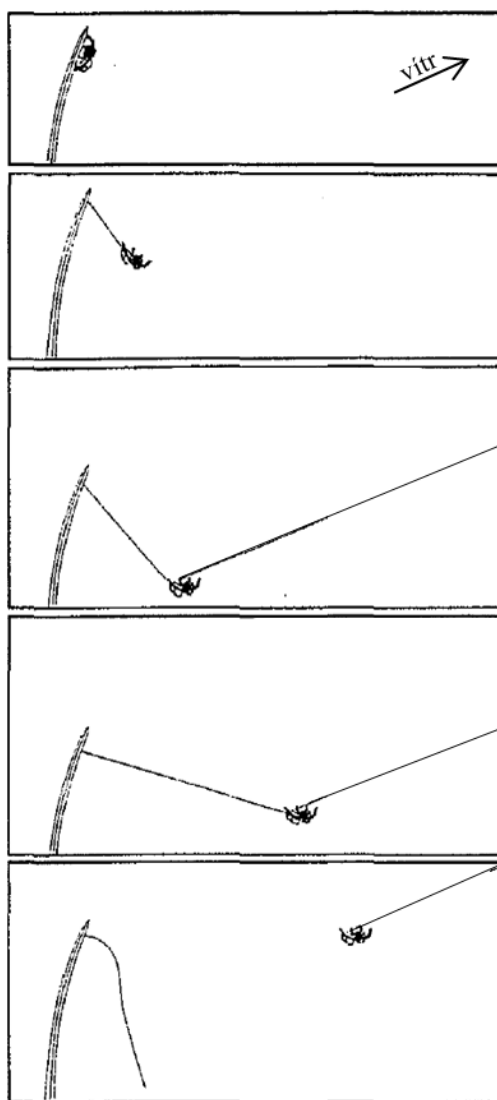
Balloning pravděpodobně přispívá k vysoké expanzi křížáka pruhovaného (Coyle 1983). Slouží k osidlování nových lokalit, ale stejně tak může pomáhat k udržování genetické rozmanitosti ve stávajících lokalitách (Ramirez & Haakonsen 1999).



Obrázek 9: Způsoby vzletu při balloningu – a) vzlet z vrcholu vegetace; b) vzlet z vlákna, které je upevněno mezi vegetací. (Follner & Klarenberg 1995)

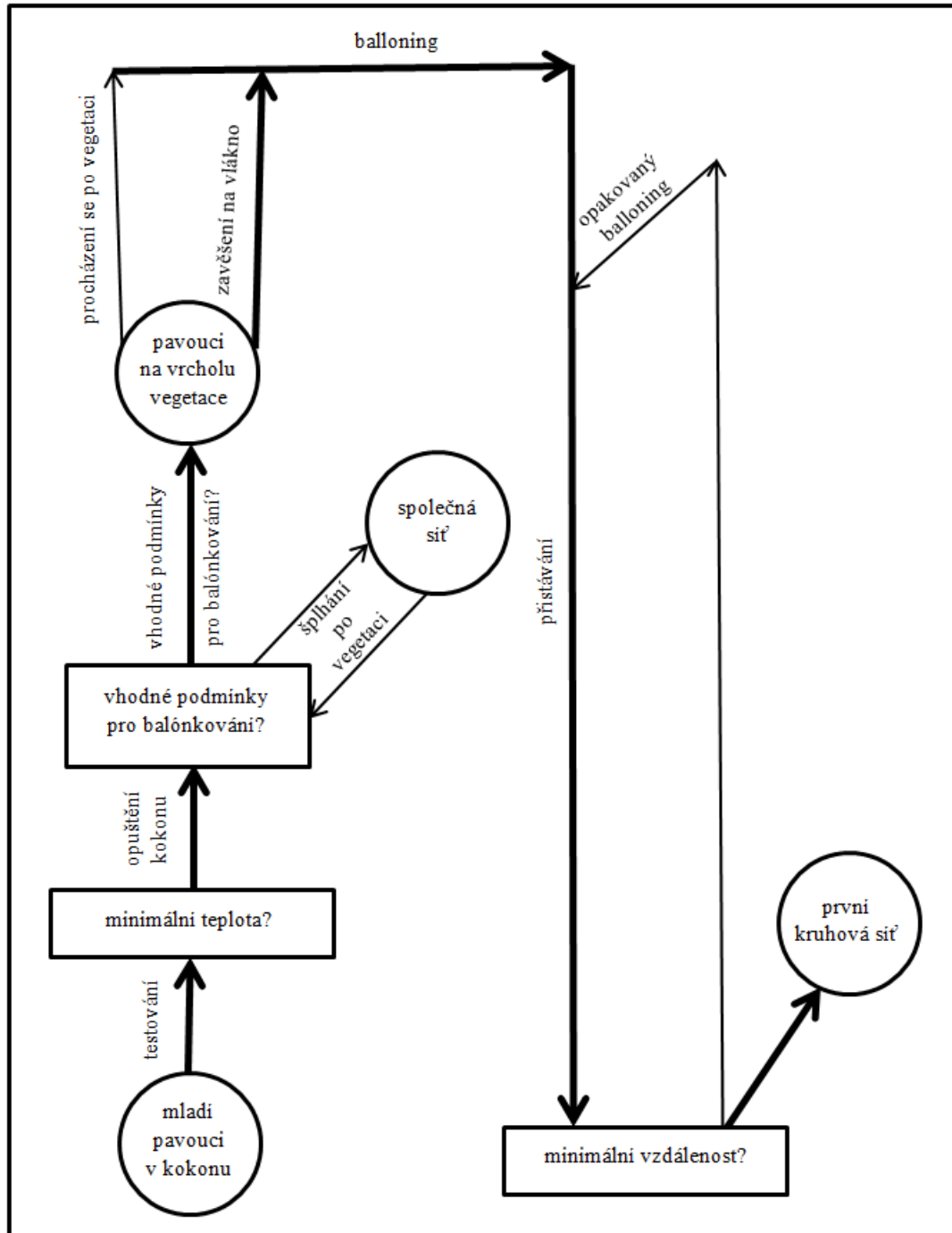
Mladí pavouci opouští svůj vaječný vak na jaře, když dojde k oteplení. Nevychází všichni najednou, ale v malých skupinkách v průběhu několika dní (průměrně 3,8 dní)(Follner & Klarenberg 1995). Poté se vydávají k vysoké vegetaci, kde realizují balloning. Sledovány jsou dva způsoby balloningu (Obrázek 9). Běžnější varianta spočívá v tom, že pavouk vyšplhá na vrchol vysoké vegetace. Odtud se spustí pomocí krátkého vlákna. Na tomto vlákně se začne pohybovat ve směru větru. Poté vypustí další vlákno, které zůstává volně vlát ve větru. Když nastane dostatečně velký odpor vzduchu, přetrhne se vlákno, kterým se pavouk udržuje na vegetaci. Obrázek 10 ukazuje schématický postup balloningu. Bylo pozorováno, že pavouk nepřerušuje vlákno, které ho spojuje s vegetací, svými chelicerami. Toto vlákno je skutečně přerušeno větrem (Follner & Klarenberg 1995).

Alternativní vzlet je upřednostňován v případech, kdy se na jednom místě nashromáždí velké množství mladých pavouků, kteří se chystají na balloning. Spolupracující pavouci spojí vláknem více vrcholů vysoké vegetace, a poté vzletají z tohoto vlákna. Následující postup odpovídá první variantě. Výhodou této alternativy může být vzlet více jedinců v krátké době (Follner & Klarenberg 1995).



Obrázek 10: Schématický postup při vzletu - balloning ve volné přírodě z vrcholu trávy (Follner & Klarenberg 1995)

Několik pavouků bylo sledováno v průběhu balloningu a přistávání. Ve většině případů po přistání začali stavět své první pavučiny určené k chytání kořisti. Jeden ze sledovaných pavouků při balloningu urazil menší vzdálenost než ostatní, po přistání pavučinu nestavěl, ale znovu vyšplhal na vysokou trávu a balloning opakoval (Follner & Klarenberg 1995). To ukazuje, že balloning není záležitost, která by mohla proběhnout pouze jednou za život.



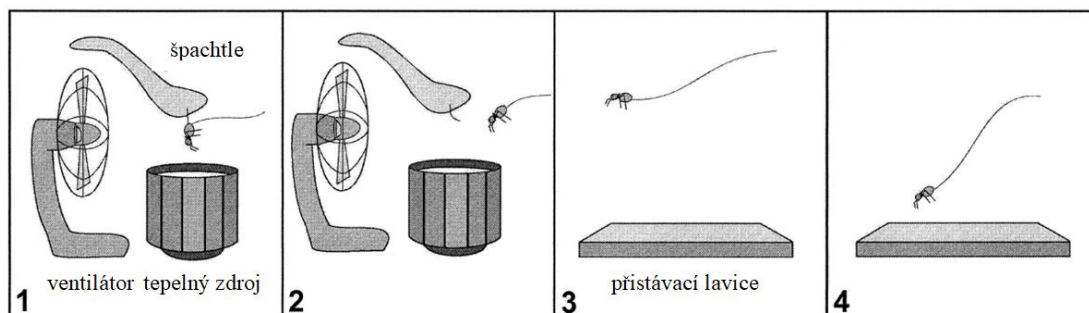
Obrázek 11: Schéma průběhu balloningu – tučné šipky označují hlavní chování; tenké šipky představují ojedinělé chování (Follner & Klarenberg 1995)

Balloning závisí na povětrnostních podmínkách, především na turbulencích, které vznikají díky slunečnímu záření, které zahřívá vrstvu vzduchu nad vegetací. Podmínky vhodné ke vzletu umí pavouci s největší pravděpodobností vycítit. Může ale nastat situace,

kdy pavouk opustí kokon, ale zjistí, že nenastaly příznivé podmínky pro vzlet. Například při snížení teploty nebo za deště. Když pavouk jednou opustí kokon, již se do něj nevrací. Jedinci, kteří nemohou odletět, společně vytvoří pavučinu, na které společně čekají na lepší podmínky pro vzlet. V tomto případě nebyl doložen žádný pokus o kanibalismus (Follner & Klarenberg 1995). Obrázek 11 ukazuje schéma chování mladých křížáků pruhovaných tak, jak jej pozorovali Follner & Klarenberg (1995).

Follner & Klarenberg (1995) vydali studii, ve které bylo uvedeno, že balloning je pro život křížáka pruhovaného nepostradatelné. Jejich pozorování probíhalo ve volné přírodě. Všichni sledovaní pavouci začali stavět své první sítě až po balloningu. A právě to autory dovedlo k závěru, že křížák pruhovaný po vylíhnutí není dravý a mohou zemřít hladu, pokud u nich včas nedojde k balloningu. Po tomto úkazu se z pavouků stávají aktivní predátoři. Toto tvrzení se zdá nepravděpodobné. Kdyby byl balloning nutný pro vývoj a tedy i přežití pavouka, musely by o něm být vedeny záznamy z laboratorních chovů (Walter et al. 2005). Chov by byl navíc obtížnější a časově náročný.

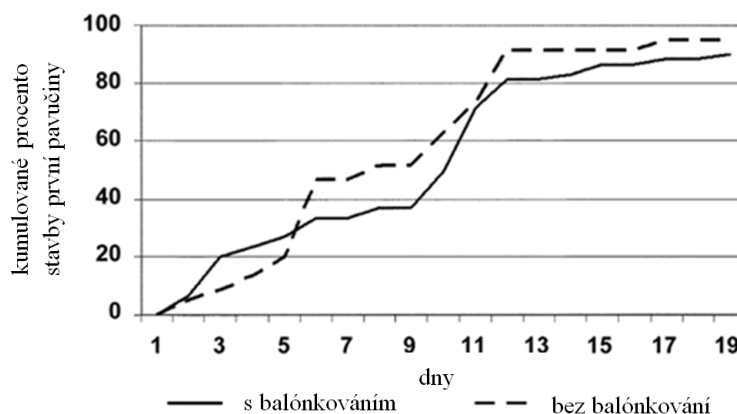
Walter et al. (2005) provedli pokus, který studuje uměle vyvolaný balloning. Část mladých pavouků v laboratorních podmínkách byla přímo umístěna do terárií napodobující reálnou přírodu, druhá část byla vystavena umělému balloningu. Experiment spočíval v tom, že pavouci byli den po vylíhnutí pomocí špachtle, která nahrazuje stéblo trávy z volné přírody, vystaveni proudu vzduchu. Ten byl vytvořen pomocí ventilátoru a zdroje tepla. Pavouci se začali spouštět na vláknech ze špachtle, v okamžik, kdy se vlákno přetrhlo, byli unášeni proudem vzduchu až na laboratorní lavici, která sloužila jako přistávací plocha. Obrázek 12 zobrazuje postup tohoto experimentu. Pro každého jedince byl experiment prováděn dvakrát. Až poté byli umístěni do terárií.



Obrázek 12: Průběh experimentu umělého balloningu v laboratorních podmínkách (1 – přípravná část; 2 – roztrhnutí vlákna; 3 – balloning; 4 – přistávání)(Walter et al. 2005)

Z pozorování vyplynulo, že balloning nemá vliv na aktivitu pavouků při stavbě pavučin, ani na dobu uplynulou od narození do tvorby první pavučiny. Graf 8 dokazuje, že rozdíly jednotlivých skupin nebyly statisticky významné (Walter et al. 2005).

V průměru křížákům pruhovaným trvalo 8 dní, než začali stavět sítě, do kterých lze chytat kořist. Do této chvíle hladověli. Je možné, že délka tohoto období byla způsobena chovem v laboratoři. Úmrtnost v těchto dnech byla nízká, což napovídá tomu, že jsou pavouci připraveni na poměrně dlouhé hladovění. (Walter et al. 2005) Z experimentu Walter et al. (2005) je zřejmé, že balloning lze velmi snadno spustit i uměle. Z toho se dá odvodit, že se samci pavouků křížáků pruhovaných mohou ve volné přírodě tímto způsobem přemisťovat, kdykoli jim to umožní povětrnostní podmínky.



Graf 8: Porovnání aktivity při stavbě pavučin pavouků, kteří prošli a neprošli umělým ballóningem (Walter et al. 2005)

3.2.2 Globální oteplování

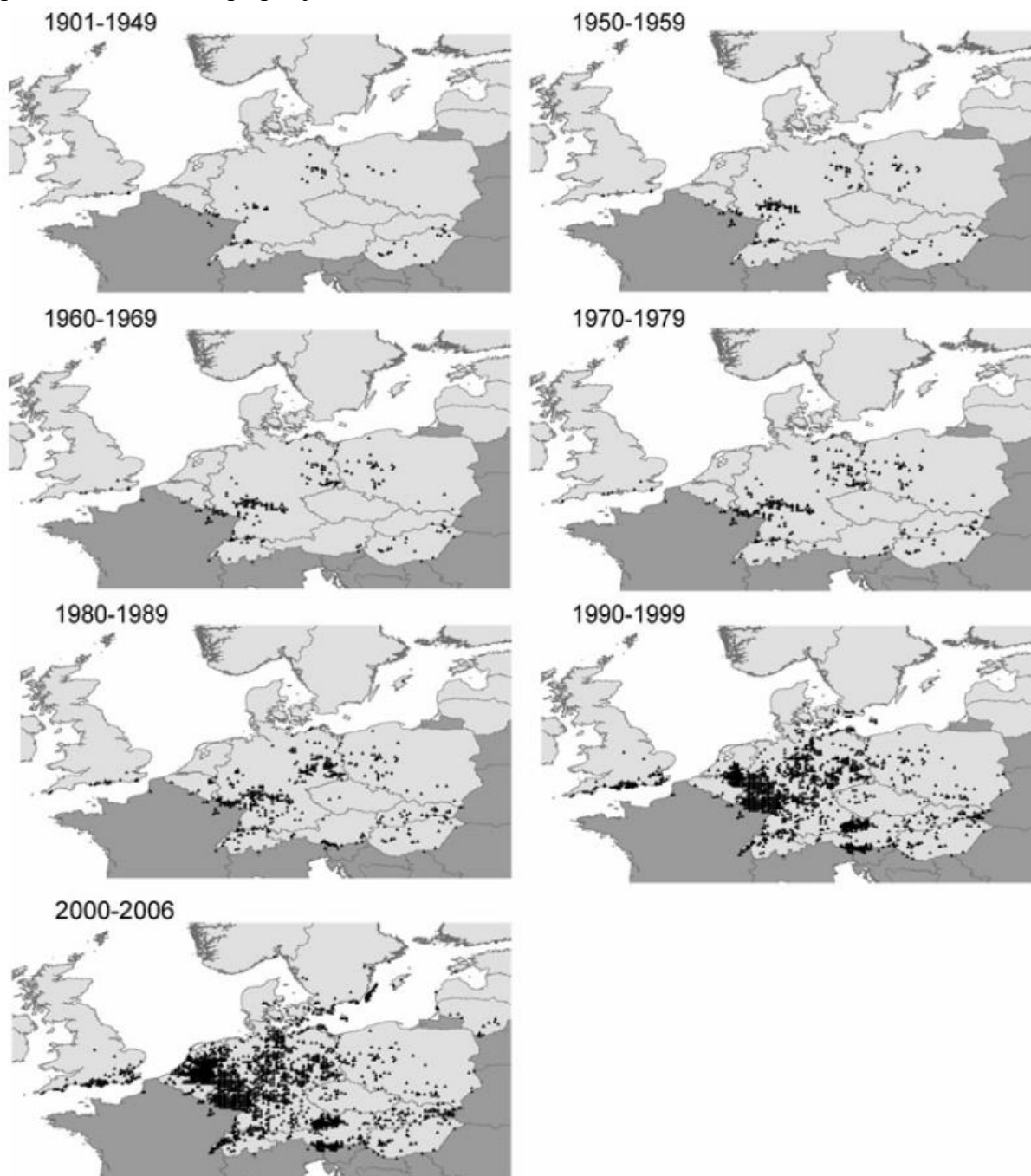
U některých druhů může globální oteplování vést až k jejich vyhynutí (Thuiller et al. 2011), jiné se před teplem přesouvají do severnějších oblastí a vyšších zeměpisných šířek (Walther et al. 2002), další druhy expandují, protože se na změnu klimatu mohou lehce adaptovat (Parmesan 2006). Rychlé tempo změny klimatu dává druhům pouze krátkou dobu na adaptivní mutace (Barrett & Schluter 2007). Když ale k mutacím dojde, může nový jedinec získat soubor znaků, které umožňují kolonizovat nové stanoviště, které bylo nevhodné pro oba rodičovské druhy (Mallet 2008).

První výrazné oteplení bylo sledováno mezi roky 1910 a 1945, druhá vlna oteplování nastala v roce 1976. Globální teplota se od prvního oteplení zvýšila přibližně o 0,6 °C. Největší teplotní rozdíl byl zaznamenán v Evropě, zde se oteplilo téměř o 1,0 °C, v zimě je oteplení zřetelnější než v létě (European Environment Agency 2004). S těmito klimatickými změnami lze sledovat i rozšíření mnoha druhů směrem na sever a do vyšších horských oblastí, než byly původní lokality jejich výskytu (Walther et al. 2002). Křížák pruhovaný se původně vyskytoval ve středomořské části Evropy a několika izolovaných místech ve střední Evropě (Kůrka et al. 2015; Wawer et al. 2017).

Kumschick et al. (2011) zkoumali rozšíření po kontinentální Evropě v letech 1901 – 2006. Pro tento výzkum byly nashromážděny informace o křížáku pruhovaném z katalogů, publikací, národních společností i ze soukromých sbírek z různých evropských zemí. Použity byly pouze materiály, ze kterých byla zřejmá přesná poloha a čas výskytu. Naopak nebyly zahrnuty materiály, které pocházely ze středomořských zemí, ve kterých křížák pruhovaný původně vyskytoval. Některé země byly z analýzy vyloučeny kvůli nedostatku dostupných dat – patří zde například Ukrajina, Moldávie, Rumunsko, Rusko, Bělorusko, Faerské ostrovy nebo Andorra. Bez záznamu o výskytu křížáka pruhovaného v Evropě byly pouze Irsko a Island. I když neexistuje záznam o křížáku pruhovaném, neznamená to, že se v daném státě skutečně nevyskytuje. Pokles informací o druhu v jednotlivých státech byl zaznamenán po zveřejnění prvního záznamu. Celkem bylo analyzováno 3033 záznamů z 19 zemí. Zkoumané materiály byly rozděleny do devíti časových intervalů, vždy po 10 letech. Od 20. století byl zaznamenán první posun obývaných lokací tohoto pavouka na sever

a východ Evropy. Pro každý časový interval byly nashromážděny i informace o vývoji teploty.

Počátkem 20. století se křížák pruhovaný po Evropě šířil nepravidelně, ale poté expandoval více na sever Evropy a také spojil izolované oblasti svého výskytu. Podle prvních záznamů byl výskyt potvrzen v 8 zemích Evropy, v roce 2006 byl výskyt potvrzen v 19 zemích včetně Norska, Finska nebo Estonska. Obrázek 13 ukazuje postup šíření křížáka pruhovaného v Evropě pro jednotlivá desetiletí.

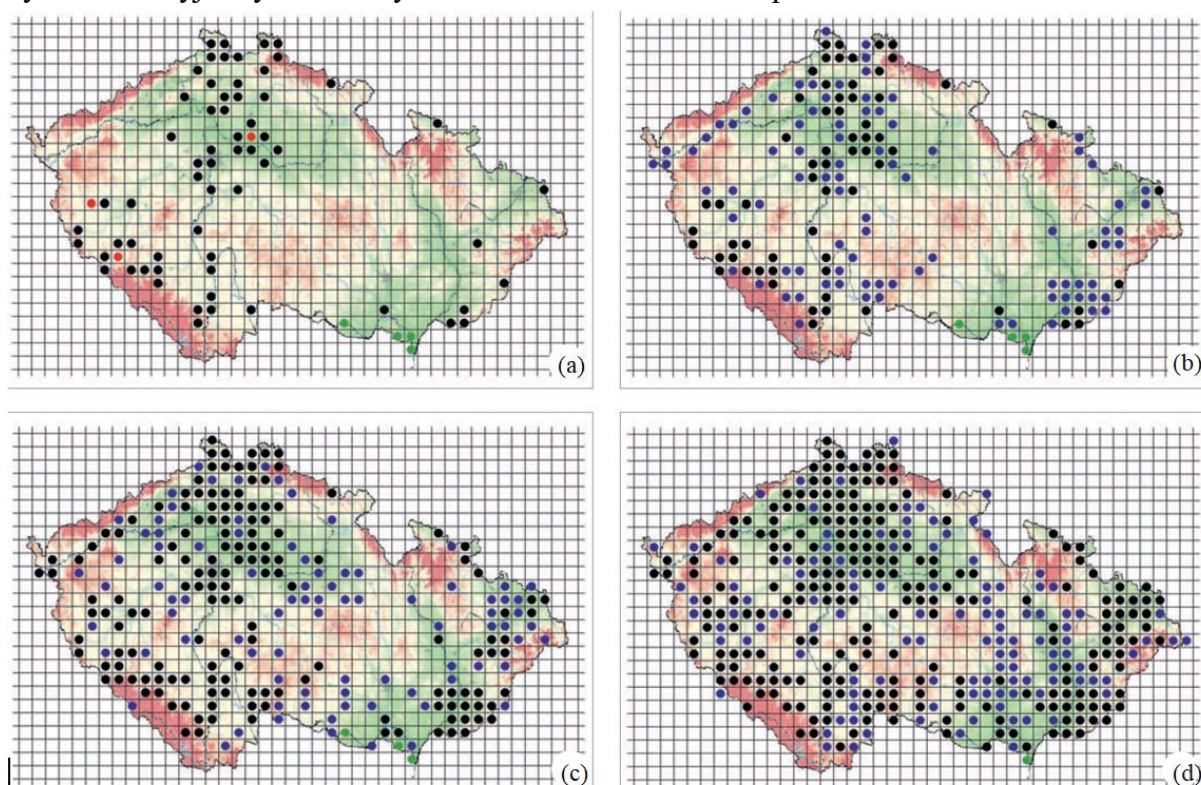


Obrázek 13: Rozšíření křížáka pruhovaného ve střední a severní Evropě v letech 1901 – 2006; černé tečky znamenají výskyt pavouka, světle šedé země byly zahrnuty do výzkumu, tmavě šedé země byly vynechány. (Kumschick et al. 2011)

Teplota byla téměř konstantní do 80. let 20. století. V 90. letech se začala výrazně zvyšovat. Na místech původního výskytu křížáka pruhovaného byla teplota vyšší než na nově

obsazených oblastech. Rozdíl těchto teplot se s postupem času zvětšoval. V první polovině 20. století byla průměrná teplota v místech obsazených křížákem pruhovaným přibližně 9,1 °C, v 60. – 80. letech se tato teplota snížila na 8,3 – 8,6 °C. V té době nedocházelo ke zvyšování globální teploty, ale pavouk se i přesto šířil i do stále chladnějších oblastí. Je možné, že křížák pruhovaný mohl časem zvýšit svou toleranci vůči chladu a / nebo se u něj vyvinuly lepší hibernační schopnosti než u jedinců, kteří žijí jižněji (Kumschick a kol. 2011).

Kumschick et al. (2011) zkoumali i kontinentálnost klimatické proměnlivosti, kterou představuje rozdíl mezi teplotou nejteplejšího a nejchladnějšího měsíce. Tato hodnota se v Evropě mění spolu se vzdáleností od pobřeží do vnitrozemí a od západu na východ. Nebyl zjištěn jasný trend, ale nově kolonizovaná místa se v průběhu času stávala méně kontinentálními. Křížák pruhovaný je teplomilný druh, a proto by neměl být limitován vysokými teplotami. Rozšíření a přežití pavouka by měla ovlivňovat teplota v nejchladnějším měsíci, protože zimu musí přežít mladí jedinci ve vaječných vacích. Z výsledků vyplývá, že klimatické oteplování urychlilo šíření křížáka pruhovaného. Ke změnám teplot docházelo i v minulosti. Maxima dosahovaly v pozdním středověku. Křížák pruhovaný se teoreticky mohl šířit do střední a severní Evropy již v této době. Následným ochlazením během malé doby ledové z této oblasti zmizel, populace přežily jen na vhodných místech. To by mohlo vysvětlovat výjimky v osídlených oblastech ve střední Evropě v roce 1901.



Obrázek 14: Šíření křížáka pruhovaného v České republice – stav v r. 1994 (a), 1997 (b), 2007 (c) a 2017 (d). Zeleně původní výskyt v 50. letech 20. stol., červeně první novodobé nálezy, modře nově obsazená území oproti předchozí mapě (Dolejš & Rückl 2018)

Křížák pruhovaný je hojně rozšířen i v České republice. Dolejš & Rückl (2018) z materiálů z Národního muzea zjistili, že se na našem území pavouk vyskytoval již v 50. letech 20. století na jižní Moravě v okolí Břeclavi. U mnoha záznamů nebyla uvedena data, ale informace o výskytu křížáka pruhovaného na území České republiky končily

informací z roku 1971. Od té doby nebyla o pavoukovi žádná zmínka a v roce 1992 se dokonce dostal do Červené knihy ohrožených a vzácných bezobratlých, kde byl veden jako ohrožený. Krátce na to se ale na území České republiky začal opět objevovat a rapidně se rozšiřovat (Obrázek 14).

3.2.3 Rozšíření křížáka pruhovaného ve spojení s genetikou

Krehenwinkel & Tautz (2013) vytvořili komplexní studii o rozšíření křížáka pruhovaného. Bylo použito 2000 vzorků pavouků z 300 lokalit. Vzorky byly získány buď přímo z terénu, nebo ze soukromých sbírek. Dále bylo použito asi 500 vzorků z muzeí. Historické vzorky obsahují pavouky shromážděné mezi 19. stoletím a rokem 1960.

Byla dokázána vysoká genetická rozdílnost mezi evropskými a asijskými populacemi (Krehenwinkel & Tautz 2013; Wawer et al. 2017). Nejblíže příbuzní invazivních evropských pavouků jsou původní evropské druhy. Před expanzí se původní a invazivní populace významně nelišily v DNA. Kolonie pavouků, které osídlily hory, při přesunu na sever, musely být odolné vůči výrazným výkyvům teplot. Kolonizace těchto oblastí mohla trvat dlouho. Po roce 1930 docházelo k příměsi asijských linií k invazivním evropským populacím. To pravděpodobně vedlo ke zvýšené toleranci ke chladu a urychlilo osidlování horských oblastí (Wawer et al. 2017). Původní populace asijské alely téměř neobsahují, invazivní populace vykazují průměrně 5 % těchto alel. Rozdíl mezi novými geny u invazivních a původních populací stále roste (Krehenwinkel a Tautz 2013; Wawer et al. 2017).

Podobně Wawer et al. 2017 zkoumali vzorky DNA křížáků pruhovaných z různých lokalit ve volné přírodě v Polsku. Vybrané lokality se lišily dobou kolonizace i prostředím (zastoupeny byly hory, řeky i lidská obydlí). Pro porovnání byly přidány vzorky z Itálie a Japonska. Výsledky vykazovaly nízkou genetickou různorodost v polských populacích. Rychlé rozšiřování může usnadňovat vysoký tok genů mezi populacemi. Rozmanitost alel pavouků v Polsku byla vyšší než v Itálii, což spolu s vysokou heterozygotností a nízkou hodnotou inbreedingu, že polské populace jsou stále ve stádiu expanze.

Krehenwinkel a Tautz (2013) zkoumali i tepelné preference křížáka pruhovaného. Byly nashromážděny samice křížáka pruhovaného ze severní Evropy (Německo, Polsko, pobaltské státy, Švédsko a Dánsko) a ze středomoří (Portugalsko, Španělsko a jižní Francie). Tyto samice v laboratorních podmínkách nakladly vaječné vaky, které byly následně otevřeny, aby mohl být proveden experiment. Zkoumání tolerance vysoké teploty probíhalo tak, že pavouci byli umístěni do zkumavek, které byly postupně zahřívány. Test začínal na 40 °C a každých 10 minut byla teplota zvýšena o 2 °C. Pavouci se zvyšující se teplotou zvyšovali svou aktivitu, dokud nedosáhli svého teplotního limitu. Při snižování teploty pavouci naopak svou aktivitu snižují, a proto nemohl test probíhat obdobným způsobem. Proto byl uskutečněn test přezimování ve venkovních podmínkách. Vaječné vaky z obou lokalit byly umístěny v Německu a ve Španělsku, kde byly ponechány až do jara. Poté byly vaječné vaky otevřeny a byl proveden odhad přeživších jedinců. Podle výsledků vykazují pavouci ze severních oblastí nižší tepelnou toleranci. Obě populace jsou téměř z 50 % ovlivněny podmínkami přezimování v nepůvodní lokalitě. U pavouků ze středomořských oblastí, kteří zimují ve své původní lokalitě, se objevuje pouze 27 % vaječných vaků s méně než 50 % přeživších jedinců. U pavouků žijících severně je obdobných vaječných vaků pouze 20 %.

Úspěšné osídlení nové oblasti se často spojeno s morfologickými změnami. Křížák pruhovaný se při osidlování severnějších oblastí musí vyrovnat s mnohem kratším vegetačním obdobím, než byl zvyklý na jihu. Zima začíná dříve a jaro později a než na jihu. V jižních lokalitách byli křížáci pruhovaní sledováni živí i v prosinci, naopak v severnějších lokacích mizí už koncem září. Proto musí pavouk v severních oblastech dříve dospět, aby se měl šanci rozmnožovat, proto nestihne dorůst velikosti, jaké by dosáhl v jižnějších oblastech (Krehenwinkel & Tautz 2013).

Krehenwinkel a Pekár (2015) se zabývali zkoumáním souvislosti genetiky s rozšířením křížáka pruhovaného pomocí extrakce DNA z muzejních vzorků pavouků. Vzorky byly rozděleny do tří skupin. První z nich zahrnovala vzorky před rozšířením expanzním rozšířením křížáka pruhovaného a to do roku 1930. Druhou skupinou byla raná fáze expanze mezi roky 1930 a 1960. Poslední skupina obsahovala vzorky z počátku masivního rozšíření křížáka pruhovaného od roku 1960. Pravděpodobnost genotypizace byla vysoká ve stejném roce sběru vzorků. Naopak lokalita sběru nehrála téměř žádnou roli. Nejvyšší účinek na genotypizaci měla velikost těla křížáka pruhovaného.

Nejvíce muzejních vzorků pocházelo z invazní populace ze severovýchodního Německa a historické populace z jihozápadního Německa. Analýza dokládá souvislost s rostoucí genetickou variací a stále pokračující invazí. Obě populace měly srovnatelnou rozmanitost před rokem 1930, poté nastal prudký nárůst genetické variace v invazních populacích. Kromě toho se v invazních populacích značně zvýšila variace velikosti těla křížáka pruhovaného. Ta ale po roce 1960 klesla a je srovnatelná s původní. Invazní pavouci jsou obecně menší než původní. Výsledky potvrzují, že úspěšnou expanzi křížáka pruhovaného podporuje genetická příměs z dříve izolovaných linií. Mohou vznikat adaptivní variace, které pomáhají pavoukovi přežít v nových oblastech. Již v raném období expanze byla zřejmá zvyšující se genetická variace včetně fenotypové variace, kterou představuje velikost pavouka nebo jeho tolerance tepla (Krehenwinkel & Pekár 2015).

4 Závěr

Tato práce shrnuje výsledky některých výzkumů naměřených na křížáka pruhovaného. Následuje shrnutí nejdůležitějších výsledků týkajících se jeho rozmnožování, preference stanoviště, potravy a v neposlední řadě možných důvodů rychlé expanze tohoto pavouka.

- Mladí křížáci pruhovaní s větší pravděpodobností přežijí zimní období, když se líhnou z vaječných vaků nakladených na počátku období páření (Leborgne & Pasquet 2005). S menší pravděpodobností jsou napadeni parazitem *Tromatobia ornata*, který má podobný vývojový cyklus jako křížák pruhovaný. Parazit nestihne napadnout vajíčka, když jsou ve vaječném vaku již vyvinutí mladí pavouci.
- Samci s přístupem k samičímu feromonu dříve dospívají (Cory & Schneider 2018).
- Samci křížáka pruhovaného s větší pravděpodobností volí bigynii, v případě, že je k dispozici více nespářených samic (Zimmer et al. (2012).
- Sexuální kanibalismus závisí na délce kopulace (Welke & Schneider 2010). Při kratší kopulaci mají samci vyšší možnost útěku a mohou hledat vhodnější samici k páření. Délka kopulace je zkrácena i v případě, že v inseminálním kanálu samice zůstala část pedipalpu jiného samce, to zároveň zvyšuje možnost otcovství prvního samce. Pokud samec kopulaci přežije, tak druhou kopulaci naopak dobu aktu prodlužují, aby měli co největší pravděpodobnost otcovství (Nessler et al. 2007). Při páření geneticky příbuzných párů je kopulace zkrácena a dochází méně k sexuálnímu kanibalismu (Welke & Schneider 2010). Samci nepřijdou o možnost páření, kdyby nenašli samici, která s nimi není geneticky příbuzná.
- V Asii bylo dokázáno, že stabilimentum odráží UV záření a tím láká více létajícího hmyzu (Kim et al. 2012). V obdobné studii na Slovensku (Prokop & Grygláková 2005) nebylo potvrzeno, že by bylo zachyceno více létajícího hmyzu ani významný rozdíl v zachyceném hmyzu v sítích se stabilimentem a bez něj. Rozdíl výsledků obou studií může záviset na malém počtu pozorovaných pavučin na Slovenku nebo rozdílným zeměpisným místem sledování. Tvorba stabilimenta by mohla být užitečná v oblastech chudých na kobyly. Hladoví a malí pavouci mají větší tendence investovat více energie do stavby pavučiny a kvalitní dekorace (Prokop & Grygláková 2005). Zschokke (2002) nepotvrdil větší odrazivost UV záření.
- Při vyšším používání vlákna (například při zachycování kořisti) nastává větší pravděpodobnost budování stabilimenta. Nebylo potvrzeno, že tvorba stabilimenta představuje rovnováhu mezi metabolickými náklady vynaloženými na tvorbu dekorace a příjmem energie z potravy (Walter et al. 2008).
- Tvzení Follnera & Klarenberga (1995), že balloning je nedílnou součástí života křížáka pruhovaného bylo vyvráceno pomocí pokusu Waltera et al. (2005), kde bylo dokázáno, že balloning nemá efekt na začátek tvorby sítě. A lze jednoduše vyvolat i uměle.

- Efektivní šíření křížáka pruhovaného podporuje i jeho velká přizpůsobivost v místech výskytu. Největší vliv na výskyt pavouka má výskyt jeho predátorů, vegetační struktura, druh kořisti a rozmanitost rostlin. Složení rostlin vliv nemá (Bruggissera et al. 2012). Výhodou pro pavouka je i to, že většina lokací, do kterých se přesouvá, bývá neudržována (Krehenwinkel & Tautz 2013).
- Přesto, že je křížák pruhovaný považován, za pavouka konzumujícího převážně rovnokřídlé (Bratli & Hansen 2004; Kůrka et al. 2015), je přizpůsobivý. Nyffeler & Benz (1978) pozorovali na rozkvetlých loukách vyšší konzumaci včely medonosné (*Apis mellifera*).
- Jedná se o teplomilný druh, a proto by neměl být limitován vysokými teplotami. Rozšíření a přežití pavouka více ovlivňuje teplota v nejchladnějším měsíci – hlavně kvůli přezimování vaječných vaků. Proto mohlo globální oteplování urychlit šíření křížáka pruhovaného (Kumschick et al. 2011). Ke změnám teplot docházelo i v minulosti, což může znamenat, že se křížák pruhovaný mohl šířit do střední a severní Evropy už ve středověku. Následným ochlazením během malé doby ledové z této oblasti zmizel. Přežily pouze populace na vhodných místech. To by mohlo vysvětlovat výjimky v osídlených oblastech ve střední Evropě v roce 1901 (Kumschick et al. 2011).
- Místa nálezu křížáka pruhovaného byla dříve chladnější než dnes (z důvodu globálního oteplování), proto je vysoká pravděpodobnost, že pavouk měl schopnost tolerovat nižší teploty již na začátku expanze. Tomu odpovídá i zjištění, že se pavouk šíří i nyní šíří do studenějších oblastí než je středomoří. To může znamenat, že současný stav rozptylu křížáka pruhovaného není konečný (Kumschick et al. 2011).
- Byla dokázána vysoká genetická rozdílnost mezi evropskými a asijskými populacemi (Krehenwinkel & Tautz 2013; Wawer et al. 2017).
- Nejbližší příbuzní invazivních evropských pavouků jsou původní evropské druhy (Krehenwinkel & Tautz 2013; Wawer et al. 2017). Po roce 1930 docházelo k příměsi asijských linií k invazním evropským populacím. To pravděpodobně vedlo ke zvýšené toleranci ke chladu a urychlilo osidlování horských oblastí (Wawer et al. 2017).
- Výsledky Krehenwinkela & Pekara (2015) potvrzují, že úspěšné zvětšování rozsahu druhu, podporuje genetická příměs z dříve izolovaných linií. Mohou vznikat adaptivní variace, které pomáhají křížákovi pruhovanému přežít v nových oblastech. Již v raném období expanze je zřejmá zvyšující se genetická variace včetně fenotypové variace, kterou představuje velikost pavouka nebo jeho tolerance tepla. Zmenšení těla pavouka může způsobovat to, že při osidlování severnějších oblastí se pavouk setkává s mnohem kratším vegetačním obdobím, než na jihu. Zima začíná dříve a jaro později než na jihu. V severních oblastech musí pavouk dříve dospět, aby se měl šanci rozmnožovat, proto nestihne dorůst velikosti, jaké by dosáhl v jižnějších oblastech (Krehenwinkel & Tautz 2013).

- Na rychlé expanzi křížáka pruhovaného může mít velký podíl i člověk (Kumschick et al. 2011; Terhivuo et al. 2011). Díky stavbám jako se například transsibiřská magistrála dochází k cestování na velké vzdálenosti. Pavouci toho můžou využít.

5 Literatura

- Andrade MBC. 1998. Female hunger can explain variation in cannibalistic behavior despite male sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology* **9**:33–42.
- Barrett RDH, Schluter D. 2007. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:38–44.
- Bratli H, Hansen LO. 2004. The wasp spider *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (Araneae, Araneidae) observed in Norway. *Norw. J. Entomol* **51**:183–185.
- Bruggissera OT, Sandaua N, Blandeniera G, Fabiana Y, Kehrlic P, Aebid A, Naisbita RE, Bersiera L-F. 2012. Direct and indirect bottom-up and top-down forces shape the abundance of the orb-web spider *Argiope bruennichi*. *Basic and Applied Ecology* **13**:706–714.
- Bush AA, Yu DW, Herberstein ME. 2008. Function of bright coloration in the wasp spider *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae). *Proceedings of the Royal Society B* **275**:1337–1342.
- Cory A-L, Schneider JM. 2018. Effects of social information on life history and mating tactics of males in the orb-web spider *Argiope bruennichi*. *Ecology and Evolution* **8**:344–355.
- Coyle FA. 1983. Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology* **11**:283–286.
- Dolejš P, Rückl K. 2018. Křižák pruhovaný – invazní, nebo expanzivní druh?. *živa* **5**:263–265
- European Environment Agency (2004) Impacts of Europe's changing climate. European Environment Agency Report no. 2 (<http://www.eea.eu.int>).
- Foelix FR. 2010. *Biology of spiders* third edition. Oxford University Press, USA.
- Follner K, Klarenberg A. 1995. Aeronautic behaviour in the wasp-like spider, *Argiope bruennichi* (Scopoli)(Araneae, Argiopidae). *Proceedings of the 15th European Colloquium of Arachnology* 66–72.
- Fromhage L, Schneider JM. 2005 No discrimination against previous mates in a sexually cannibalistic spider. *Naturwissenschaften* **92**:423–426.
- Fromhage L, Uhl G, Schneider JM. 2003. Fitness consequences of sexual cannibalism in female *Argiope bruennichi*. *Behav Ecol Sociobiol* **55**:60–64.
- Gage, MJG. 1995. Continuous variation in the reproductive strategy as an adaptive response to population density in the moth *Plodia interpunctella*. *Royal Society* **261**:25–30.
- Gaskett AC. 2007 Spider sex pheromones: emission, reception, structures and functions. *Biol. Rev.* **82**:27–48.
- Guttman R. 1979. Zur Arealentwicklung und Ökologie der Wespenspinne (*Argiope bruennichi*) in der Bundesrepublik Deutschland und den angrenzenden Ländern. *Bonner zoologische Beiträge* **30**:454–486.
- Herberstein ME, Craig CL, Coddington JA, Elgar MA. 2000. The functional significance of silk decorations of orb-web spiders: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* **75**:649–669.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:237–268.

- Chinta SP, Goller S, Lux J, Funke S, Uhl G, Schulz S. 2010. The Sex Pheromone of the Wasp Spider *Argiope bruennichi*. *Angewandte Chemie Int. Ed.* **49**:2033-2036.
- Kim KW, Kim K, Choe JC. 2012. Functional values of stabilimenta in a wasp spider, *Argiope bruennichi*: support for the prey-attraction hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* **66**:1569-1576.
- Koponen S, Fritzén NR, Pajunen T, Piirainen P. 2007. Two orb-weavers new to Finland – *Argiope bruennichi* and *Neoscona adianta* (Araneae, Araneidae). *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* **83**:20-22.
- Krehenwinkel H, Pekar S. 2015. An Analysis of Factors Affecting Genotyping Success from Museum Specimens Reveals an Increase of Genetic and Morphological Variation during a Historical Range Expansion of a European Spider. *PLoS ONE* **10**(8) (e0136337) doi:10.1371/journal.pone.0136337.
- Krehenwinkel H, Tautz D. 2013. Northern range expansion of European populations of the wasp spider *Argiope bruennichi* is associated with global warming–correlated genetic admixture and population-specific temperature adaptations. *Molecular Ecology* **22**:2232-2248.
- Kumschick S, Fronzek S, Entling MH, Nentwig W. 2011. Rapid spread of the wasp spider *Argiope bruennichi* across Europe: a consequence of climate change?. *Climatic Change* **109**:319-329.
- Kůrka A, Řezáč M, Macek R, Dolanský J. 2015. Pavouci České republiky. Academia, Praha.
- Leborgne R, Pasquet A. 2005. Time of oviposition and reproductive success in *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae). *Eur. J. Entomol* **102**:169-174.
- Lüddecke T, von Reumont BM, Förster F, Billion A, Timm T, Lochnit G, Vilcinskas A, Lemke S. 2020. An Economic Dilemma between Molecular Weapon Systems May Explain an Arachno-Atypical Venom in Wasp Spiders (*Argiope bruennichi*). *Biomolecules* **10** (978) doi:10.3390/biom10070978.
- Mallet J. 2008. Hybrid speciation. *Nature* **446**:279–283.
- Merilaita S, Tullberg BS. 2005. Constrained camouflage facilitates the evolution of conspicuous warning coloration. *Evolution* **59**: 38–45.
- Miller JA. 2007. Repeated evolution of male sacrifice behavior in spiders correlated with genital mutilation. *Evolution* **61**:1301–1315.
- Nentwig W, Blick T, Bosmans R, Gloor D, Hänggi A, Kropf C. 2021. Spiders of Europe. Version 04.2021. Available from <https://www.araneae.nmbe.ch> (accessed April 2021).
- Nessler SH, Uhl G, Schneidera JM. 2007. Genital damage in the orb-web spider *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae) increases paternity success. *Behavioral Ecology* **18**:174-181.
- Nyffeler M, Benz G. 1978. Die Beutespektren der Netzspinnen *Argiope bruennichi* (Scop.), *Araneus quadratus* Cl. und *Agelena labyrinthica* (Cl.) in Ödlandwiesen bei Zürich. *Revue suisse Zool* **85**:747-757.
- Oxford GS, Gillespie RG. 1998. Evolution and ecology of spider coloration. *Annual Reviews Entomol* **43**:619–643.
- Pantoja E, Pinya S. 2020. First record of predation of *Hemidactylus turcicus* by *Argiope bruennichi* (Arachnida: Araneidae). *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* **31**:3-5.

- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **37**:37–69.
- Prokop P, Grygláková D. 2005. Factors affecting the foraging success of the wasp-like spider *Argiope bruennichi* (Araneae): Role of web design. *Biologia, Bratislava*, **60**(2):165-169.
- Ramirez MG, Haakonsen KE. 1999. Gene flow among habitat patches on a fragmented landscape in the spider *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). *Heredity* **83**:580–585.
- Schulte KF, Uhl G, Schneider JM. 2010. Mate choice in males with one-shot genitalia: limited importance of female fecundity. *Animal Behaviour*, **80**:699–706.
- Spungis V. 2005. Wasp Spider *Argiope bruennichi* (SCOPOLI, 1772) (Aranea, Araneidae) in Latvia. *Latvijas Entomologs* **42**:106-107.
- Stanković M, Ćurčić M. 2020. New species in the arachnofauna of Bosnia and Herzegovina from the protected habitat of Gromiželj, Velino Selo. *Archives for Technical Sciences* **22**(1):67-78.
- Sugiura S, Sakagami K, Harada M, Shimada N. 2019. Can praying mantises escape from spider webs? *Ecology* **100**(11):e02799. 10.1002/ecy.2799
- Terhivuo J, Fritzén NR, Koponen S, Pajunen T. 2011. Increased number of observations and notes of offspring production in the invasive orb-web spider *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (Araneae; Araneidae) in Finland. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* **87**:95-101.
- Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo MB. 2011. Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature* **470**:531–534.
- Walter A, Bliss P, Elgar MA, Moritz RFA. 2009. *Argiope bruennichi* shows a drinking-like behaviour in web hub decorations (Araneae, Araneidae). *J Ethol* **27**:25-29.
- Walter A, Bliss P, Moritz FA. 2005. The wasp spider *Argiope briennichi* (Arachnida, Araneidae): Ballooning is not an obliate life history phase. *The Journal of Arachnology* **33**:516-522
- Walter A, Elgar MA, Bliss P, Moritz RFA. 2008. Wrap attack activates web-decorating behavior in *Argiope* spiders. *Behavioral Ecology* **19**:799-804.
- Walter A. 2019. Silk decorations in *Argiope* spiders: Consolidation of pattern variation and specific signal function. *The Journal of Arachnology* **47**:271-275.
- Wawer W, Rutkowski R, Krehenwinkel H, Lutyk D, Pusz-Bocheńska K, et al. 2017. Population structure of the expansive wasp spider (*Argiope bruennichi*) at the edge of its range. *The Journal of rachnology* **45**(3):361-369.
- Welke KW, Schneider JM. 2010. Males of the orb-web spider *Argiope bruennichi* sacrifice themselves to unrelated females. *Biology letters* **6**:585-588.
- Wilder SM, Rypstra AL, Elgar MA. 2009. The importance of ecological and phylogenetic conditions for the occurrence and frequency of sexual cannibalism. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* **40**:21–39.
- Wilder SM, Schneiderc JM. 2017. Micronutrient consumption by female *Argiope bruennichi* affects offspring survival. *Journal of Insect Physiology* **100**:128-132.
- World Spider Catalog. 2021. World Spider Catalog. Version 22.0. Natural History Museum Bern, Available from <http://wsc.nmbe.ch> (accessed April 2021).
- Zimmer SM, Schneider M. 2016. Fine-scale spatial genetic structure suggests modest risk of inbreeding in natural populations of *Argiope bruennichi*. *Evolutionary Ecology Research* **17**: 35-51.

- Zimmer SM, Welke KW, Schneider JM. 2012. Determinants of Natural Mating Success in the Cannibalistic Orb-Web Spider *Argiope bruennichi*. PLoS ONE 7(2) (e31389) doi:10.1371/journal.pone.0031389.
- Zschokke S. 2002. Ultraviolet reflectance of spiders and their webs. The Journal of Arachnology 30:246-254.

6 Seznam použitých zkratek a symbolů

DNA	– deoxyribonukleová kyselina
UV záření	– ultrafialové záření

7 Seznam použitých obrázků

Obrázek 1: Možné zbarvení dospělé samice křížáka pruhovaného (a, b) a dospělý samec (c) se samicí v pozadí	9
Obrázek 2: Křížák pruhovaný (a) krytý listovým štítem, (b) se začerněnými pruhy a (c) přírodně zbarvený ve studii zabývající se účelem zbarvení (Bush et al. 2008)	10
Obrázek 3: Vaječný vak	11
Obrázek 4: Poloha sítí pavouků - křížák čtyřskvrnný (<i>Araneus quadratus</i>), křížák pruhovaný (<i>Argiope bruennichi</i>) a pokoutník nálevkovitý (<i>Agelena labyrinthica</i>) (Nyffeler & Benz 1978)	13
Obrázek 5: (A) Kudlanka uvězněná v pavučině. (B) Sít' křížáka pruhovaného se stabilimentem. (C) Kudlanka zabalená a kousnutá. (D) Kudlanka osvobozující se z pavučiny. (Sugiura et al. 2019)	15
Obrázek 6: Predace gekona tureckého (Pantoja & Pinya 2020)	15
Obrázek 7: Samice křížáka pruhovaného v klasické poloze (vlevo) a při pití (vpravo) (Walter et al. 2009)	16
Obrázek 8: Rozšíření křížáka pruhovaného ve Švédsku. Bílé kruhy - záznamy z let 1995-2001; černé kruhy - záznamy z let 2002-2003 (Landreus 2004)	25
Obrázek 9: Způsoby vzletu při balloningu – a) vzlet z vrcholu vegetace; b) vzlet z vlákna, které je upevněno mezi vegetací. (Follner & Klarenberg 1995)	26
Obrázek 10: Schématický postup při vzletu - balloning ve volné přírodě z vrcholu trávy	26
Obrázek 11: Schéma průběhu balloningu – tučné šipky označují hlavní chování; tenké šipky představují ojedinělé chování (Follner & Klarenberg 1995)	27
Obrázek 12: Průběh experimentu umělého balloningu v laboratorních podmínkách (1 – přípravná část; 2 – roztrhnutí vlákna; 3 – balloning; 4 – přistávání) (Walter et al. 2005)	28
Obrázek 13: Rozšíření křížáka pruhovaného ve střední a severní Evropě v letech 1901 – 2006; černé tečky znamenají výskyt pavouka, světle šedé země byly zahrnuty do výzkumu, tmavě šedé země byly vynechány.	30
Obrázek 14: Šíření křížáka pruhovaného v České republice – stav v r. 1994 (a), 1997 (b), 2007 (c) a 2017 (d). Zeleně původní výskyt v 50. letech 20. stol., červeně první novodobé nálezy, modře nově obsazená území oproti předchozí mapě (Dolejš & Rückl 2018)	31

8 Seznam grafů

Graf 1: Průměrná kořist rovnokřídlých (světle šedé sloupečky) a kořist bez rovnokřídlých (tmavě šedé sloupečky) za den (1 - jedinci zakrytí štítem; 2 – začernění jedinci; 3 - jedinci přirozeně zbarvení)	10
Graf 2: Včely medonosné (tečkované sloupečky) a kobylky zelené (bílé sloupečky) jako kořist křížáka pruhovaného, v závislosti na lokalitě (Nyffeler & Benz 1978)	14
Graf 3: Počet samců, kteří se pářili se samicí a počet kopulací samic	18
Graf 4: Počty nedospělých samic (červená čára), dospělých samic (modrá přerušovaná čára) a dospělých samců (zelená přerušovaná čára) v populaci během 1 měsíce. Dospělé samice jsou také rozděleny podle jejich stavu páření (nespářené samice (tmavě modrá čerchovaná čára) a kryté samice (fialová čerchovaná čára se třemi tečkami)). (Zimmer et al. 2012).....	19
Graf 5: Páření mezi nepříbuznými páry mělo delší trvání než páření mezi sourozenci. .	21
Graf 6: Samci spárovaní s nepříbuznou samicí byli kanibalizováni významně častěji. .	21
Graf 7: Grafické znázornění typu dekorací a jejich použití (Walter 2019)	23
Graf 8: Porovnání aktivity při stavbě pavučin pavouků, kteří prošli a neprošli umělým balloningem	29

