

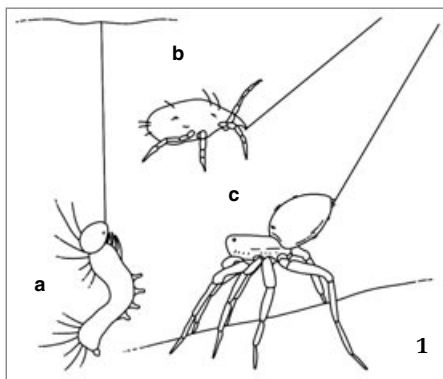
Letci bez křídel aneb Hedvábí ve službách aeronautiky 1.

Když se v r. 1832 plavil Charles Darwin na expediční lodi *The Beagle* do Jižní Ameriky, pozoroval přibližně 100 km od argentinských břehů pavouky, kteří se během letu na pavučinovém vlákně zachytili na lodi. Tento neobvyklý způsob šíření (disperze) ho fascinoval natolik, že mu ve své knize o expedici věnoval celou stať (Darwin 1845). Nebyl však zdaleka první, kdo si pozoruhodného fenoménu povšiml. Šíření pavouků větrem bylo poprvé popsáno v r. 1678 Martinem Listerem v knize *Historiae Animalium Angliae*. A v *Živě* se o něm česky psalo již v r. 1855, 1856 a 1860. V následujícím dvoudílném článku shrneme, co o tomto jevu doposud víme.

Šíření pavouků pomocí větru a hedvábých vláken se v angličtině nazývá ballooning, protože stejně jako při letu balonem jde o pasivní transport závislý na větru. Unášený neví, jak dlouho poletí a kam, nemůže se vrátit zpět. Nejde tedy o migraci, u níž živočich kontroluje směr. Tím se tento způsob šíření liší od letů okřídleného hmyzu za potravními zdroji nebo na zimoviště. Čistě pasivní disperze to ale není ani náhodou. Pavouk musí vyrobit dostatečné množství vláken a projevit speciální chování, které mu umožní vzlétnout. Toto chování připomíná pouštění draka, jehož účelem ale je, aby drak majitele nakonec odnesl. V českém jazyce dosud nemáme jednoslovný výraz, běžně se používá sousloví aeronautické chování pavouků (viz také Živa 2005, 3: 121–123), dále v textu budeme používat anglický výraz ballooning. Protože let pavouků je svým způsobem pasivní, umožňuje šíření na často větší vzdálenosti než vyčerpávající aktivní let. Důsledkem této invence mají mnozí pavouci v porovnání s jinými pavoukovci neproduktivními hedvábí vlákna průměrně rozsáhlejší areály. Řada druhů žijících na našem území se proto vyskytuje v celé palearktické oblasti.

Ballooning mezi živočichy

Svými vlastnostmi jsou pavouci k tomuto způsobu šíření předurčení. Vedle schopnosti vytvářet hedvábí vlákna mají další významnou predispozici – díky rozsáhlému trávicímu traktu mají schopnost po vydatném příjmu potravy dlouhodobě hladovět, takže dokážou dlouhou pouť bez potravy přežít. Pavouci ale nejsou jedinými členovci, kteří produkují hedvábí vlákna, tuto vlastnost najdeme např. u štírků, mnohožek, snovatek, larev chrostíků nebo blanokřídých ze skupiny Parasitica. Jmenované skupiny však používají hedvábí jen při rozmnožování, tvorbě úkrytů a lovu kořisti, nikoli k šíření. Přesto však existují dvě skupiny, které hedvábí vlákna pro disperzi využívají – motýli (Lepidoptera) a roztoči



1 Způsob ballooningu u různých skupin členovců. Housenka motýla (Lepidoptera, a), roztoč sviluška (Prostigmata: Tetranychidae, b), pavouk slíďák (Araneae: Lycosidae, c). Upraveno podle: J. R. Bell a kol. (2005)

svilušky (Prostigmata: Tetranychidae). Housenky některých motýlů, především potravně vázaných na dřeviny, se při potřebě přesunout se na jiný strom spouští na vlákně (obr. 1a), dokud je neodnese vítr. Podobně se spouštějí larvy některého sítkokřídleho hmyzu (zlatoočky, denivky a bělotky), ale ballooning u nich nebyl prokázán.

U roztočů se ballooning objevil u svilušek, parazitů rostlin žijících na spodní straně listů, kde si tvoří charakteristické pavučinky. Původně používaly hedvábí k jiným účelům, např. na ochranu vajíček. Později se však naučily vlákna využít i při disperzi. Tu u nich iniciuje hladovění a dehydratace, způsobená zhoršením stavu hostitelské rostliny. V takové situaci začínou u dvoubuněčné snovacy žlázy ústíci na koncovém článku palp vypouštět vlákno. Aby plápolalo ve větru, roztoč nadzvedne přední část těla včetně nohou (obr. 1b). Tito ani ne půl milimetru dlouzí živočichové dokážou vypustit i přes metr dlouhé vlákno. Obvyklá vzdálenost překonaná pomocí vlákna nebývá větší než několik set metrů. Svilušky nebyvají potravně specializované

(jsou polyfágní), a tak mají vysokou pravděpodobnost, že přistanou na rostlině, která jim bude vyhovovat. Létají převážně jen oplozené nebo partenogeneticky se rozmnožující samice, takže na nové lokalitě mohou rovnou založit populaci, či v případě partenogenetických klon. Pavouci však oproti motýlům a sviluškám dotáhli schopnost aeronautického chování k dokonalosti.

Proč jít do nejistoty

Ballooning představuje pro jedince velké riziko, že ho vítr zanechá na místě nesplňující předpoklady pro jeho život. Navíc se tím vystavuje nebezpečí predace. Třeba u rorýsů lovcích kořist ve vzduchu bylo zjištěno, že 80 % krmení nošeného na hnízdo obsahovalo pavouky, především plachetnatky (Linyphiidae). Také jedinci snažící se vzlétnout z vrcholů rostlin jsou vystaveni větší predaci, např. ze vzduchu lovcími vázkami. Benefity jsou však v případě úspěchu natolik lákavé, že na rizika nechávají zapomenout. Možných selekčních tlaků, zvýhodňujících jedince s tendencí k ballooningu, je hned několik.

- Využívání biotopů s vysokou pravděpodobností disturbance či zániku. Takovými biotopy jsou zaplavované břehy řek, obnažená půda nebo agroekosystémy. Pravidelné šíření druhů žijících na těchto místech tedy paradoxně snižuje pravděpodobnost mortality. Naopak druhy ze stabilních biotopů nemají tendenci je opouštět (jsou více filopatrické). Ve využívání nestabilních biotopů je spatřována jedna z hlavních příčin evoluce ballooningu.

- Snížení konkurence o kořist, případně využití bohatých, ale jen přechodných (efemerních) zdrojů potravy. Tendence ke vzletům může být vyvolána hladem, což bylo experimentálně prokázáno např. u pavučenek rodu *Erigone*, nebo příliš častým fyzickým kontaktem s konkurenty. Když dojde k přeplnění biotopu, jedinci jsou nuceni se rozšířit na jiná místa. Selektivně zvýhodnění mohou být i ti, kteří nehledají nové zdroje potravy, jež se mohou objevit v souvislosti s environmentálními výkyvy, jako jsou záplavy a požáry. Schopnost pavouků lokalizovat bohaté potravní zdroje dokládá pozorování, že po příletu na ječmenné pole s různou mírou zamoření mšicemi v různých částech pak měli tendenci usadit se především na místech s bohatým výskytem mšic.

- Omezení kanibalismu či přibuzenského křížení (inbreedingu). U mládat opouštějících kokon je zřetelná snaha vzdálit se od sebe. Za touto snahou může být potřeba vyhnout se kanibalismu ze strany sourozenců i rodičů nebo v době dospělosti inbreedingu. Jako reakce na hrozbu kanibalismu mezi jedinci ze snůšky může být chápána i snaha samic o větší vzdálenost mezi kládaním jednotlivých kokonů, kdy ukládají kokony s vajíčky na různých místech.

- Snížení konkurence o samice. Ballooning provozují hlavně samice, ale existují i případy převahy u samců. To lze vysvětlit pátráním po samicích k páření.

Mezi výhodami z kolonizování nových míst a rizikem nenalezení vhodné lokality panuje dynamická rovnováha. Uvnitř populací jednotlivých druhů existuje variabilita

v tendenci k aeronautickému chování. Jak dokládají opakovaná testování stejných jedinců, tato variabilita je i v každém jedinci. Záleží na momentálních podmínkách, k jaké strategii se většina populace přikloní. Zdá se tedy, že možnost uletět, nebo zůstat na místě může uplatnit každý jedinec. Rozhoduje se nejen podle svého fyziologického stavu, genetických predispozic, vnějších podmínek, ale také podle chování ostatních jedinců, protože i na nich záleží, jak selektivně výhodné zvolené chování bude (podle evoluční teorie her, např. Maynard Smith 1982).

Je hmotnost a roční doba klíčová?

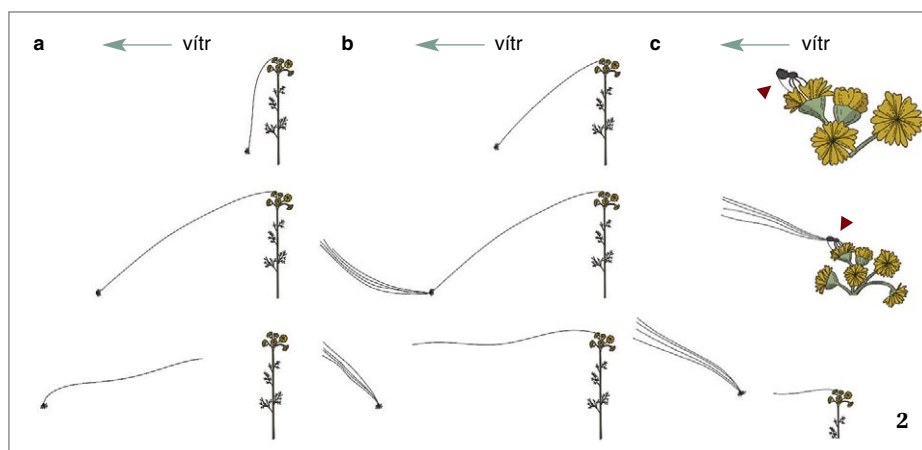
Kvůli gravitačním omezením platí, že čím lehčí pavouci jsou, tím snáze a dále doletí. Většina jedinců zastížených při letu nepřesahovala délku 3 mm a hmotnost 2 mg. Proto jsou schopna létat především mláďata. Méně často se tak chovají dospělci, obvykle u drobných druhů, např. pavučenek rodů *Erigone* nebo *Oedothorax*. Ve výjimečných případech však byl pozorován ballooning i u jedinců až 10 mm dlouhých a 150 mg těžkých, např. u samic sociálního jihoafrického stepníka *Stegodyphus dumicola*. Stepníci mohou díky zmnožení ampulovitých snovacích žláz produkovat velké množství nosných vláken, která zvednou do vzduchu i těžšího jedince. Vedle překonání gravitace může ve vzácnosti ballooningu u velkých pavouků hrát roli i viditelnost pro predátory a větší riziko zranění při přistání.

V rámci druhu bývá ballooning vázán na určité ontogenetické stadium, případně na určité období v roce. Existují však výjimky. Pavučenka létavá (*Erigone atra*) a p. zoubkatá (*E. dentipalpis*), patrně naši nejběžnější astronauti, létají kromě mrazivého počasí prakticky po celý rok. Vedou jakýsi kočovný způsob života, během něhož se příležitostně krmí a rozmnožují. Výhodou je, že mohou jako první narazit na volné zdroje potravy.

Některí autoři se domnívají, že podzimní meteorologické podmínky v Evropě umožňují pavoukům vystoupat jen nízko, což vede k disperzi spíše na krátké vzdálenosti, kdežto přesuny na velkou vzdálenost se odehrávají v létě. Letní disperzi spojují s reprodukcí, kdežto podzimní se snahou nalézt vhodná místa na přezimování. Tato hypotéza však nebyla potvrzena odchvy v různých výškách a různých sezónách, nebyly ani zjištěny rozdíly ve složení zachycených společenstev pavouků.

Způsoby vzletu

Pavouci disponují baterií snovacích žláz, nacházejících se v zadečku a otevírajících se v podobě tenkých trysek na snovacích bradavkách. Každý typ žláz produkuje materiál různých fyzikálních vlastností, pavouci používají jednotlivé typy při různých životních funkcích (blíže také v Živě 2023, 3 nebo 2017, 3). Okolo typů vláken používaných k ballooningu existuje řada nezodpovězených otázek. K ukotvení se nicméně používají piriformní a velká ampulovitá vlákna. Vlákna sloužící jako balon jsou patrně tvořena malými ampulovitými a aciniformními vlákny. Všichni pavouci zahajují ballooning vyhledáváním vyvýšených míst. Vzletnout



mohou třemi způsoby, jejichž názvy opět pocházejí z angličtiny.

- **Suspended** (obr. 2a). Jde o fylogeneticky původní způsob vzletu. Jedinci se z vyvýšených míst spouštějí na vlečném vlákně tak dlouho, dokud je neodtrhne vítr. Pokud vítr vlákno nepřeruší, nýbrž stále zavěšeného pavouka pouze přenesou na jiné místo, nejde o ballooning, ale o disperzi zvanou rapelling. Suspended ballooning je typický ve vysoké vegetaci, obvykle z dřevin. V nízké vegetaci, např. v trávníku, by pavouk spadl na zem dřív, než by ho uchopil vítr.
- **Rafting** (obr. 2b). I zde se pavouk spouští na vlečném vlákně. V zavěšené poloze však zvýšením tlaku v zadečku začne ze zadních snovacích bradavek vypouštět ampulovitá a aciniformní vlákna. Jakmile dostatečně vyčnívají, napomáhá s jejich vytahováním vítr. Vlákna plápolají ve vzduchu, dokud vítr pavouka neodtrhne od vlečného vlákna.

- **Tip-toe** (obr. 2c a 3–6). Pavouk se pomocí přichytného terče a vlečného vlákna ukotví k podkladu, ale nespustí se. Ve snaze co nejvýše vyzdvihnout snovací bradavky se postaví na špičky nohou a zvedne zadeček. Ze zadních snovacích bradavek začne produkovat vlákna. Ve chvíli, kdy jsou dostatečně dlouhá, kotví vlákno se utrhne od podkladu a pavouk odlétá. Tento způsob vzletu, nevyžadující prvotní zhoupení dolů, se může uplatnit i v nízké vegetaci. Alternativně k ballooningu se mohou vlákna zachytit na okolní vyvýšené vegetaci a pavouk na takové místo přechází po vlákně jako po mostě – disperze zvaná bridging.

Délka vláken pro aeronautické chování se pohybuje od několika decimetrů do několika metrů, např. u běžníků (*Thomisidae*) byla zjištěna průměrná délka 3 m. Tělo pavouka zpravidla vytváří pouze čtvrtinu odporu vzduchu, zbytek zastávají vlákna. Čím objemnější (delší) jsou, tím větší aerodynamický odpor představují a tím větší pavouk může být na nich nesen.

Při samotném letu již délka vlákna nehraje velkou roli. Nad průběhem a letem překonanou vzdáleností má pavouk malou kontrolu, pouze může roztahováním nebo stahováním nohou zvyšovat či snižovat odpor vzduchu. Rychlost letu závisí na rychlosti větru, při standardních podmínkách bývá okolo 10 km/h. Pavouk může ovlivnit konečnou destinaci rozhodnutím, zda se na místě, kam dolétl, usadí, nebo poletí dál. U některých jedinců bylo pozorováno, že vzletli až šestkrát za sebou. Je ale vysoké riziko, že neodlétnou a spad-

2 Způsoby vzletu pavouků.

Typ suspended (a). Pavouk se spouští na vlečném vlákně a do jeho odtržení vlaje ve větru. Typy rafting a tip-toe (b–c). Pavouk se upevní na podkladu pomocí přichytného terče z piriformních žláz a vlečného vlákna z velkých ampulovitých a aciniformních žláz. Při typu rafting (b) se spustí na vlečném vlákně a zavěšený vypouští do větru vlákna ze středních a zadních snovacích bradavek. V případě tip-toe (c) se do odletu drží podkladu nohama na špičkách, s vysoko vyzdvíženým zadečkem.

3 až 6 Pavouci v pozici tip-toe ve snaze vzletnout. Samice pavučenky rodu *Erigone* (obr. 3), samec snovačky pečující (*Phylloneta impressa*, 4), samice snovačky kroužkonohé (*Euryopsis saukea*, 5) a skálovky rodu *Drassyllus* (6). Foto O. Machač (obr. 3), R. Šich (4, 5) a P. Dolejš (6)

7 Vznik stoupajících vzdušných proudů (termické konvekce) využívaných pavouky pro vzlet. Orig. N. Gloríková (obr. 2 a 7)

nou. Mnohem výhodnější je však opět vyšplhat a pokusit se vzlet opakovat, protože v porovnání s chůzí na stejnou vzdálenost je tato varianta méně energeticky náročná a s nižším rizikem predace.

Vhodné podmínky ke vzletu a jak je pavouk pozná

Pro vzletnutí potřebují pavouci přítomnost stoupajících vzdušných proudů. Ty vznikají převážně za slunečných dnů po chladné noci, kdy sluneční paprsky ohřívají povrch půdy. Od toho se pak ohřívá vzduch a stoupá v podobě termických proudů (konvekce) vzhůru (obr. 7). Taková kombinace podmínek nastává nejčastěji na jaře a na konci léta. Alternativním způsobem vzniku stoupajících proudů jsou turbulence způsobené větrem narážejícím na překážky na povrchu Země. Optimální rychlost větru pro ballooning pavouků je do 3 m/s, měřená 2 m nad zemí. Při takové rychlosti větru je proudění ve vegetaci, tedy v místech, odkud většinou pavouci vzletávají, přibližně 0,6 až 0,8 m/s. Při vyšší rychlosti větru není stoupající proudění tak silné a navíc vzrůstá nepředvídatelnost. Kvůli závislosti na stoupajících vzdušných prouděch vyvolávaných slunečním zářením pavouci prakticky nelétají v noci. Tím se liší od mnoha skupin hmyzu, které preferují noční hodiny.



3



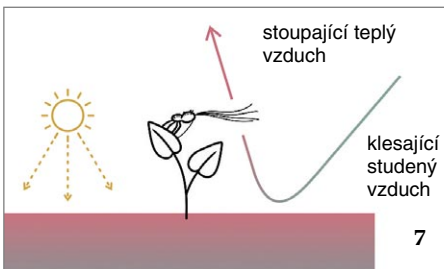
4



5



6



7

Za alternativní sílu zodpovědnou za vzlet pavouků je některými autory považováno elektrostatické pole Země (např. Morley a Robert 2018). Je sice schopné pavouka vyzdvihnout, ale pouze při síle elektrického pole 300 kV/m, která se v přírodě přirozeně nevyskytuje. Přesto však zde může elektřina jistou roli sehrávat, vlákna pro ballooning se do sebe obvykle nezamotávají, což může být zajištěno jejich elektrostatickým nabitím.

Pavouci rozeznávají vhodné povětrnostní podmínky pro zahájení vzletu smyslovými chlupy – trichobotriemi. Ve větru se ohýbají a o míře ohnutí, tedy síle větru, podávají informaci do centrální nervové soustavy pavouka. Pro posouzení vhodné míry proudění vzduchu zvedají pavouci nohy opatřené trichobotriemi, především první pár, do výšky. Experimentálně bylo prokázáno, že aeronautické chování spouští vítr o rychlosti 0,2 až 1,5 m/s. Vhodná místa pro vzletnutí si ale vybírají pomocí zraku. Volí nejosluněnější místa, často vyvýšená nad okolím. Pozitivní fototropii jsme pozorovali i během laboratorního pokusu, kdy většina jedinců startovala z osvětleného okraje experimentální misky.

Vzhledem k tomu, že pro ballooning musejí nastat příhodné povětrnostní podmínky a že pavouci jsou schopni je posou-

dit, dochází ve vhodných dnech k hromadným startům, jakýmsi pavoučím leteckým dnům. Slunečným dnům na konci léta, během kterých nám z čista jasna přistane na tváři pavučina, říkáme babí léto. Ještě větší letecké dny pavouků se ale odehrávají na jaře. U nás jsou typické především pro některé druhy pavučenek, např. p. rolní (*Oedothorax apicatus*). Při prvních teplých jarních dnech vylézají její dospělé samice ze zimovišť, letí nízko nad zemí a na některých vyvýšených překážkách v krajině, např. na silničních náspech, se ve velkém množství zachytávají. Zde hledají vhodné místo pro opětovné odstartování a zanechávají za sebou vlečná vlákna. Může jít až o miliony jedinců jednoho druhu a jejich vlečná vlákna pak na vegetaci vytvářejí rozsáhlé plachty. Podobná synchronizovaná disperze tisíců samic byla opakovaně pozorována na jaře u pavučenky nosaté (*Nusoncus nasutus*) a na podzim u pavučenky novozélandské (*Ostearius melanopygius*). U nás je spouštěčem těchto hromadných disperzí náhlý vzestup teplot, v subtropických a tropických oblastech to mohou být záplavy, nebo naopak náhlá období sucha.

Jaké vzdálenosti uletí

Je pozoruhodné, jak málo víme o ballooningu pavouků v porovnání s migrací ptáků. Nejsme schopni stopovat pavouky pomocí kroužkování ani vysílaček. Leccos ale již víme díky lapáčům připraveným na letadlech nebo balonech, vzdušným filtrům i nárazovým a sacím pastem.

Rychlost letu pavouka je dána rychlostí větru, který ho unáší. Při rychlosti 1,5 m/s by pavouk mohl za 7 hodin urazit téměř 38 km. Jaká je ale realita? Vzdálenosti se značně liší mezi taxony. Většinou se pohybují mezi několika decimetry až několika

stovkami metrů, několikakilometrové lety jsou spíše vzácné. Např. mláďata běžníků, která právě opustila kokon, dolétla průměrně do tří metrů. Sledováním cedivečky obecné (*Dictyna arundinacea*) na pšeničném poli byly zjištěny opakované starty, dosažená vzdálenost při jednom letu se pohybovala mezi 10 cm a několika metry. Existují však i zdokumentované případy daleko větších vzdáleností. Díky záchytným na lodích víme o nálezu skákavky 900 km a slídáka 1 300 km od nejbližší pevniny. Absolutním rekordem je ale plachetnatka zaznamenaná 3 200 km od pevniny. Pavouci jsou známi jako první kolonizátoři značně izolovaných nově vzniklých vulkanických ostrovů. Přestože jde o úctyhodné vzdálenosti, ani zdaleka nestačí k překonání oceánu mezi kontinenty. Projevem tohoto faktu je minimální překryv fauny pavouků Eurasie a Severní Ameriky, přestože prostředí těchto kontinentů je téměř identické. Mezikontinentální disperzi by pavoukům umožnilo snad jen tryskové proudění, které se nachází ve výšce 8 km. Zde by však byli vystaveni teplotě –60 °C. Sice průměrně létají ve větších výškách než hmyz, ale i tak ve většině případů poměrně nízko nad zemí. Se vzrůstající výškou počet pavouků ve vzduchu klesá, více než 5 km nad mořem se již prakticky nevyskytují.

V příští části si přiblížíme, jak se schopnost pasivního letu vyvíjela v evoluci různých skupin pavouků a jak napomáhala šíření druhů např. v době poledové, při osídlování ostrovů nebo pro šíření invazních druhů.

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živa.