

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra agroekologie a biometeorologie**



**Interakce mezi pavouky (Araneae) a jejich kořistí**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Marek Nerpas**

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

© 2016 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Interakce mezi pavouky (Araneae) a jejich kořistí" jsem vypracoval 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 autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 15.4.2016

\_\_\_\_\_

### **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval především svému vedoucímu bakalářské práce panu Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D. za odborné konzultace a cenné připomínky poskytnuté při zpracovávání této práce. Dále bych chtěl poděkovat své rodině za poskytnutou podporu a trpělivost během psaní bakalářské práce.

# Interakce mezi pavouky (Araneae) a jejich kořistí

## Souhrn

Pavouci (Araneae) jsou predátoři s mnoha strategiemi k lovení kořistí. Jejich jídelníček je často rozsáhlý, k získání potravy mezi nimi dochází k nejrůznějším interakcím a některé druhy se dokonce nebojí lovit ani ostatní pavouky. V prvních dvou kapitolách uvádím čtenáře do prostředí pavouků, kde se zabírám základním rozdělením druhů pavouků, přehledem nejvýznamnějších čeledí střední Evropy a jejich rozdělením do loveckých skupin (gild) na snovače různých typů pavučin a pavouky, kteří neloví pomocí pavučin, avšak vyznačují se podobným stylem lovu. Dále se práce zabývá vnitrodruhovými interakcemi mezi pavouky, jako jsou kompetice, kanibalismus či kooperace, které ovlivňují úspěšnost v lovu kořisti a následně i úspěšnost přežívání pavouků. V posledních dvou kapitolách se poté zabírám interakcemi v rámci loveckých skupin a mezi jednotlivými loveckými skupinami, které ovlivňují i ostatní druhy ekosystému a bývají hybnou silou v utváření živočišných komunit.

**Klíčová slova:** Pavouci, gilda, kořist, lov, kompetice

# **Interactions between spiders (Araneae) and their prey**

## **Summary**

Spiders (Araneae) are predators utilizing many strategies for hunting their prey. Their diet is often extensive. To obtain food, many various interactions occur among the spiders, and some species are not even afraid to hunt over other spiders. In the first two chapters, I describe the environment of spiders. I focus on the basic classification of spiders, following by an overview of the most important families in Central Europe and their division into the weavers of different types of cobwebs, and spiders who do not hunt through the webs but have a similar style of hunting, in hunting groups (guilds). Further on, the work deals with intraspecific interactions between spiders, such as competition, cannibalism or cooperation that influence the success in hunting prey and consequently the success in survival of spiders. In the last two chapters I deal with the interactions in the framework of the hunting groups, and between different hunting groups that affect other species of the ecosystem and are a driving force in shaping animal communities.

**Key words:** spiders, guild, prey, hunt, competition

# Obsah

<b>1 Úvod do říše pavouků</b> .....	8
<b>2 Rozdělení do potravních gild a přehled vybraných čeledí střední Evropy se zaměřením na arachnofaunu České republiky</b> .....	11
2.1 Pavouci spřádající síť .....	13
2.1.1 Pavouci lovící dle otřesů („Sensing web weavers“) .....	13
2.1.2 Snovači plachtovitých sítí („Sheet - web weavers“) .....	14
2.1.2.1 Čeleď: Plachetnatkovití (Linyphiidae) .....	14
2.1.3 Snovači trojrozměrných sítí („Space – web weavers“) .....	15
2.1.3.1 Čeleď: Snovačkovití (Theridiidae) .....	16
2.1.4 Snovači kolových sítí („Orb - web weavers“) .....	16
2.1.4.1 Čeleď: Křížákovití (Araneidae) .....	17
2.2 Pavouci nespřádající síť .....	18
2.2.1 Číhající lovci („Ambush hunters“) .....	18
2.2.1.1 Čeleď: Běžníkovití (Thomisidae) .....	19
2.2.2 Pozemní lovci („Ground hunters“) .....	19
2.2.2.1 Čeleď: Skálovkovití (Gnaphosidae) .....	20
2.2.2.2 Čeleď: Slídákovití (Lycosidae) .....	20
2.2.3 Ostatní lovci („Other hunters“) .....	20
2.2.3.1 Čeleď: Skákavkovití (Salticidae) .....	21
2.2.4 Potravní specialisté („Specialists“) .....	21
<b>3 Vnitrodruhové interakce</b> .....	23
3.1 Vnitroduhová kompetice .....	23
3.2 Kanibalismus .....	24
3.2.1 Sexuální kanibalismus .....	25
3.2.2 Příbuzenský kanibalismus .....	25
3.2.3 Matrifágie .....	26
3.3 Kooperace u sociálních pavouků .....	27
<b>4 Interakce uvnitř potravních gild</b> .....	30
4.1 Kompetice v potravních gildách .....	30
4.2 Predace v potravních gildách (IGP) .....	31
<b>5 Interguild interakce</b> .....	33
5.1 Kleptoparazitismus .....	33

5.2 Araneofágie mezi gildami .....	33
<b>6 Závěr .....</b>	<b>35</b>
<b>7 Seznam použité literatury .....</b>	<b>36</b>

# 1 Úvod do říše pavouků

Pavouci (Araneae) jakožto řád náleží do početné třídy pavoukoců (Arachnida) spolu s řády bičovci (Amblypygi), bičnatci (Uropygi), štírenky (Palpigradi), roztočovci (Ricinulei), solifugy (Solifugida), štíři (Scorpionida), krátkochvosti (Schizomida), roztoči (Acari), sekáči (Opilionida) a štírci (Pseudoscorpionida) - (Preston – Mafham, 1998). Z těchto jedenácti řádů pavoukoců se v současnosti v České republice vyskytují poslední 4 zmíněné (Kůrka a kol., 2015). Řád krátkochvosti je reprezentován pouze jednou populací synantropně se vyskytujícího druhu *Stenochrus portoricensis*, Chamberlin, 1922, který byl zavlečen do vytápěného skleníku botanické zahrady Masarykové univerzity v Brně. Tento druh se v přírodě přirozeně vyskytuje v oblasti Karibiku, ovšem na území kontinentální Evropy je schopný přežít pouze ve vytápěných sklenících (Korenko a kol., 2009). Na území České republiky se také dříve vyskytovala i jedna populace druhu *Euscorpium tergestinum*, C. L. Koch, 1837 z řádu štíři, která obývala zalesněné kamenité stráně nad Slapskou nádrží. Tato populace však byla vlivem lidské činnosti vyhubena a od roku 1988 nebyl druh *E. tergestinum* na našem území znovu nalezen (Kovařík, 1999; Řezáč, 2010).

Pavouky dělíme do dvou podřádů na Mesothelae (sklípkoši) a Opisthothelae, které dostaly pořadová čísla dle toho, jak mají blízko k předpokládanému předku všech dnešních pavouků (Kůrka a kol., 2015; Buchar a Kůrka, 1998).

Prvním podřádem nejbližším onomu předpokládanému předkovi je Mesothelae (sklípkoši). Mezi jejich charakteristické znaky, díky nimž bývají nazýváni živými fosíliemi či primitivními pavouky, jsou článkovaný zadeček (charakteristický znak členovců) a umístění snovacích bradavek uprostřed ventrální strany zadečku (Schwendinger, 1987; Savory, 1928). Dalšími znaky jsou například plagiognátní chelicery, dva páry plicních vaků, primitivní kopulační ústrojí, jeden pohlavní otvor samice či vyústění koaxiálních žláz nejen při prvním, ale i třetím páru kyčlí noh (Buchar a Kůrka, 1998). Do tohoto podřádu patří pouze jedna čeleď, Liphistiidae (sklípkoši). Její zástupci si budují podzemní nory, v nichž tráví většinu života, jsou aktivní v noci a můžeme je nalézt pouze v oblastech Jihovýchodní a Jižní Asie (Ono, 1999; Andrade a kol., 2012; Xu a kol., 2015).

Druhým podřádem je Opisthothelae. Oproti sklípkošům již zástupci podřádu Opisthothelae nenesou žádné známky článkovaného zadečku a snovací bradavky mají klasicky umístěné na jeho konci. Přední střední pár bradavek je u některých druhů přeměněn



v kribelum nebo kololus (místa s jemnými vývody snovacích žláz) a kopulační ústrojí bývá často složité. Nově se v tomto podřádu vyskytují orthognátní a labidognátní typy chelicer. Podřád Opisthothelae se dále dělí do dvou infrařádů na Mygalomorphae (sklípkani) a Araneomorphae (dvouplicní) – (Buchar a Kůrka, 1998; Kůrka a kol., 2015).

Druhy infrařádu Mygalomorphae (sklípkani) jsou především obyvatelé tropických a subtropických oblastí. Jedná se o druhy obývající stromy a povrch půdy, které si podobně jako sklípkoši budují nory. Z nor často vybíhají vlákna sloužící k informování pavouka o pohybu v okolí nory. Na našem území se vyskytují pouze 3 druhy, a to sklípkánek hnědý *Atypus affinis*, Eichwald, 1830; sklípkánek pontický *Atypus muralis*, Bertkau, 1890 a sklípkánek černý *Atypus piceus* (Sulzer, 1776), všechny z čeledě Atypidae (sklípkanovitých) - (Nentwig a kol., 2016). Mezi sklípkany najdeme největší druh pavouka na světě, sklípkana největšího *Theraphosa blondi*, Latreille, 1804, jehož délka dosahuje až 12 cm, s rozpětím nohou až 30 cm a hmotností až 250 g (Fabre, 2011).

Infrařád Araneomorphae (dvouplicní) je druhově velmi rozmanitý. Nachází se v něm druhy obývající široké spektrum stanovišť (lesy, mokřady, louky, stepi, skály, písčiny, atp.) a téměř celý svět. Jedná se o pavouky různých vzhledů a velikostí, avšak všichni zástupci mají jeden společný charakteristický znak, labidognátní typ chelicer. Vzhledem k pestrosti infrařádu se zde také setkáváme s mnohými strategiemi lovu, např. většina druhů čeledi Araneidae (křížákovití) si k lovení kořisti staví kolové sítě, oproti tomu druhy čeledi Salticidae (skákavkovití), s výjimkou rodu *Portia*, pavučiny nestaví a loví formou nahánění kořisti. Některé druhy čeledi Thomisidae používají mimikry, aby svoji kořist přilákaly k sobě (Buchar a Růžička, 2002; Kůrka a kol., 2015).

Řád Araneae (pavouci) celosvětově zahrnuje 45844 dosud objevených a uznaných druhů, zařazených do 3977 rodů a 114 čeledí. Nejbohatší čeledí jsou Salticidae (skákavkovití) se svými 5851 popsányými druhy, naopak čeledě Trogloraptoridae nebo Huttoniidae jsou zastoupeny pouze jedním druhem (Platnick, 2016).

Pavouci obývají většinu biotopů. Najdeme je v domácnostech, ve všech rostlinných patrech, na povrchu půdy, pod zemí a dokonce i ve vodě. Druhově bohatší fauny pavouků se nacházejí především v tropických oblastech. V rámci střední Evropy najdeme větší druhovou diverzitu pavouků v otevřených biotopech a místech s minimálním zásahem člověka (Kůrka a kol., 2015). Jsou to všestranní predátoři, kteří hrají významnou roli v ekosystému. Kromě

čeledi Uloboridae (pakřížákovití), jejíž zástupci pozbyli jedových žláz, usmrcují svou kořist jedem. Pavouci si osvojili nespočet loveckých strategií, které se liší dle druhu kořisti a životního prostředí (Herberstein, 2011). Hlavní složku potravy většiny pavouků tvoří především hmyz, a to až 99 % u pavouků spřádajících sítě, a 75 – 90 % u pavouků lovcích bez sítí, některé druhy jsou striktně adaptovány na určitý druh potravy (Nyffeler, 1999; Pekár a kol., 2011).

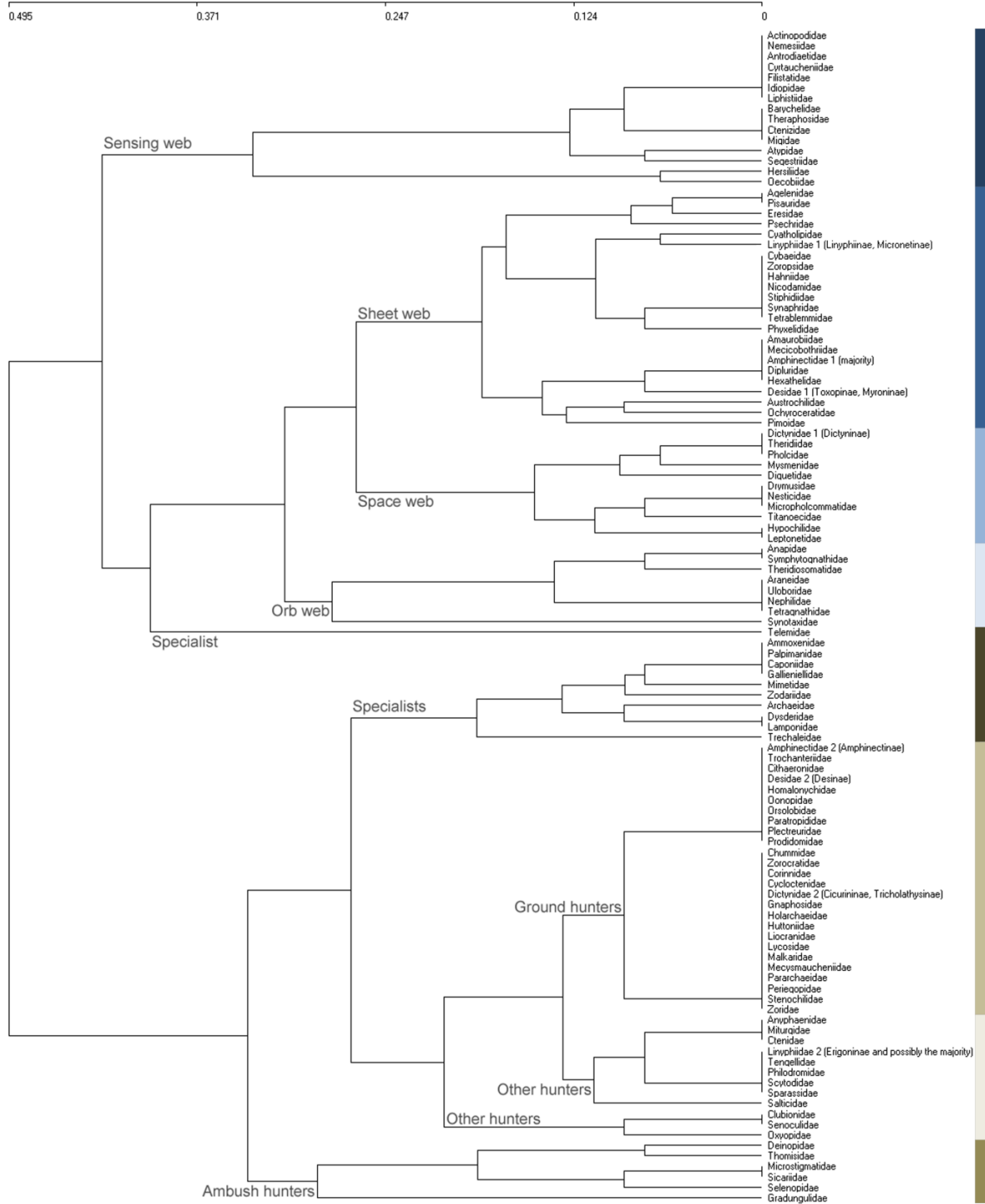
Vynikající predační schopnosti a široká potravní spektra ovlivňují soužití různých druhů pavouků, jejich distribuci v prostředí a utváření společenstev s ostatními zvířaty. Interakce mezi pavouky probíhají jak v rámci druhu, tak v rámci jednotlivých loveckých skupin. Vztahové struktury v rámci gild a možnosti behaviorálních přizpůsobení se pavouků na určité změny v prostředí jsou studovány za účelem lepšího porozumění interakcím mezi pavouky a škůdci zemědělských plodin (Foelix, 1996; Lang, 2003; Bampfyld a Lewis, 2007).

## **2 Rozdělení do potravních gild a přehled vybraných čeledí střední Evropy se zaměřením na arachnofaunu České republiky**

Ve střední Evropě se nachází kolem 1000 druhů pavouků z cirká 45 čeledí. Na území České republiky žije 882 druhů ze 45 čeledí, z nichž druhově nejbohatší jsou Linyphiidae (plachetnatkovití) s 311 druhy ze 136 rodů. Dále jsou nejvíce zastoupeny čeledi Araneidae (křížákovití) s 44 druhy z 18 rodů, Gnaphosidae (skálovkovití) se 72 druhy z 18 rodů, Lycosidae (slíd'ákovití) s 64 druhy z 11 rodů, Salticidae (skákavkovití) se 70 druhy z 28 rodů, Theridiidae (snovačkovití) s 68 druhy z 28 rodů a Thomisidae (běžníkovití) se 42 druhy z 12 rodů (CAS, 2016).

Gilda je skupina druhů využívající stejný přírodní zdroj podobným způsobem. Gildy se tedy skládají se z druhů, které loví podobnou potravu a mají podobné ekologické zvyky (lovecké strategie, vertikální stratifikaci, denní aktivity) - (Cardoso a kol., 2011; Uetz a kol., 1999). Ke své práci jsem si vybral klasifikaci gild dle Cardoso a kol. (2011), neboť se jedná o nejaktuálnější klasifikaci. Cardoso a kol. (2011) dle analýzy UPGMA (shlukovací analýza pro tvorbu fylogenetického stromu) rozděluje pavouky podle čeledí do osmi gild, a to na pavouky lovící dle otřesů vláken vybíhajících z jejich nor (sensing – web weavers), snovače plachtovitých sítí (sheet – web weavers), snovače trojrozměrných sítí (space – web weavers), snovače kolových sítí (orb – web weavers), číhající lovce (ambush hunters), pozemní lovce (ground hunters), potravní specialisty a ostatní lovce (tab. 1).

Tab. 1: Klasifikace jednotlivých gild (dle Cardoso a kol., 2011)



## 2.1 Pavouci spřádající síť

V této skupině se nacházejí pavouci, jejichž společným znakem je tvorba pavučiny, která je složena z proteinu fibroinu skládajícího se z několika aminokyselin (Alanin, Glycin, Serin, Glutamin a Prolin). Existuje několik typů snovacích žláz produkující různé typy hedvábí (Foelix, 1996). Pavouci ke svému lovu používají pavučiny různých tvarů a rozměrů, nebo si staví z pavučin důmyslné pasti a nástroje jako například zástupci rodu *Dicrostichus* z čeledi Araneidae (křížákovití), kteří loví pomocí boly neboli vlákná, na jehož konci je kulička lepkavého hedvábí, které roztočí, vrhne na svou kořist a ta se k němu přilepí (Preston – Mafham, 1998).

### 2.1.1 Pavouci lovící dle otřesů („Sensing web weavers“)

Mezi těmito pavouky se nacházejí druhy, které nestaví přímo síť, ale pouze úkryty, z nichž jsou do okolí vedeny signální vlákna informující pavouka o potenciální kořisti. Obývají především povrch země a stromy. V rámci středoevropské arachnofauny do této skupiny řadíme pouze druhy z čeledi Atypidae (sklípkanovití) a Segestriidae (segestrovití) - (Nentwig a kol., 2016; Cardoso a kol., 2011). Zástupci čeledi Atypidae si staví podzemní nory, z nichž vybíhá pavučinová punčoška zapletená mezi stonky rostlin. Jakmile na punčošce pavouk detekuje pohyb, přes stěnu punčošky zarazí chelicery do kořisti a vtáhne ji dovnitř. Ještě před konzumací kořisti však punčošku opraví (Kůrka a kol., 2015). Zástupci čeledi Segestriidae se schovávají v pavučinové rource umístěné pod kůrou stromů nebo ve štěrbinách skal. Na vnějším konci rourky pak vybíhají signální vlákna (Macek, 2006; Buchar a Kůrka, 1998).



Obr. 1: Punčoška druhu *Atypus muralis*, Bertkau, 1890 (sklípkánek pontický) sloužící i k lovu  
Foto: P. Krásenský

## 2.1.2 Snovači plachtovitých sítí („Sheet - web weavers“)

Ze středoevropské arachnofauny do této skupiny lovců náleží druhy z čeledi Agelenidae (pokoutníkovití), Amaurobiidae (cedivkovití), Cybaeidae (stínomilovití), Eresidae (stepníkovití), Hahniidae (příčnatkovití), Pisauridae (lovčíkovití) a podčeledě Linyphiinae a Micronetinae čeledi Linyphiidae (plachetnatkovití) - (Nentwig a kol., 2016; Cardoso a kol., 2011). Mezi snovače plachtovitých sítí náleží pavouci, kteří budují plachtovité či nálevkovité sítě. Plachtovité sítě jsou typické především pro druhy čeledi Linyphiidae, jejichž síť je tvořena širokou „plachtou“, nad níž je bludiště proplétajících vláken. Pavouk je zavěšen zadečkem dolů pod sítí a čeká, až se kořist zamotá do spleti proplétajících vláken a spadne do „plachty“, kde ji uchvátí. Pavouci čeledi Hahniidae tvoří drobné vodorovné plachtovité sítě a loví na jejich povrchu (Kůrka a kol., 2015). Pro zbylé čeledi jsou typičtější nálevkové sítě, např. druhy čeledi Agelenidae pokračují ve stavbě hedvábného vlákna i mimo noru na sousedícím povrchu. Od nory se táhne rozšiřující se plachtovitá síť, která vytváří „nálevku“. Tato síť neobsahuje lepkavá vlákna, takže pavouk musí při detekci kořisti rychle zasáhnout (Preston – Mafham, 1998; Nentwig, 1981). U druhů čeledi Amaurobiidae a Eresidae jsou nálevky tvořeny adhezivním kribelovým vlášením sloužícím k chycení kořisti (Kůrka a kol., 2015). Hlavní složku potravy tvoří především drobný hmyz (např. dvoukřídlí či stejnokřídlí) a větší hmyz tvoří minimum. Druhy čeledi Linyphiidae dokonce v důsledku absence chování „omotávání kořisti“ nejsou schopni zdolat větší či mechanicky chráněný hmyz jako např. motýli či brouky (Nentwig, 1981).



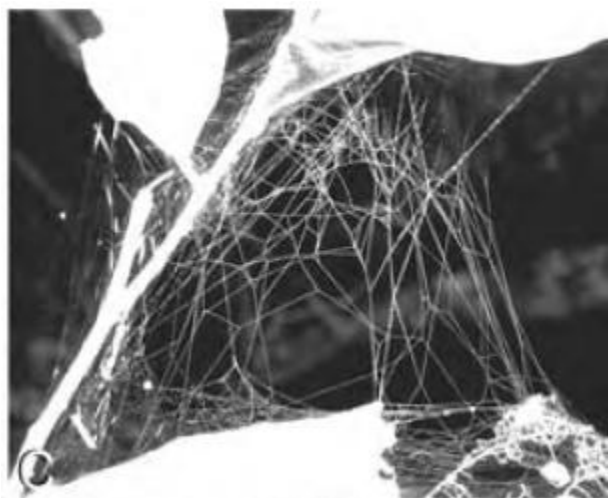
Obr. 2 a 3: Lovecké sítě - plachtovitá síť plachetnatek (vlevo, foto: J. Bisetti) a nálevkovitá síť pokoutníků (vpravo, foto: J. Brestovanský)

### 2.1.2.1 Čeleď: Plachetnatkovití (Linyphiidae)

Plachetnatkovití jsou drobní pavouci s délkou těla od 0,8 do 12 mm. Významným rysem této čeledi je paracymbium (kloubovitě pohyblivá část makadla) u samců, které má u všech druhů tvar písmene „U“. Zajímavá je u plachetnatkovitých výrazná tolerance mezi samečkem a samičkou, u některých druhů podčeledě Erigoninae je tato tolerance realizována sekretem vylučovaným samcem z hlavohrudi během kopulace, jež mírní kanibalismus u samic (Kůrka a kol., 2015). Drobné druhy této čeledi najdeme v jeskyních či na povrchu půdy v listí a detritu a větší druhy si staví sítě na bylinách, keřích a stromech. Charakteristické vodorovné sítě daly český název této čeledi (Buchar a Kůrka, 1998; Macek, 2006).

### 2.1.3 Snovači trojrozměrných sítí („Space – web weavers“)

Ze středoevropské arachnofauny do této skupiny náleží druhy z čeledí Dictynidae (cedivečkovití), Mysmenidae (mysmenovití), Nesticidae (temnomilovití), Pholcidae (třesavkovití), Theridiidae (snovačkovití) a Titanoecidae (teplomilovití) - (Nentwig a kol., 2016; Cardoso a kol., 2011). Žijí na vegetaci, pod kameny, na stromech a sítě cedivečky *Dictyna civica*, Lucas, 1850, se nacházejí i ve městech na budovách, kde lapají prach a působí zašednutí fasády (Kůrka a kol., 2015). Pavouci této skupiny staví vzdušné trojrozměrné sítě různých tvarů, závislých na prostředí, jejíž součástí bývá i úkryt. Druh *Nesticus cellulanus*, Clerck, 1757 z čeledi Nesticidae má pavučiny podobné lešení, jehož lapací síť se skládá z horizontální části a od ní kolmo vybíhajícími vlákny opatřenými lepivými kapkami (Kůrka a kol., 2015). Zástupci čeledi Pholcidae budují sítě, které jsou velice řídké a nepravidelné a jsou složeny pouze z pár vláken, ale vzhledem ke kribelovému vlášení jsou silně lepkavá a tak jsou schopna zachytit i větší kořist jako mouchy či brouky (Nentwig, 1981).



Obr. 4: Trojrozměrná lovecká síť pavouka rodu *Theridion* z čeledě *Theridiidae*

Zdroj: Eberhard a kol., 2008

### 2.1.3.1 Čeleď: Snovačkovití (Theridiidae)

Velikost těla snovačkovitých se pohybuje zhruba od 1 do 14 mm. Zpravidla mají veliký, kulovitý zadeček, nasedající na malou, plochou hlavohruď. Typickým znakem snovačkovitých jsou pilovité brvy, které se nachází na spodní straně chodidlových článků a které slouží k stírání lepu ze snovacích bradavek. Jedná se především o druhy lovcí pomocí pavučin a aktivní jak přes den, tak i v noci (Buchar a kol., 1995; Buchar a Kůrka, 1998). Snovačkovití budují husté i řídké pavučiny s lepkavými vlákny rozmístěnými mimo střed sítě (Nentwig, 1981). Druhy rodu *Achaearanea* a *Parasteatoda* budují pavučiny s vlákny jemně ukotvenými k podkladu, jakmile se jich kořist dotkne, tak se přetrhnou, smrsknou a kořist zůstane bezbranně viset ve vzduchu přilepená k vláknu. Snovačka *Phoroncidia pukeiwa*, Marples, 1955 si přizpůsobila loveckou strategii, kdy drží svou síť na jedné straně, a když se kořist přiblíží, tak síť pustí a ta se kolem ní obmotá (Eberhard, 1981). U některých druhů rodu *Asagena* zaměřených na lov mravenců, došlo k redukci pavučin a k lovení používají mravenčí mimikry, kdy napodobují jejich vzhled, aby nebyli rozpoznáni (Pekár a kol., 2011, Kůrka a kol., 2015). Při stavbě úkrytů a kokonů používají okolní materiál jako např. drobné svinuté lupínky či drobtý půdy (Buchar a Kůrka, 1998).

### 2.1.4 Snovači kolových sítí („Orb - web weavers“)

Z čeledí nacházejících se na území střední Evropy sem náleží druhy čeledi Anapidae (anapovití), Araneidae (křížákovití), Uloboridae (pakřížákovití) a Tetragnathidae (čelistnatkovití) - (Cardoso a kol., 2011; Nentwig a kol., 2016). Tyto pavouky můžeme nalézt hluboko v jeskyních, na povrchu půdy, na přízemní vegetaci, ale i na stromech ve výšce větší než 2 metry nad zemí (Kůrka a kol., 2015). Snovači kolových sítí staví dvourozměrné kolové pavučiny. Pavouk si nejdříve vytvoří rám pavučiny, přidá radiální paprsky a poté se přesune do středu, odkud začne spirálovitě spojovat jednotlivé paprsky nelepkavým stabilizačním vláknem. Dle toho stabilizačního vlákna je potom veden, přidává k němu lepkavé lapací vlákno a původní stabilizační ničí (Tait, 2010). Lepkáva lapací vlákna jsou typickou složkou sítí čeledi Araneidae, zatímco u čeledi Uloboridae jsou nahrazena vlákny pokrytými křibelovým vlášením (Buchar a Kůrka, 1998; Preston – Mafham, 1998). Čeleď Tetragnathidae tvoří kolové sítě s charakteristickým prázdným okénkem uprostřed, které pavouk vykousne v poslední fázi stavby. Samice druhu *Comaroma simoni*, Bertkau, 1889 (Anapidae) staví jak drobné horizontální síťky v hrabance k lovení, tak malé trychtýřovité síťky kolem kokonů k ochraně před parazity (Kůrka a kol., 2015). Potravní spektrum těchto



druhů je velmi široké, ve většině případů je hlavní kořistí velký hmyz jako kobylinky, včely či motýli a zhruba 23% tvoří drobný hmyz, tento hmyz většinou není pavouky ani detekován a je zkonsumován až s vlákny při odstraňování sítí (Nentwig, 1981).



Obr. 5: Křížák *Araneus diadematus* se svou kořistí

Foto: S. Korenko

#### 2.1.4.1 Čeleď: Křížákovití (Araneidae)

Křížákovití jsou drobní až větší pavouci (cca 2 – 38 mm), kteří mají mohutné chelicery vyzbrojené zoubky. Střední oči těchto pavouků tvoří charakteristický čtverec a postranní jsou od nich výrazně oddáleny. Zadeček je vejčitý či kulovitý a většinou větší než hlavohruď. Pro křížákovité jsou charakteristické dvourozměrné kolové pavučiny, v jejichž středu nebo jeho blízkosti trpělivě čekají pavouci na svou kořist (Foelix, 1996). Mediteránní druh *Cyrtophora citricola*, Forsskål, 1775 přede extrémně husté horizontální sítě s nálevkou uprostřed. Pavučiny k lovení používají především samice a mláďata, protože samci své pavučiny opouštějí kvůli rozmnožování (Kůrka a kol., 2015). Pavouci této početné čeledě obývají různé biotopy střední Evropy, ale jejich největší zastoupení je v tropických oblastech (Buchar a Růžička, 2002; Kůrka a kol., 2015).

## 2.2 Pavouci nespřádající sítě

Tito pavouci k lovení nepoužívají síť, ale často disponují určitými morfologickými přizpůsobeními a širší škálou loveckých strategií. Pavučiny používají ke stavbě úkrytů nebo jako jistící vlákna při lovení. Pavouci lovíci bez sítí jsou schopni ulovit najednou pouze jednu a oproti pavoukům, kteří sítě používají, jsou tedy schopni ulovit méně potravy. Hlavní složkou potravy těchto pavouků jsou chvostokoci, dvoukřídli, cikády, mšice, ostatní pavouci a obecně menší a málo chitinovaný hmyz (Nentwig, 1981; Foelix, 1996).

### 2.2.1 Číhající lovci („Ambush hunters“)

Z čeledí nacházejících se na území střední Evropy patří mezi číhající lovce pouze druh jedné čeledi a to Thomisidae (běžníkovití) - (Nentwig a kol., 2016; Cardoso a kol., 2011). Tito lovci obvykle obývají různé výškové stupně vegetace a jejich strategií lovu je číhání na kořist někde na otevřeném místě, například na vrcholcích rostlin. Když se k vrcholku přiblíží vhodná kořist, tak se jí pavouk blesku rychlým výpadem zmocní (Preston – Mafham, 1998; Kůrka a kol. 2015). Za zmínku stojí i pavouci z jihovýchodní a východní Asie z čeledi Deinopidae (vrhačovití), kteří na kořist číhají visící hlavou dolů na jistícím vlákně, mezi předními dvěma páry nohou drží nataženou redukovanou kolovou síť a jakmile se kořist přiblíží, tak se po ni vrhnou (Getty a Coyle, 1996).



Obr. 6: Zástupce číhajících lovců *Xysticus cristatus* (Thomisidae) s kořistí

Foto: S. Korenko

### 2.2.1.1 Čeleď: Běžníkovití (Thomisidae)

Běžníkovití jsou pavouci drobných až středních rozměrů, jejichž délka těla se pohybuje zhruba od 3 do 13 mm a bývá zpravidla ploché a široké. Jejich charakteristickým znakem jsou jejich končetiny, zadní dva páry nohou jsou vždy mnohem kratší než přední. Přední velké silné páry nohou slouží k pevnému uchopení kořisti. Druhy této čeledi číhají na listech a květech rostlin a loví rychlými útoky bez použití pavučin. Některé druhy mají dokonce schopnost měnit barvu, dle barvy květiny, na které číhají na kořist a před kterou se tak maskují. Jedná se především o denní lovce a obyvatele vegetace, ale i povrchu půdy (Buchar a kol., 1995; Preston – Mafham, 1998; Kůrka a kol., 2015).

### 2.2.2 Pozemní lovci („Ground hunters“)

Z čeledí vyskytujících se na území ČR sem řadíme Gnaphosidae (skálovkovití), Lycosidae (slíd'ákovití), Liocranidae (zápředkovití) a Oonopidae (vzokanovití) - (Cardoso a kol., 2011; Nentwig a kol., 2016) Jedná se o epigeické druhy aktivní ve dne i v noci, které pobíhají po povrchu půdy a nízké vegetaci a aktivně loví svou kořist naháněním a rychlými výpady. Když tyto pavouci neloví, schovávají se ve svých úkrytech v půdě (Macek, 2006). Do této skupiny lovců řadíme i zástupce obývající vodní hladinu, kteří náleží do čeledě Lycosidae. Jedná se zejména o druhy rodu *Pirata*, např. slíd'ák *Pirata piscatorius*, Clerck, 1757 si staví úkryty na vodní hladině a při nebezpečí se potápí pod hladinu (Foelix, 1996; Kůrka a kol., 2015).



Obr. 7: Zástupce pozemních lovců z rodu *Hogna* (Lycosidae) s kořistí

Foto: S. Cox

### 2.2.2.1 Čeleď: Skálovkovití (Gnaphosidae)

Skálovkovití jsou drobní až větší pavouci s délkou těla od 2 do 24 mm. Většinou bývají tmavě zbarvení a obvykle mají velkou hlavohruď se zploštělým zadečkem. Charakteristickým znakem skálovkovitých jsou snovací bradavky, první pár bradavek je nejmohutnější a má válcovitý tvar. Zajímavostí této čeledě je myrmekofilie, která se objevuje u rodu *Micaria*, kdy pavouci napodobují chování i vzhled mravenců. Jak název této čeledi napovídá, oblíbeným místem výskytu skálovkovitých jsou suchá, kamenitá a výslunná místa, ale najdeme zde i druhy žijící na mokřích porostech (skálovka bažinná *Gnaphosa microps*, Holm, 1939). Jde převážně o epigeické druhy, které se přes den ukrývají v úkrytech pod kameny či dřevem, kde probíhá i svlékání kutikuly a páření, a především v noci aktivně loví (Buchar a kol., 1995; Buchar a Kůrka, 1998).

### 2.2.2.2 Čeleď: Slíďákovití (Lycosidae)

Slíďákovití bývají dlouzí 2 až 30 mm a je pro ně charakteristické uspořádání očí do tří příčných řad. Mají silné nohy opatřené skulpou, jež slouží k pevnému uchopení kořisti, neboť většina druhů slíďákovitých loví číháním a netkají síť. Jsou to epigeické druhy a někteří zástupci výjimečně vylézají na listy vegetace. Některé druhy jsou aktivní v noci, avšak většina zástupců slíďákovitých vyskytujících se na našem území aktivuje přes den. Pozoruhodná je starost samic o potomstvo, kdy samice nosí na hřbetě své malé potomky po vylíhnutí do prvního svlékání (Buchar a Kůrka, 1998).

### 2.2.3 Ostatní lovci („Other hunters“)

Z čeledí nacházejících se na území ČR patří do této skupiny lovců druhy čeledí Anyphaenidae (šplhavkovití), Miturgidae (zápřednicovití), Philodromidae (listovníkovití), Scytodidae (lepovkovití), Sparassidae (maloočkovití), Salticidae (skákavkovití), Clubionidae (zápředníkovití), Oxyopidae (paslíďákovití) a podčeleď *Erigoninae* čeledi Linyphiidae (plachetnatkovití) - (Cardoso a kol., 2011; Nentwig a kol., 2016). Obývají především povrch půdy, ale i stromy. V této skupině se nacházejí lovci aktivní přes den i v noci a druhy s mnoha různými strategiemi lovu. Například některé druhy čeledí Philodromidae, Salticidae či Oxyopidae loví svou kořist tak, že ji pronásledují. Zajímavou strategií používají pavouci čeledi Scytodidae, kteří mají v chelicích modifikované žlázy produkující lepkavá vlákna a kteří se pomalu přiblíží ke kořisti a z chelic na ni vystřelí svůj lepkavý obsah. Vše se stane ve zlomku vteřiny a kořist zůstane přichycena k podkladu (Foelix, 1996).



Obr. 8 a 9: Zástupci skupiny ostatních lovců – představitel čeledi Salticidae se svou kořistí (vlevo, foto: A. Narendra) a lepovka *Scytodes thoracica* s kořistí (vpravo, foto: N. Loven)

#### 2.2.3.1 Čeleď: Skákavkovití (Salticidae)

Skákavkovití jsou často drobní až středně velcí pavoučci s protáhlým tělem dlouhým zhruba od 1 do 18 mm (Nentwig a kol., 2016), vysokou hlavohrudí a poměrně krátkými silnými nohama. Zadní páry těchto silných nohou slouží k lovení kořisti skokem. K tomuto způsobu lovu mají i dobře vyvinutý zrak, mají 8 očí rozmístěných dokola hlavové části hlavohrudí (Buchar a Kůrka, 1998). Střední pár očí na přední straně hlavohrudí je teleskopický (umožňuje posun zorného pole, aniž by se musel pavouk natáčet) a je dokonce schopen vnímat barvy. Díky takto vybavenému zraku může pavouk svou kořist sledovat, odhadnout směr a rychlost jejího pohybu a zaútočit (Tait, 2010). Jedná se o druhy obývající všechny možné biotopy a vzhledem k jejich zraku jsou aktivní především ve dne. Všichni pavouci této čeledě, s výjimkou druhů tropického rodu *Portia*, loví bez použití sítí a vytvářejí si pouze zámotky k odpočinku, svlékání kutikuly, přezimování či hlídání kokonů s vajíčky (Kůrka a kol., 2015).

#### 2.2.4 Potravní specialisté („Specialists“)

Z čeledí nacházejících se na území ČR do této skupiny náleží druhy čeledí Dysderidae (šestiočkovití), Mimetidae (ostníkovití), Zodariidae (mravčíkovití) - (Cardoso a kol., 2011; Nentwig a kol., 2016). Tyto druhy obývají hlavně hrabanku, povrch půdy a vegetaci a loví v noci i během dne. Ke specialistům náleží stenofágní druhy, neboli druhy které se zaměřují na určitý druh potravy. U čeledi Dysderidae se jedná hlavně o rody *Tedia* a *Dysdera* zaměřené na lov suchozemských korýšů. Hlavní složkou jídelníčku druhu *Dysdera erythrina* jsou stínky a svinky (Pekár a Toft, 2015). U čeledi Zodariidae se setkáváme s myrmekofágií, tedy potravním zaměřením na mravence. Některé druhy rodu *Zodarion* jsou zaměřené pouze na

lov mravenců z určité podčeledě (Pekár a kol. 2011; Pekár a Toft, 2015) a u čeledě Mimetidae můžeme nalézt araneofágní druhy, tedy druhy živící se výhradně pavouky. Zástupci této čeledě jsou aktivní v noci, kdy pátrají po sítích jiných pavouků a loví je. Například druh *Ero furcata*, Villers, 1789 v noci rád navštěvuje sítě snovaček a loví především menší druhy jako např. ty z rodu *Theridion* (Kůrka a kol., 2015).



*Obr. 10: Zástupce potravních specialistů z rodu Zodarion (Zodariidae) atakující mravence*

*Foto: J. Viegas*

### 3 Vnitrodruhové interakce

Vnitrodruhové (intraspecifické) interakce se odehrávají mezi jedinci jedné populace nebo populacemi stejného druhu. Mohou být pozitivní nebo negativní. Mezi negativní vnitrodruhové interakce řadíme vnitrodruhovou kompetici a kanibalismus. Mezi pozitivní vnitrodruhové interakce řadíme kooperaci (Schmitz, 2010).

#### 3.1 Vnitroduhová kompetice

Tuto kompetici lze definovat jako interakci mezi jedinci náležícími do jedné populace, jež vzniká v důsledku stejných nároků na limitované zdroje. Zpravidla vede k nižšímu počtu přeživších nebo ke změnám růstu či reprodukce u některých interagujících druhů. Může probíhat přímou cestou nebo nepřímou. U přímé cesty nebo - li soubojové kompetice (interference) dochází mezi jedinci k přímým fyzickým soubojům o limitované zdroje. V živočišné říši je typickým rysem pro soubojovou kompetici teritorialita. U nepřímé cesty nebo - li soupeřivé kompetice (exploatace) nedochází k přímým fyzickým soubojům, ale jedinci si konkurují vzájemnou konzumací zdrojů (Kadlec, 2008). Vnitrodruhová kompetice je nejdůležitější interakcí utvářející pavoučí společenstva a způsobuje prostorové a časové rozmístění příbuzných druhů. U pavouků se projevují oba typy kompetice a limitovaným zdrojem nemusí být pouze potrava, ale např. i samička k páření. Když si dva samci druhu *Argyrodes antipodanus*, O. Pickard-Cambridge, 1880 (Theridiidae) vyberou stejnou samičku k páření, dochází u nich k soubojové kompetici, kdy se soupeři drží a kousají do sebe (Shear, 1986; Wise, 1995; Herbestein, 2011). Obdobné konflikty probíhají např. i u skákavek rodů *Corythalia*, *Phidippus* či *Hentzia* (Salticidae) - (Richman a Jackson, 1992). Potrava však často bývá hlavním důvodem kompetice. Největší vliv má vnitrodruhová kompetice na pavouky spřádající sítě k lovení. U mladých sítěařů druhu *Argiope trifasciata*, Forsskål, 1775 (Araneidae) se projevuje vertikálními rozdíly v rozmístění sítí, kdy jsou menší jedinci vytlačováni většími kvůli nedostatku potravy (exploatace). U sociálních pavouků dochází k soupeřivé kompetici při společném lovení kořisti, kdy se pavouci snaží na kořisti obsadit nejlepší místo pro příjem potravy (zpravidla hrud'). U pavouků spřádajících kolové pavučiny *Cyclosa argenteoalba*, Menge, 1866 se projevuje kompetice o zdroj potravy ve zbarveních zadečků, které jsou pro každého jedince unikátní. Ukázalo se, že tmavěji zbarvení jedinci mají větší úspěšnost lovu než ti světleji zbarvení (Nakata a Shigemiyama, 2015). U juvenilních jedinců slíd'áka *Schizocosa ocreata*, Hentz, 1844 byla prokázána soupeřivá kompetice na



snížené hustotě populace chvostoskoků, která je těmito pavouky v době jejich vývoje preferována (Wise, 1995).

Teritorialita je u pavouků rozšířena hlavně mezi dospělými jedinci. Druhy *Agelenopsis aperta*, Gertsch, 1934 (Agelenidae) často chrání teritorium větší, než je jejich síť. Když do tohoto teritoria vnikne nezvaný host, dochází k přímým soubojům. Obdobně brání svá teritoria i samice druhu *Lycosa tarantula*, Linnaeus, 1758 (Lycosidae), která chrání území kolem vstupu do nory před ostatními příbuznými (Wise, 1995; Wise, 2006; Herberstein, 2011). Sociální pavouci druhu *Agelena consociata*, Denis, 1965 rozeznávají ve svých sítích své příbuzné, ostatní pavouci jsou však považováni za kořist a atakováni (Buchar, 1974).

Jednou z pozitivní interakcí vyskytujících se u pavouků je regurgitace nebo-li krmení potomků z úst matky. Regurgitace je u pavouků poměrně vzácná a vyskytuje se hlavně u druhů pavouků vykazujících určitý stupeň sociality jako např. *Stegodyphus lineatus*, Latreille, 1817 nebo *Stegodyphus mimosarum*, Pavesi, 1883 (Buchar, 1974). Některé matky z rodu *Theridion* sdílí svou ulovenou kořist se svými potomky (Yip a Rayor, 2014).

### **3.2 Kanibalismus**

Kanibalismus je vztah mezi predátorem a kořistí, kdy predátor i kořist náleží do stejné populace. Jelikož jsou kanibalové predátoři a zároveň i potencionální potrava, míra kanibalismu je ovlivněna hustotou populace a nedostatkem potravy (Wagner a Wise, 1997). Obecně se předpokládá, že kanibal je schopen ulovit pouze kořist, která je menší, má určitá morfologická omezení nebo není schopná utéci (Claessen a kol., 2004), neboť tato kořist disponuje podobně jako kanibal chelicerami, hedvábím a efektivní strategií útoku (Pekár a Toft, 2015).

Je prokázáno, že mnoho kanibalistických zvířat dokáže rozpoznat příbuzného a zdá se, že také někteří pavouci jsou schopni identifikovat a následně nesníst svého příbuzného (Hvam a kol., 2005). Kanibalismus mezi solitérními pavouky si lze představit více přímo jako spásání za potravou (kanibalistické chování), je podmíněno velikostní asymetrií interagujících pavouků, stupněm hladu a funkcí stanoviště. Tyto faktory ovlivňují i sociální pavouky, avšak kanibalismus u nesolitérních pavouků může být vysvětlen také jako adaptace na nedostatek potravy. Můžeme se setkat s několika typy kanibalismu: například sexuální kanibalismus, příbuzenský kanibalismus nebo matrifágie (Wise, 2006).



### 3.2.1 Sexuální kanibalismus

Sexuální kanibalismus je děj, při němž samička zabije a sní samce při kopulaci nebo po ní. Mnoho sexuálních kanibalů vykazuje extrémní sexuální dimorfismus, kdy je sameček menší než typická kořist (Schneider a Elgar, 2002). Pokud se samečkovi nepodaří utéct, tak k tomuto ději dochází poměrně často. Studie ukázala, že samička druhu *Nephila plumipes*, Latreille, 1804 (Nephilidae) zhruba v 63 % případů sežere svého druha (Wise, 2006; Schneider a Elgar, 2002). Někdy samička sežere samce ještě před kopulací (Wise, 2006). Sežrání před kopulací může nastat z několika důvodů: když má samec pro samičku větší hodnotu jako jídlo než jako dárce spermatu; když samičce nepřípadá sameček dostatečně kvalitní; když sameček zdědil vysokou a nevybíravou agresi (aggressive-spillover hypotéza dle Arnqvist a Henriksson, 1997); když si samička splete samečka s kořistí (Sentenská a Pekár, 2014). Sežrání během kopulace nebo po ní může být bráno jako investice samečka do potomstva. U druhu *Argiope bruennichi*, Scopoli, 1772 (Araneidae) je sexuální kanibalismus spojen s prodlouženou kopulací, což svědčí o zvolené sexuální strategii u samečků (Fromhage a kol., 2003). Dle Andrade (1996) samci druhu *Latrodectus hasselti*, Thorell, 1870 (Theridiidae) dobrovolně natáčejí své zadečky k chelicerám samiček a v 11 ze 17 případů končí kopulace sexuálním kanibalismem (Huber, 2005). Naopak samci druhu *Pisaura mirabilis*, Clerck, 1757 (Pisauridae) účelně nosí samičkám zásnubní dary v podobě ulovené kořisti, aby se vyhnuli snědení samičkou (Herberstein, 2011).

U pavouků jsou známy i případy reversního sexuálního kanibalismu, kdy je samička snědena samečkem během jedné z fází kopulace. Pro tento druh kanibalismu obecně platí, že samečci velikostně převyšují samičky a vyskytuje se např. u druhů *Micaria sociabilis*, Kulczyński, 1889 (Gnaphosidae), *Allocosa brasiliensis*, Petrunkevitch, 1910 (Lycosidae) či podvodního pavouka *Argyroneta aquatica*, Clerck, 1757 (Cybaeidae) – (Sentenská a Pekár, 2014). Dle Bonduriansky (2001) může k reversnímu sexuálnímu kanibalismu docházet v případech vyšší reprodukční úspěšnosti u sameců. Samci druhu *A. brasiliensis* upřednostňují samice panny, jelikož při první snůšce snesou nejvíce vajíček a sameček tak má šanci zplodit nejvíce potomků. Již spárené samice nebo samice jinak nevyhovující k páření (např. malá tělesná velikost) jsou sežrány (Aisenberg a kol., 2011).

### 3.2.2 Příbuzenský kanibalismus

Tento druh kanibalismu se vyskytuje u sociálních pavouků a je běžný pro juvenilní jedince nacházející se ve špatných podmínkách. Juvenilní jedinci druhu *Latrodectus hesperus*, Chamberlin & Ivie, 1935 (Theridiidae) dokonce pojídají své příbuzné ještě ve formě oplozených vajíček ve vaječném vaku (Johnson a kol., 2010). Vzhledem k tomu, že hlavním aspektem sociality je tolerance, je tento jev méně častý. Pokud se vyskytne, zdá se souviset s vysokou hustotou populace a s ní souvisejícím nedostatkem potravy (Wise, 2006). Vzhledem k sociálnímu chování těchto pavouků a i přes hladovění však častěji převládá nepříbuzenský kanibalismus. Důkazy pro tuto hypotézu poskytuje Evans (1999) u druhu *Diaea ergandros*, Evans, 1995 (Thomisidae) nebo také Rowell a Avilés (1995) u druhu *Delena cancerides*, Walckenaer, 1837 (Sparassidae) - (Bilde a Lubin, 2001).

### 3.2.3 Matrifágie

Matrifágie je považována za extrémní formu rodičovské péče. Vyskytuje se u subsociálních druhů, tj. pavouků, u kterých se vyskytuje mateřská péče (Herberstein, 2011), vytváří kolonie skládající se z jedné matky a jejich potomků a zpravidla se rozpadá po dosažení dospělosti potomků (Guevara a Avilés, 2015). Při matrifágii, je matka pozřena svými potomky a tito potomci mají následně zpravidla větší úspěch při lovení velké kořisti, prodlouženou sociální dobu a vyšší míru přežití při rozptýlení (Kim a kol., 2000). Rodičovská oběť tak výrazně zvyšuje přežití a rozvoj potomstva. U juvenilních jedinců druhu *D. ergandros* vzrostl příbuzenský kanibalismus, když jim bylo zabráněno ve snědení matky. U druhu *Amaurobius ferox*, Walckenaer, 1820 (Amaurobiidae) přežilo více jedinců a svlékali se dříve, když matrifágie proběhla. Pavouci druhu *Cheiracanthium japonicum*, Bösenberg & Strand, 1906 (Eutichuridae), kteří neměli svou matku jako své první jídlo, se rozptýlili dříve a vykazovali třetinovou velikost (Yip a Rayor, 2014).

Špatně načasovaná matrifágie může dramaticky ovlivnit fitness potomků. Matky druhu *A. ferox* svolávají své potomky k této události zvýšením aktivity a vibrační sítě, ti se začnou shromažďovat a rojit se na ni. U druhu *Stegodyphus lineatus*, Latreille, 1817 (Eresidae) je interakce mezi věkem matky a věkem potomků rozhodující k preciznímu načasování matrifágie (Yip a Rayor, 2014).

### 3.3 Kooperace u sociálních pavouků

Jedná se o pozitivní vnitrodruhový vztah. Je to takové chování dvou a více jedinců stejné populace, které je pro zúčastněné výhodné i přes jejich vložené náklady. Obecně platí, že při kooperaci jedinci zvyšují svoje šance na přežití, plodnost a růst populace (Kadlec, 2008).

Pavouci jsou převážně soliterně žijící predátoři, ale i mezi nimi je několik výjimek, které vykazují určitou socializaci. Každý pavouk má vymezené období života, kdy svou agresivitu potlačuje mezi jedinci svého druhu, nejvíce především v období kopulace. Druhy čeledi Salticidae nebo čeledi Miturgide potlačují svou agresivitu v období omezeného výskytu vhodných stanovišť k úkrytu či lovu (např. zimoviště pod kůrou stromu). Jedná se o určitou toleranci danou hlavně vnějšími okolnostmi, kterou lze považovat za první stupeň socializace pavouků. Druhým stupněm lze považovat interakci (jakési vzájemné přitahování), které již není podmíněno pouze vnějšími podmínkami, ale i dědičně. Příkladem takového stupně socializace jsou třeba cedivky *Philoponella republicana*, Simon, 1891 (Uloboridae), které vytvářejí společné sítě, v jejichž středu se scházejí samice k ukrytí kokonu, avšak loví sami. U samic druhu *Phylloneta sisyphia*, Clerck, 1757 (Theridiidae) se projevuje starost o mláďata v podobě regurgitace, kdy matka své potomky krmí předáváním potravy ústy. Třetím a hlavním faktorem vedoucím ke vzniku pavoučích sociálních společenstev je kooperace, kdy jednotliví členové spolupracují pro udržení chodu společenstva. Druhy *Agelena consociata*, Denis, 1965 (Agelenidae) společně loví, čistí a opravují sítě, starají se o potomstvo a jsou si vzájemně tolerantní, avšak cizí pavouky považují za kořist (Buchar, 1974). Oproti hmyzí socialitě, která spíše představuje kastovní systém, se u pavouků jedná o typ sociality, kdy se jednotliví jedinci podílejí na fungování společenstva bez významného hierarchického rozvrstvení (Foelix, 1996).

Dle Avilés (1997) se úroveň sociality u pavouků dělí do dvou skupin na teritoriální a neteritoriální, které se dále rozdělují na periodicky a permanentně sociální. U periodické sociality se jedná o pavouky, kteří jsou potomky jedné samice a jejich kolonie jsou pouze dočasné a u permanentní sociality se jedná o pavouky, kteří žijí v koloniích po více generací. Předpokládá se, že neteritoriálně periodický typ sociality (subsociální pavouci) dal vzniku neteritoriálně permanentnímu typu sociality (sociální pavouci) - (Yip a Rayor, 2014).

Vzhledem k povaze pavouků není překvapující, že se u nich sociální chování vyskytuje vzácně (Foelix, 1996). U zhruba 80 druhů se předpokládá výskyt určitého sociálního chování (Yip a Rayor, 2014), avšak neteritoriální permanentní typ sociality je znám u cirká 25 druhů. Sociální chování se nachází u 7 čeledí a 11 rodů a téměř polovina druhů náleží do čeledi Theridiidae rodu *Anelosimus* (8 druhů) a rodu *Achaeearanea* (3 druhy). Většina sociálních druhů pavouků žije v dlouhotrvajících (vícegeneračních) koloniích, v kterých se jednotliví členové podílejí na chytání kořisti a péči o hnízdo (Avilés a kol., 2006; Herberstein, 2011).

Všichni sociální pavouci budují sítě, kromě druhu *Delena cancerides*, Walckenaer, 1837 (Sparassidae), u něhož je komunikace vibracemi pavučin nahrazena komunikací propletených končetin (Forman a Král, 2010). Sociální druhy pavouků můžeme nalézt výhradně v teplých oblastech, avšak Kůrka objevil v NPR Rečkov kolonie dosud neprozkoumané pavučenky *Nusoncus nasutus*, Schenkel, 1925 (Linyphiidae) – (Kůrka, 2012). Mohlo by se jednat o první druh sociálních pavouků na území kontinentální Evropy, ale vzhledem k nedostatku informací o tomto druhu to nelze potvrdit.

Kolonie pavouků jsou většinou tvořeny stovkami jedinců (např. *Stegodyphus mimosarum*, Pavesi, 1883 (Eresidae)), ale u některých druhů jich můžou zahrnovat až desítky tisíc (např. *Anelosimus eximius*, Keyserling, 1884 (Theridiidae)) – (tab. 2). Jelikož u sociálních pavouků chybí fáze, kdy dospívající jedinci opouštějí hnízdo kvůli rozmnožování a tato fáze je nahrazena migrací již oplozených samic, dochází u těchto pavouků ve zvýšené míře k inbreedingu. Inbreedingem je také vysvětlován vychýlený poměr pohlaví, kdy z celkové populace bývá zastoupení samců pouze 10 – 20 % (Forman a Král, 2010).

Výhodami kolonií pavouků je schopnost ulovit větší kořist, snížení rozptylu potravy na pavouka a včasné varování při přítomnosti predátora nebo parazita. Nevýhodami kolonií je jejich velikost, která je více viditelná jak pro potenciální kořist, tak pro predátory a parazity (Herberstein, 2011).

Tab. 2: Přehled sociálních druhů pavouků (Lubin a Bilde, 2007; Forman a Král, 2010)

Čeleď	Druh	Velikost kolonie (počet jedinců)	Rozšíření	Poměr pohlaví (% samců)
Běžníkovití (Thomisidae)	<i>Diaea megagyna</i> , Evans, 1995	desítky	východní Austrálie	20 %
	<i>Diaea socialis</i> , Main, 1988	desítky	západní Austrálie	28 %
Cedivečkovití (Dictynidae)	<i>Aebutina binotata</i> , Simon, 1892	800	Ekvádor, Brazílie	8 %
	<i>Mallos gregalis</i> , Simon, 1909	20 000	Mexiko	13 %
Maloočkovití (Sparassidae)	<i>Delena cancerides</i> , Walckenaer, 1837	300	Austrálie, Tasmánie	50 %
Paslídákovití (Oxyopidae)	<i>Tapinillus sp.</i> , Simon, 1898	700	Ekvádor	50 %
Pokoutníkovití (Agelenidae)	<i>Agelena consociata</i> , Denis, 1965	2000	Gabon	8 %, 13 %
	<i>Agelena republicana</i> , Darchen, 1967	desítky	Gabon	19 %
Snovačkovití (Theridiidae)	<i>Achaearana disparita</i> , Denis, 1965	100	Gabon, Pobřeží Slonoviny	?
	<i>Achaearana vervoorti</i> , Chrysanthus, 1975	stovky	Nová Guinea	0,4 %, 14 %
	<i>Achaearana wau</i> , Levi, Lubin & Robinson, 1982	1 800	Nová Guinea	11 %
	<i>Anelosimus domingo</i> , Levi, 1963	1 000	Amazonie	8 %
	<i>Anelosimus dubiosus</i> , Keyserling, 1891	stovky	Brazílie	31 %
	<i>Anelosimus eximius</i> , Keyserling, 1884	50 000	Panama až Argentina	9 %
	<i>Anelosimus guacamayos</i> , Agnarsson, 2006	?	Ekvádor	?
	<i>Anelosimus lorenzo</i> , Fowler a Levi, 1979	200	Brazílie a Argentina	?
	<i>Anelosimus oritoyacu</i> , Agnarsson, 2006	?	Mexiko až Ekvádor	?
	<i>Anelosimus puravida</i> , Agnarsson, 2006	?	Guatemala až Panama	14 %
	<i>Anelosimus rupununi</i> , Levi, 1956	1 000	Trinidad až Brazílie	8 %
	<i>Theridion nigroannulatum</i> , Keyserling, 1884	4 000	Peru	13 %
Stepníkovití (Eresidae)	<i>Stegodyphus dunicola</i> , Pocock, 1898	700	stř. a již. Afrika	17 %
	<i>Stegodyphus mimosarum</i> , Pavesi, 1883	400	stř. a již. Afrika, Madagaskar	9,7 %
	<i>Stegodyphus sarasinorum</i> , Karsch, 1891	900	Indie, Nepál, Srí Lanka	22 %
Temnomilovití (Nesticidae)	neurčený druh	?	Kolumbie	?

## 4 Interakce uvnitř potravních gild

Intraguild interakce probíhají mezi zástupci společné gildy. Podobně jako u vnitrodruhových interakcí i zde probíhá kompetice o limitované zdroje prostředí. Hlavní interakcí je intraguild predace, jež je zkoumána spolu interguild interakcemi pro úspěšný pest management při použití pavouků v agroekosystémech jako biologická ochrana proti škůdcům. Intraguild interakce v této souvislosti funguje jako neúčinná či nechtěná část biologické kontroly (Hagler a Blackmer, 2013).

### 4.1 Kompetice v potravních gildách

V rámci interakcí mezi stejnými gildami hraje hlavní roli soupeřivá kompetice. Predační schopnosti soupeřících druhů a dostupnost limitovaných zdrojů má vliv na hustotu zúčastněných populací, jejich druhovou diverzitu a struktury komunit (Wise, 1995; Chase a kol., 2002). Koexistence různých druhů pavouků v určitém biotopu je umožněna především diferenciací časových, prostorových nebo potravních nik (Michalko a Pekár, 2015). Bleckmann a Rovner (1984) se domnívají, že u pozemního lovce *Delomedes triton*, Walckenaer, 1837 (Pisauridae, výjimka ze snovačů plachtovitých sítí) se vyvinula schopnost lovit i na vodní hladině v důsledku soupeřivé kompetice, kdy pavouk může vykořisťovat potravu nepřístupnou pro ostatní pozemní lovce. U snovačů kolových pavučin *Argiope aurantia*, Lucas, 1833 a *Araneus trifolium*, Hentz, 1847 z čeledi Araneidae se kompetice projevuje v rozdílné výšce umístění sítí a jejich stavbě (Wise, 1995). Obdobně se projevila i u pozorování třech koexistujících druhů rodu *Philodromus* (*Philodromus albidus*, Kulczynski, 1911; *Philodromus aureolus*, Walckenaer, 1826; *Philodromus cespitum*, Walckenaer, 1802 – zástupci potravní gildy ostatní lovci) obývajících oblast u Brna složenou z listnatého lesa, křovin a monokultur švestek. Bylo zjištěno, že *P. albidus* a *P. aureolus* stavěli sítě výše než *P. cespitum*. Všechny tři druhy navíc obývali současně všechny tři typy stanoviště, ovšem každý druh preferoval jiný. *P. albidus* preferoval švestkové monokultury, *P. aureolus* preferoval listnatý les a *P. cespitum* křoviny (Michalko a Pekár, 2015). Herberstein (1998) pozorovala u dvou druhů snovačů plachtovitých sítí *Neriene radiata*, Walckenaer, 1841 a *Frontinellina frutetorum*, C. L. Koch, 1834 (oba Linyphiidae), že budují své sítě ve stejné výšce ve středu rostliny, jsou-li na ni sami. Pokud však jsou tyto pavouci vypuštěni na rostlinu obývanou již jakýmkoliv jiným druhem pavouka, tak vlivem kompetice o prostor *N. radiata* vždy staví svou síť pod síť druhu *F. frutetorum*. Při laboratorních pokusech Fowlera a Withforda (1985) dokonce docházelo při vysokých hustotách mezi zástupci čeledi Theridiidae

a Pholcidae (snovači trojrozměrných sítí) k přímým interakcím v podobě ovlivňování konstrukce soupeřovi sítě (Wise, 1995). U pavouků z potravní gildy pozemních lovců *Hogna helluo*, Walckenaer, 1837 a *Pardosa malvina*, Hentz, 1844 (oba Lycosidae) probíhá soupeřivá kompetice v podobě vykořisťování stejného potravního zdroje (např. cvrčci), ale druh *H. helluo* zpravidla loví větší kořist než druh *P. malvina* (Rypstra a Samu, 2005).

## 4.2 Predace v potravních gildách (IGP)

Predace mezi gildami (intraguild predation, IGP) je definována jako interakce mezi jedinci příslušícími do stejné potravní gildy, kteří vykořisťují stejné, často omezené, potravní zdroje a zároveň se k sobě navzájem chovají jako predátor a kořist (Bampfylde a Lewis, 2007; Tkadlec, 2008). Zjednodušeně si ho lze představit jako systém složený ze tří prvků: vrcholového predátora, středního predátora a základní kořisti, kdy oba predátoři náleží do stejné gildy. Vrcholový a střední predátor mají společný potravní zdroj (základní kořist), zatímco vrcholový predátor také využívá středního predátora jako potravní zdroj (Wise, 1995; Okuyama a Ruyle, 2003). Tento zjednodušený systém však bývá složitější a ve studiích bývají často brány v potaz i další představitelé kmene Arthropoda. V přírodě je IGP zcela běžná a může být asymetrická, kdy vrcholový predátor loví středního predátora, nebo symetrická, kdy je mezi vrcholovým a středním predátorem mutuální vztah a loví se navzájem (Holt a Polis, 1997).

IGP je považována za důležitý a dříve neuznávaný faktor, který může ovlivnit distribuci, abundanci a evoluci mnoha druhů (Hodge a Marshal, 1996). IGP je ovlivňována faktory jako jsou velikost, růst či hustota populace predátorů a hustotou a behaviorálními změnami populace typické kořisti. Obecně platí, že pokud vrcholový predátor silně prosperuje ze středního predátora a střední predátor je lepší konkurent v lovení společného zdroje potravy, je IGP stabilní (Holt a Polis, 1997). Jelikož IGP zahrnuje přímé dopady na přežití a rozmístění konkurenčních predátorů a nepřímé dopady na množství a rozmístění společné kořisti, lze usoudit, že hraje významnou roli ve složení komunit (Arim a Marquet, 2004). Dle Okuyama a Ruyle (2003) může adaptivní lovecké chování středních predátorů silně ovlivnit dynamiku komunity a dokonce ji i stabilizovat. Pavouci druhu *Phidippus octopunctatus*, Peckham & Peckham, 1883 (Salticidae), kteří decimovali hmyzí populaci octomilky obecné *Drosophila melanogaster*, v přítomnosti druhu *Phidippus audax*, Hentz, 1845 (Salticidae, vrcholový predátor) mění svou loveckou strategii vzhledem k predačním rizikům (Okuyama, 2002).

Vztahové linie v IGP jsou, vzhledem k závislosti na behaviorálních změnách jednotlivých článků, často spleť a zahrnují neobvyklé druhové interakce (Okuyama a Ruyle, 2003). Lang (2003) například ve svých studiích zjistil, že zvýšení hustoty hmyzí populace střevlíkovitých (epigeický predátor), nesnížilo populaci mšic (kořist), jak bylo předpokládáno, ale došlo ke snížení populace čeledi Lycosidae (pozemní lovec).

IGP byla pozorována i u pavouků aktivních v zimě a zástupců pozemních lovců, druhu *Anyphaena accentuata*, Walckenaer, 1802 a druhů rodu *Philodromus* obývajících během zimy kůry stromů v jablečných sadech. Během léta je *A. accentuata* aktivní v noci a druhy rodu *Philodromus* převážně aktivní ve dne, a tak k IGP téměř nedochází, avšak v zimě především v důsledku nedostatku vhodných stanovišť k úkrytu se tlak IGP výrazně zvyšuje. Bylo zjištěno, že úmrtnost interagujících druhů je ovlivněna poměrem jejich velikosti, kdy zpravidla druh s většími jedinci v populaci lovil toho menšího, což může vést k poklesu hustoty dané populace (Korenko a kol., 2010; Korenko a Pekár, 2010).



## 5 Interguild interakce

Interguild interakce se odehrávají mezi členy rozdílných gild. Opět je nejdůležitějším procesem této interakce kompetice a podobně jako intraguild interakce má velký vliv na uspořádání společenstev obývajících stejné prostředí. Koexistence druhů jednotlivých gild je umožněna hlavně díky časovým (noční a denní lovcí, sezónní aktivita) a prostorovým změnám rozmístění interagujících druhů (Wise, 1995; Kadlec, 2008).

### 5.1 Kleptoparazitismus

Kleptoparazitismus se u pavouků může projevovat v mnohých podobách. Především zástupci rodu *Argyrodes* z čeledi Theridiidae jsou obecně známí kleptoparazité (Agnarsson, 2004) a nabízí nám celou škálu delikventních praktik, např. snovačka trojrozměrných pavučin *A. zonatus*, Walckenaer, 1841 krade hmyz na okrajích kolových sítí pavouků *Nephila madagascariensis*, Vinson, 1863 (Nephilidae). Druh *A. argyroides*, Walckenaer, 1841 krade ze sítí *Argiope lobata*, Pallas, 1772 kořist v zámotku, která je již připravena k jídlu, pomalu se připlíží k místu se zámotkem a krouživými pohyby předních nohou ho opatrně odřízne. Rody *Neospintharus*, *Rhompaea* a *Ariamnes* (Theridiidae) útočí i přímo na hostitele v době, kdy svléká kutikulu a v jeho pavučině se nenachází vhodná kořist k ukradení (Herberstein, 2011). Zdá se, že druh *N. trigonum*, Hentz, 1850 si dle poměru své velikosti vůči hostiteli vybírá, zda se zachová jako predátor nebo jako kleptomán (Cangialosi, 1997).

### 5.2 Araneofágie mezi gildami

Největší frekventovanost araneofágních druhů se nachází v čeledích Salticidae, Zodariidae a Araneidae. Menší zastoupení pak můžeme nalézt v čeledích Theridiidae, Tetragnathidae, Corinnidae či Thomisidae (Pekár a kol., 2011). Mnoho euryfágních (široké spektrum kořisti) pavouků loví jiné druhy pavouků nebo konzumují jejich vajíčka. I když se araneofágní druhy zaměřují na lov pavouků, žádný z nich se neživí výhradně jimi, ale i hmyzem. Například jídelníček druhu *Portia fimbriata*, Doleschall, 1859 (Salticidae), vykazoval 95 % pavouků a 5 % hmyzu. Araneofágní pavouci byli nalezeni v několika čeledích jak pavouků budujících sítě, tak i pavouků nebudujících sítě. Zástupce potravní gildy ostatní lovcí *P. fimbriata* například preferuje zástupce pozemních lovců, zatímco *Portia labiata*, Thorell, 1887 preferuje zástupce pavouků spřádající sítě (Pekár a Toft, 2015), kde

používá agresivní mimikry, rozechvívá síť nohama a vytváří vibrace podobné hmyzí kořisti, a tím přiláká pavouka ze sítě, který se sám následně stává kořistí (Jackson a Hallas, 1986).

## 6 Závěr

Pavouci jsou vskutku obdivuhodná zvířata. Jejich druhová rozmanitost a široká škála loveckých taktik, z nich dělá dokonalé predátory a nejobávanější nepříteli hmyzích škůdců, kteří jsou schopni obývat téměř všechny stanoviště. Vzhledem k přizpůsobivosti na různé typy kořisti jsou pavouci schopni dobře zvládnout nepříznivá období. Díky vysokým loveckým aktivitám a úspěšnosti v decimování populací škůdců se jeví být vhodnými adepty na využití pavouků jako biologické ochrany v agroekosystémech. Nejvhodnějšími druhy ke snížení hustoty škůdců se zdají být pavouci spřádající sítě, neboť se v jejich sítích zachycuje více kořisti, než je majitel sítě vůbec schopný sníst. Pavouci aktivní během zimy jsou schopni významně snížit hibernující populace škůdců. Možnost koexistence různých druhů pavouků, struktura prostředí a porozumění interakcí odehrávajících se mezi jednotlivými druhy pavouků a jednotlivými potravními gildami nám umožňuje aplikovat vhodné druhy v různých agroekosystémech s různým složením škůdců, tak aby byl biologický boj co nejefektivnější. Hlavní roli v tomto případě hraje především predace v potravních gildách, jejíž vliv může negativně ovlivnit správné fungování pavouků jako biologické ochrany.

## 7 Seznam použité literatury

- Agnarsson, I. 2004. Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae, Araneoidea, Theridiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 141. 447-626.
- Aisenberg, A., Costa, F. G., González, M. 2011. Malesexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society*. 103. 68-75.
- Andrade, M. C. B. 1996. In: Huber, B.A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*. 80. 363-385.
- Andrade, M. C. B., Blagoev, G., Hubley, B., Mason, T. 2012. *Spiders of Toronto: a guide to their remarkable world*. City of Toronto. Toronto. p. 49. ISBN: 978-1-895739-66-4.
- Česká arachnologická společnost. Araneae [online]. *Arachnology.cz*. 2016 [2016-04-10]. Dostupné z <<http://arachnology.cz/rad/araneae-1.html>>.
- Arim, M., Marquet, P. A. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*. 7. 557-564.
- Arnqvist, G., Henriksson, S. 1997. In: Sentenská, L., Pekár, S. 2014. Eat or not to eat: reversed sexual cannibalism as a male foraging strategy in the spider *Micaria sociabilis* (Araneae: Gnaphosidae). *Ethology*. 120. 511-518.
- Avilés, L. 1997. In: Yip, E. C., Rayor, L.S. 2014. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. *Biological Reviews*. 89. 427-449.
- Avilés, L., Maddison, W. P., Agnarsson, I. 2006. A new independently derived social spider with explosive colony proliferation and a female size dimorphism. *Biotropica*. 38 (6). 743-753.
- Bampfylde, C. J., Lewis, M. A. 2007. Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical Biology*. 69. 1031-1066.
- Bilde, T., Lubin, Y. 2001. Kin recognition and cannibalism in a subsocial spider. *The Journal of Evolutionary Biology*. 14. 959-966.
- Bleckmann, H., Rovner, J. 1984. In: Wise, D. H., 1995. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press. p. 328. ISBN: 0-521-31061-X.
- Bonduriansky, R. 2001. In: Aisenberg, A., Costa, F. G., González, M. 2011. Malesexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal. *Biological Journal of the Linnean Society*. 103. 68-75.

- Buchar, J. 1974. Malá historie pavoučích států. *Živa*. 22 (1). 26-29.
- Buchar, J., Ducháč, V., Hůrka, K., Lellák, J. 1995. Klíč k určování bezobratlých. Scientia. Praha. 285 s. ISBN: 80-85827-81-6.
- Buchar, J., Kůrka, A. 1998. Naši pavouci. Academia. Praha. 154 s. ISBN: 80-200-0331-2.
- Buchar, J., Růžička, V. 2002. Catalogue of spiders of Czech Republic. Peres Publishers. Praha. 352 s. ISBN: 80-86-360-25-3.
- Cangialosi, K. R. 1997. Foraging versatility and the influence of host availability in *Argyroides trigonum* (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology*. 25. 182-193.
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., Coddington, J. A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE*. 6 (6). 1-10.
- Chase, J. M., Abrams, P. A., Grover, J. P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Richards, S. A., Nisbet, R. M., Case, T. J. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*. 5. 302-315.
- Claessen, D., Roos, A. M., Persson, L. 2004. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271. 333-340.
- Eberhard, W. G. 1981. The single line web of *Phoroncidia studo* Levi (Araneae: Theridiidae): a prey attractant?. *The Journal of Arachnology*. 9. 229-232.
- Eberhard, W. G., Agnarsson, I., Levi, H. W. 2008. Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae): chaos from order. *Systematics and Biodiversity*. 6 (4). 415-475.
- Evans, T. A. 1999. In: Bilde, T., Lubin, Y. 2001. Kin recognition and cannibalism in a subsocial spider. *The Journal of Evolutionary Biology*. 14. 959-966.
- Fabre, J. H. 2011. Život pavouka. Volvox Globator. Praha. 183 s. ISBN: 978-80-7207-820-2.
- Foelix, R. F. 1996. Biology of spiders. Oxford University Press. p. 325. ISBN: 0-19-509594-4.
- Forman, M., Král, J. 2010. Úvod do biologie sociálních pavouků. *Živa*. 58 (2). 74-77.
- Fowler, H. G., Withford, W. G. 1985. In: Wise, D. H., 1995. Spiders in ecological webs. Cambridge University Press. p. 328. ISBN: 0-521-31061-X.

- Fromhage, L., Uhl, G., Schneider, J. M. 2003. Fitness consequences of sexual cannibalism in female *Argiope bruennichi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 55. 60–64.
- Getty, R. M., Coyle, F. A. 1996. Observations on prey capture and anti-predator behaviors of orge-faced spiders (*Deinopis*) in southern Costa Rica (Araneae, Deinopidae). *The Journal of Arachnology*. 24. 93-100.
- Guevara, J., Avilés, L. 2015. Ecological predictors of spider sociality in the Americas. *Global Ecology and Biogeography*. 24. 1181-1191.
- Hagler, J. R., Blackmer, F. 2013. Identifying inter- and intraguild feeding activity of an arthropod predator assemblage. *Ecological Entomology*. 38. 258-271.
- Herberstein, M. E. 1998. Web placement in sympatric linyphiid spiders (*Arachnida*, Araneae): individual foraging decisions reveal inter-specific competition. *Acta Oecologica*. 19 (1). 67-71.
- Herberstein, M. E. 2011. Spider behaviour: flexibility and versatility. Cambridge University Press. p. 391. ISBN: 978-0-521-74927-5.
- Hodge, M. A., Marshall, S.D. 1996. An experimental analysis of intraguild predation among free genera of web-building spiders: *Hypochilus*, *Coras* and *Achaearanea* (Araneae: Hypochilidae, Amaurobiidae and Theridiidae). *The Journal of Arachnology*. 24. 101-110.
- Holt, R. D., Polis, G. A. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*. 149. 745-764.
- Huber, B. A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*. 80. 363-385.
- Hvam, A., Mayntz, D., Nielsen, R. K. 2005. Factors affecting cannibalism among newly hatched wolf spider (Lycosidae, *Pardosa amentata*). *The Journal of Arachnology*. 33. 377-383.
- Jackson, R. R., Hallas, S. E. A. 1986. Comparative biology of *Portia africana*, *P. albimana*, *P. fimbriata*, *P. labiata*, and *P. shultzi*, araneophagic, web-building dumping spiders (Aranea: Salticidae): utilisation of webs, predatory versatility, and intraspecific interactions. *New Zealand Journal of Zoology*. 13. 423-489.
- Johnson, J. C., Kitchen, K., Andrade, M. C. B. 2010. Family affects sibling cannibalism in the black widow spider, *Latrodectus hesperus*. *Ethology*. 116. 770-777.
- Kadlec, E. 2008. Populační ekologie. Univerzita Palackého. Olomouc. 400 s. ISBN: 978-80-244-2149-0.

- Kim, K. W., Roland, C., Horel, A. 2000. Functional value of matriphagy in the spider *Amaurobius ferox*. *Ethology*. 106. 729-742.
- Kovařík, F. 1999. Štíři. *Vesmír*. 78. 103
- Korenko, S., Harvey, M., Pekár, S. 2009. *Stenochrus portoricensis* new to the Czech Republic (Schizomida, Hubbardiidae). *Arachnologische Mitteilungen*. 38. 1-3.
- Korenko, S., Pekár, S. 2010. Is there intraguild predation between winter-active spiders (Araneae) on apple tree bark? *Biological Control*. 54. 206-212.
- Korenko, S., Pekár, S., Honěk, A. 2010. Predation activity of two winter-active spiders (Araneae: Anyphaenidae, Philodromidae). *Journal of Thermal Biology*. 35. 112-116.
- Kůrka, A. 2012. Zajímavé sítě pavučinek. *Pavouk: zpravodaj české arachnologické společnosti*. 32. 8.
- Kůrka, A., Dolanský, J., Macek, R., Řezáč, M. 2015. *Pavouci České republiky*. Academia. Praha. 621 s. ISBN: 978-80-200-2384-1.
- Lang, A. 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter beat field. *Oecologia*. 134. 144-153.
- Lubin, Y., Bilde, T. 2007. The evolution of sociality in spiders. *Advances in the study of behavior*. 37. 83-145.
- Macek, R. *Pavouci České republiky* [online]. Rudolf Macek. 2006 [cit. 2016-04-06]. Dostupné z <<http://pavouci-cz.eu/>>.
- Michalko, R., Pekár, S. 2015. Niche partitioning and niche filtering jointly mediate the coexistence of free closely related spider species (Araneae, Philodromidae). *Ecological Entomology*. 40. 22-33.
- Nakata, K., Shigemiyu, Y. 2015. Body-colour variation in an orb-web spider and its effect on predation success. *Biological Journal of the Linnean Society*. 116. 954-963.
- Nentwig, W. 1981. *Ecophysiology of spiders*. Springer – Verlag. London. p. 459. ISBN: 978-3-642-71554-9.
- Nentwig, W., Blick, T., Gloor, D., Hänggi, A., Kropf, C. *Spiders of Europe* [online]. Version 04.2016. 2016 [cit. 2016-04-06]. Dostupné z <<http://www.araneae.unibe.ch/>>.

- Nyffeler, M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *The Journal of Arachnology*. 27. 317-324.
- Okuyama, T. 2002. The role of antipredator behavior in an experimental community of jumping spiders with intraguild predation. *Population Ecology*. 44. 121-125.
- Okuyama, T., Ruyle, R. L. 2003. Analysis of adaptive foraging in an intraguild predation system. *Web Ecology*. 4. 1-6.
- Ono, H. 1999. Spiders of the genus *Heptathela* (Araneae, Liphistiidae) from Vietnam, with notes on their natural history. *The Journal of Arachnology*. 27. 37-43.
- Pekár, S., Coddington, J. A., Blackledge, T. A. 2011. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the komparative analysis of spider diets. *Evolution*. 66 (3). 776-806.
- Pekár, S., Toft, S. 2015. Trophic specialisation in a predatory group: the case of prey-specialised spiders (Araneae). *Biological Reviews*. 90. 744-761.
- Platnick, N. I. World spider catalog [online]. Natural History Museum Bern. Version 17.0. 2016 [cit. 2016-04-06]. Dostupné z <<http://www.wsc.nmbe.ch/>>.
- Preston-Mafham, R. 1998. Kniha o pavoucích a štírech. Svojtka. Praha. 143 s. ISBN: 80-7237-094-4.
- Richman, D. B., Jackson, R. R. 1992. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 9 (2). 33-37.
- Rowell, D. M., Avilés, L. 1995. In: Bilde, T., Lubin, Y. 2001. Kin recognition and cannibalism in a subsocial spider. *The Journal of Evolutionary Biology*. 14. 959-966.
- Rypstra, A. L., Samu, F. 2005. Size dependent intraguild predation and cannibalism in coexisting wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*. 33. 390-397.
- Řezáč, M. Mapování výskytu vybraných pavoukovců [online]. BioLib. 24. ledna 2010 [cit. 2016-04-10]. Dostupné z <<http://www.biolib.cz/cz/article/id13/>>.
- Savory, T. H. 1928. *The biology of spiders*. Sidgwick & Jackson. London. p. 376. Dostupné také z <<http://krishikosh.egranth.ac.in/bitstream/1/22238/1/BPT8220.pdf>>.
- Schmitz, O. J. 2010. *Monographs in population biology: resolving ecosystem complexity*. Princeton University Press. p. 193. ISBN: 978-0-691-12849-8.



- Schneider, J. M., Elgar, M.A. 2002. Sexual cannibalism in *Nephila plumipes* as a consequence of female life history strategies. *The Journal of Evolutionary Biology*. 15. 84-91.
- Schwendinger, P. J. 1987. On the male of *Liphistius trang* (Araneae: Mesothelae), with notes on the natural history of the species. *Natural History Bulletin of the Siam Society*. 35. 19 – 25.
- Sentenská, L., Pekár, S. 2014. Eat or not to eat: reversed sexual cannibalism as a male foraging strategy in the spider *Micaria sociabilis* (Araneae: Gnaphosidae). *Ethology*. 120. 511-518.
- Shear, W. A. 1986. *Spiders: webs, behavior, and evolution*. Stanford University Press. p. 492. ISBN: 0-8047-1203-4.
- Tait, N. 2010. *Hmyz a pavouci*. Slovart. Praha. 64 s. ISBN: 978-80-7391-373-1.
- Uetz, G. W., Halaj, J., Cady, A. B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *The Journal of Arachnology*. 27. 270-280.
- Wagner, J. D., Wise, D. H. 1997. Influence of prey availability and conspecifics on patch quality for a cannibalistic forager: laboratory experiments with the wolf spider *Schizocosa*. *Oecologia*. 109. 474-482.
- Wise, D. H., 1995. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press. p. 328. ISBN: 0-521-31061-X.
- Wise, D. H. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology*. 51. 441-65.
- Xu, X., Liu, F., Chen, J., Li, D., Kuntner, M. 2015. Integrative taxonomy of the primitively segmented spider genus *Ganthea* (Araneae: Mesothelae: Liphistiidae): DNA barcoding gap agrees with morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 175. 288 – 306.
- Yip, E. C., Rayor, L. S. 2014. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. *Biological Reviews*. 89. 427-449.