Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce

Sociabilita u pavouků (Araneae)

Bakalářská práce

Tereza Ilčíková

Speciální chovy

doc. Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

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

V Praze dne 3.5.2021 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D., vedoucímu práce, za jeho užitečné nápady, rady a pomoc při psaní bakalářské práce. Dále rodině a blízkým přátelům za jejich pevné nervy, psychickou podporu a pomoc během psaní bakalářské práce.

Sociabilita u pavouků (Araneae)

Souhrn

Bakalářská práce se zaobírá sociabilitou pavouků. V první kapitole je vysvětlena obecně socialita u hmyzu. V dalších částí se práce věnuje již pavoukům a jejich sociálnímu chování. Je zde uvedena klasifikace sociálních pavouků a jejich interakce v rámci kolonie. Mimo jiné jsou v práci také zahrnuty poznatky o nevyvážených poměrech pohlaví v pavoučích společenstvech či formy mateřské péče. Poslední části bakalářské práce jsou zaměřeny na jak na výhody, tak i na důsledky společenstva. V závěru se práce zabývá migrací tedy šířením pavoučích kolonií.

Klíčová slova: sociální pavouci, interakce mezi pavouky, chování pavouků, kolonie, behaviorální ekologie

Sociability in spiders (Araneae)

Summary

My bachelor thesis focuses on the sociality in spiders. The first chapter explains insect sociality in general. In the next part the work deals with spiders and their social behavior. The classification of social spiders and their interactions within the colony is given here. Among other things the work also includes knowledge about sex ratios in spider communities or forms of maternal care. The last parts of the bachelor thesis are focused on both the benefits and consequences of the community. Finally the work deals with migration therefore the spread of spider colonies.

Keywords: social spiders, interaction between spiders, behavior of spiders, colony of spiders, behavioral ecology

Obsah

1 Úvod 1

2 Cíl práce 2

3 Vznik sociality u živočichů 3

3.1 Haplodiploidie 3

4 Sociální hmyz 4

4.1 Eusocialita 5

5 Sociální pavouci 6

5.1 Charakteristika sociálního chování u pavouků 7

6 Evoluce sociality u pavouků 8

6.1 Kin selekce 9

7 Kritéria pavoučí sociability 10

8 Klasifikace sociálních pavouků 11

8.1 Teritoriální (koloniální) druhy 11

8.2 Neteritoriální (subsociální) druhy 12

8.3 Kvazisociální druhy 13

9 Poměry pohlaví 16

10 Kolonie 17

10.1 Koloniální kleptoparaziti a parazitoidi 18

11 Interakce sociálních pavouků 20

11.1 Spolupráce 20

11.2 Péče o potomky 21

11.2.1 Regurgitace 21

11.2.2 Alomaternální péče 22

11.2.3 Matrifágie 23

11.3 Konkurence 24

11.4 Sdílení kořisti 24

11.5 Komunikace 25

12 Benefity společenstva 26

13 Důsledky společenstva 27

13.1 Inbreeding 27

13.1.1 Genetická variabilita 28

14 Migrace pavouků 28

15 Závěr 30

16 Literatura 31

1 Úvod

Mnozí znají pavouky jako samotářské jedince, kteří ve svém úkrytu či pavučině pečlivě vyčkávají na kořist a jejich chování vůči svému druhu je silně agresivní. Střetnutí se svým druhem probíhá většinou při konfliktu o ulovenou kořist nebo při páření, které dost často končí smrtí kvůli samičím kanibalistickým sklonům vůči samcům.

Většina lidí má poznatky o sociabilitě savců například z čeledi rypošovitých. Patří sem také několik málo druhů hmyzu jako jsou mravenci či termiti.

Existují druhy pavouků, kteří společnost svého druhu aktivně vyhledávají a je pro ně klíčová pro zachování svého druhu. Pavoučí kolonie sociálních druhů mohou dosahovat až několik tisíců jedinců, což je pro ně důležité kritérium k přežití. Sociální způsob života je pro živočichy velmi výhodný. Sociální pavouci jsou schopni předávat velké množství genů do dalších generací. U některých druhů pavouků jsou známe různé projevy sociability, jako je společná kooperace při stavbě hnízda, koordinované lovení kořisti nebo rodičovské chování, které může skončit až sebeobětováním svým potomkům.

Pavoučí sociabilita se nevyznačuje jen kladnými stránkami, velmi často se sociální pavouci setkávají s konkurencí mezi příbuznými o kořist. Nevýhody sociálního života se mohou projevit příbuzenským křížením (inbreedingem) nebo nízkou genetickou variabilitou, což snižuje kvalitu jejich života.

2 Cíl práce

Cílem práce je sestavit přehled poznatků o ekologii sociálně žijících pavouků a evoluci jejich sociability.

3 Vznik sociality u živočichů

Je známo mnoho teorií vysvětlujících vznik sociality u živočichů. Z pohledu genetiky je evoluce sociality značně ovlivňována působením příbuzenského výběru. Jedinci pomáhají svým příbuzným a tím i svým vlastním genům, které s nimi sdílejí. Z genetického hlediska lze socialitu chápat jako propagaci vlastních genů podporováním příbuzných, tedy i jejich reprodukce. U sociálních živočichů navíc často dochází ke snižování genotypové variability, což činí vzájemnou pomoc obzvláště výhodnou. Nejvíce jsou totiž zvýhodněni jedinci, jejichž genom je co nejpodobnější genomům těch, jimž pomáhají (Forman & Král 2010).

Změny chování ve skupinách sociálních zvířat mohou být velmi výhodné z hlediska celkového zvýšení kondice. Specializace úkolů vede ke zvýšení produktivity kolonií a snížení výdaje energie v rámci skupiny. Specializace úkolů může mít mnoho podob – od behaviorální asymetrie při plnění úkolů, až po přísnou dělbu práce (Settepani et al. 2012).

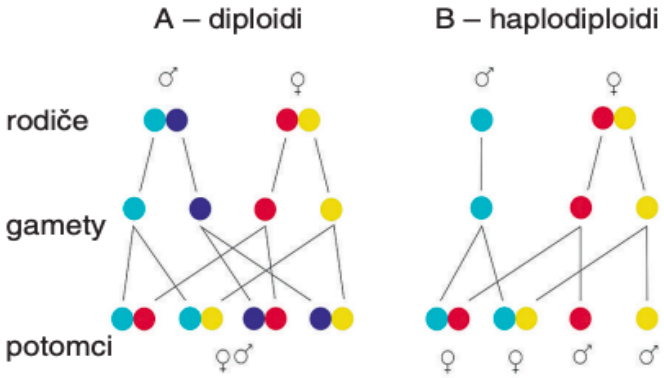
3.1 Haplodiploidie

Existují různé modifikace v organizaci genomu podporující snižování genotypové variability u sociálních bezobratlých. Nejlépe prostudovány jsou v tomto směru různé skupiny řádu blanokřídlých (Hymenoptera). Samotářsky žijící blanokřídlí mají tzv. **haplodiploidní systém určení pohlaví** (viz obrázek 1). Tento fenomén jim dovolil dosáhnout jednoho z vrcholů sociálního chování v živočišné říši. **Haplodiploidie** totiž umožňuje snižovat genotypovou variabilitu příbuzných a je tedy významnou predispozicí k evoluci sociálního chování (Hamilton 1964).

Samice blanokřídlého hmyzu jsou diploidní stejně jako drtivá většina ostatních živočichů, samci jsou ale haploidní. To znamená, že nesou jen jednu sadu chromozomů. Na rozdíl od samic nesou haploidní samci, rodící se partenogeneticky z neoplozených vajíček, jen sadu chromozomů od matky. Vzhledem k přítomnosti jediné sady chromozomů nemůže meióza samců zahrnovat rekombinace a náhodný rozchod homologických chromozomů. Genomy jejich spermií jsou tedy naprosto shodné, samci svým dcerám předají veškerou svou genetickou výbavu. V důsledku toho jsou si sestry navzájem příbuznější, než by byly svým vlastním potomkům samičího pohlaví. Sestry haplodiploidních blanokřídlých mají v průměru 75 % DNA totožné (pokud by byli samci diploidní, bylo by to pouze 50 %). Podporovat reprodukci sester je tedy pro dělnice blanokřídlých výhodnější než produkovat dcery, se kterými by je pojilo méně společných genů (Forman & Král 2010).

V souvislosti s evolucí sociálního chování není bez zajímavosti, že i velká část roztočů je haplodiploidních včetně všech skupin, u kterých bylo pozorováno sociální chování. Haplodiploidie se vyskytuje také u třásněnek (Thysanoptera) včetně druhů s nejrozvinutějším typem sociálního chování (tzv. **eusocialitou**). Ještě dále než k haplodiploidii zašly eusociální mšice čeledí Pemphigidae a Hormaphididae, jejichž kolonie tvoří geneticky zcela shodné samice – klony vznikající partenogeneticky (Forman & Král 2010).

U dalších eusociálních živočichů, tedy rypošovitých hlodavců (rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) (Rüppell**,** 1842) a rypoš damarský (*Fukomys damarensis*) (Ogilby, 1838)) všekazů neboli termitů (Isoptera), mořských korýšů rodu *Synalpheus* a nosatce *Austroplatypus incompertus* (Schedl, 1968*)*, nebyla haplodiploidie zjištěna (Forman & Král 2010).



Obrázek 1- Schematické znázornění rozdílů mezi haplodiploidními a diploidními organismy (každý kroužek odpovídá haploidní sadě). Organismy s oběma pohlavími diploidními (A) plodí potomstvo se čtyřmi kombinacemi sad. U haplodiploidních organismů (B) předává otec jedinou haploidní sadu. U jeho dcer se tedy mohou vyskytovat jen dvě kombinace sad. Z neoplozených vajíček vznikají samci. Pro větší názornost není uvažována rekombinace (Forman & Král 2010).

4 Sociální hmyz

Práce ve společenstvu může být rozdělena do skupin či ji mohou provádět všichni společně. Komunikace mezi jedinci se projevuje prostřednictvím vůně, zvuku, hmatu nebo vizuálně. Typická je pro ně také péče o potomstvo. Členové společenství pozitivně ovlivňují vzájemné fitness skupiny. Skupinová signalizace může sloužit jako výstražný projev (Costa 2006). Interakce mezi jedinci jsou stěžejní v organizaci společenstva (Cocroft 2001).

Sociální chování se začíná formovat u subsociálních živočichů, kde se dospělci starají po určitou dobu o své vlastní nymfy nebo larvy. Tvoří se tak rodičovská péče, kdy se jeden, či oba

rodiče, starají o své potomky. Nejzákladnějším a nejčastějším modelem péče o potomky představuje **maternální péče**, kdy se o potomky stará pouze matka. Další typ je pak tzv. **paternální péče**, kdy se naopak o potomky stará samec. Tento typ je již podstatně omezenější a většina z nich je součástí řádu polokřídlých (Hemiptera). Příkladem může být vodní ploštice *Abedus herberti* (Hidalgo, 1935), kde samička nalepuje vajíčka samečkovi na záda, ten se od toho okamžiku přestává krmit a jeho primárním úkolem je ochrana vajíček až do vylíhnutí mláďat. Zvláštní jsou i vosy *Trypoxylon superbum* (Smith, 1873), kde po nakladení vajíček už veškerá péče, včetně ochrany před predátory, připadá na samce (Wilson 1971). Sekáči (Opiliones), konkrétně druhy *Zygopachylus albomarginis* (Chamberlin, 1925) chrání potomky ve speciálním hnízdě až 6 měsíců, podobně se stará o potomky asijský druh *Lepchana spinipalpis* (Roewer, 1927), který hlídá vajíčka od několika samiček. V případě jeho smrti hlídá snůšku jiný sameček, i když vajíčka nejsou jeho. U třásněnek (Thysanoptera) byla daná péče zjištěna u rodů *Hoplothrips, Sporothrips, Idolothrips* (Andreska & Hanel 2009). Častější je ovšem nepřímá péče, kdy samec částečně pomáhá například s hledáním potravy. Posledním typem péče je tvz. **biparentální** či **parentální,** kdy se starají oba rodiče. Tento způsob se vyvinul u termitů, švábů a různých druhů brouků, například hrobaříků – rod *Nicrophorus* (Resh & Cardé 2003) a třásněnek *Bactridothrips brevitubus* (Haga, 1980) (Andreska & Hanel 2009).

Charles Duncan Michener, známý entomolog, v 70. letech uvedl pojem **parasociální živočichové**, což je skupina, která v sobě zahrnuje hned tři stupně sociálního chování. Jejich výchozím společným znakem je vzájemná interakce mezi členy jedné generace, kteří dohromady obývají společné hnízdo. Tzv. **komunální živočichové** vzájemně nespolupracují za účelem společné péče o potomstvo. Rodičovská péče se vyskytuje až u **kvasisociálních živočichů** (Wilson 1971).

Posledním předstupněm eusociality je **semisociální chování**, kde platí kromě charakteristik kvazisociálních živočichů navíc důležitá dělba práce, kterou zprostředkovává pouze sterilní kasta starající se o potomky reproduktivní kasty. Právě dělba práce mezi sterilní kastou, která pečuje o potomstvo reproduktivní královny, je jedním ze tří stěžejních znaků eusociálního chování. Semisociální živočichové se tak evolučně nejvíce přibližují nejvyspělejším eusociálním, jelikož jako jediná skupina splňují alespoň jeden ze tří znaků eusociality (Wilson 1971).

4.1 Eusocialita

Eusocialita se v průběhu evoluce stala nejpokročilejším stupněm sociálního života a chování hmyzu. Eusocialitu definují tři hlavní znaky. Zaprvé, jedinci dvou či více generací

spolu žijí ve společném hnízdě. Druhý znak zahrnuje reprodukci omezující na velmi úzký okruh jedinců a s tím souvisí i dělba práce, kterou má na starosti pouze sterilní kasta. Poslední podmínkou je společná péče o potomstvo, kdy se stará nereproduktivní kasta dělnic, která tak vlastně určitou část života pečuje o své „sestry“ (Hölldobler & Wilson 2009). Jednoduše se dá definovat výskytem reprodukční dělby práce, překryvem generací a péčí o potomstvo (Wilson & Hölldobler 2005).

Všeobecně lze kasty sociálního hmyzu rozdělit do dvou skupin. Vyšší stupeň v rámci hierarchie představuje **reproduktivní**, někdy také nazývaná **královská kasta**, která tvoří velmi malé procento z celkového počtu jedinců a jejím zásadním úkolem je reprodukce. Druhou skupinu tvoří **sterilní kasta**, která není schopna reprodukce. Jejich pohlavní orgány jsou totiž nevyvinuté a činnost potlačena feromony vylučované královskou kastou (Wilson 1971).

Sociální způsob života se u hmyzu vyvinul u dvou řádů – Hymenoptera, který v sobě zahrnuje mravence, včely a vosy, druhým řádem je pak Isoptera, v němž jediné sociálně žijící zástupce představují termiti (Barnes 1987). Termiti (Isoptera) jsou první skupinou, u které se objevila eusociální struktura společenstva (Wilson & Hölldobler 2005).

U zmíněných sociálních skupin hmyzu je základním prvkem vzájemná kooperace jednotlivců, kteří jako obrovská skupina tvoří jakýsi **superorganismus**. Jedinci jsou na sobě funkčně vzájemně závislí a nejsou schopni přežít mimo vlastní kolonii, ve které se rozvinuli. Nemohou se tedy ani stát členem jiné kolonie (Barnes 1987).

Mravenci (Formicidae) jsou nejznámějším příkladem takového superorganismu (Tautz 2008), jelikož neplodná část mraveniště ztrácí svou samostatnou entitu a fungují jako jeden velký celek, který má jediný cíl – péči o královnu, která je jediná schopná plodit další generace (Turner 2016).

5 Sociální pavouci

Řád pavouci (Araneae) patří, stejně jako hmyz, do nejpočetnějšího živočišného kmene členovců (Arthropoda). Pavouci jsou však hmyzu příbuzní jen velmi vzdáleně, neboť jsou řazeni do odlišného podkmene – **klepítkatců** (Chelicerata). Klepítkatci jsou velmi diverzifikovanou a starobylou skupinou, která se objevila již v průběhu tzv. kambrické exploze ve spodním kambriu (Prokop 1989).

Řád pavouků se člení do tří velkých evolučních větví: **sklípkoši** (Mesothelae), **sklípkani** (Mygalomorphae) a **dvouplicní pavouci** (Araneomorphae) (Coddington & Levi 1991)

Nejpokročilejší vývojovou větví jsou tzv. **entelegynní pavouci** (Entelegynae), součást infrařádu Araneomorphae. Do této větve patří i všechny sociální druhy (Forman & Král 2010).

Pavouci patří spolu s roztoči a některými skupinami hmyzu k druhově nejpočetnějším řádům živočišné říše. Jsou přítomni ve většině suchozemských ekosystémech a řadí se do nejrozmanitějšího řádu členovců (Foelix 1996). World Spider Catalog (2021) uvádí 49 267 druhů pavouků ve 129 čeledích, z toho v České republice dle Nentwig et al. (2021) je 900 druhů.

Většina společenských druhů se vyskytuje v čeledi **snovačkovití** (Theridiidae), která obsahuje 11-12 společenských druhů ve třech rodech. Druhá nejhojnější skupina, **stepníkovití** (Eresidae) nacházející se v rodu *Stegodyphus* (Lubin & Bilde 2007).

Sociální pavouky lze nalézt pouze v teplých oblastech (Forman & Král 2010), kde je hmyz hojný po celý rok (Nentwig 1985). Je velmi rozšířená a obecně se má za to, že se vyvinula nezávisle v Africe, Asii, Austrálii, Severní a Jižní Americe a na Středním východě (Jackson 2007).

5.1 Charakteristika sociálního chování u pavouků

Pavouci jsou pověstní svým samotářstvím, vzájemnou agresivitou a sklony ke kanibalismu. Několik druhů pavouků dokáže vytvářet velké kolonie a dlouhodobě v nich spolupracovat (Forman & Král 2010). Několikrát se u nich vyvinula vysoká míra tolerance, sociálního chování a spolupráce (Grinsted & Lubin 2019).

Sociální pavouci jsou charakterizováni společným lovením kořisti, skupinovým tvořením sítě, sdílenou obranou své kolonie, péčí o potomky a vysokou tolerancí vůči stejnému druhu (Pruitt & Avilés 2018).

Důležitá funkce, která sociální pavouky odlišuje od eusociálního hmyzu je, že všichni pavouci v kolonii mohou provádět všechny úkoly. Jediná přítomná dělba práce v koloniích je založena na pohlaví a věku. To znamená, že samci se nepodílejí na aktivitách v koloniích a juvenilní jedinci postupně dorůstají do úkolů, které jsou povinné v rámci kolonie. Další odlišnost je ta, že jednotlivci v hnízdě nežijí dost dlouho, aby se překrývali se svými dospělými potomky, proto se kolonie skládá z mateřské generace a potomků. Další znak, který odlišuje sociální pavouky od eusociálního hmyzu, zejména od termitů (Isoptera) a blanokřídlých (Hymenoptera) je, že dochází k páření mezi druhy ze stejného hnízda, tedy k inbreedingu, s výjimkou rodů *Delena*, *Tapinillus* a *Diaea* (Aviles 1997).

6 Evoluce sociality u pavouků

Vývoj společenstva zahrnuje – tzv. **sociální syndrom**, do kterého řadíme společnou péči o potomky, reprodukční zkosení (neboli měřítko podílu každého pohlaví ve skupině), vychýlený poměr pohlaví samic a inbreeding. Zmíněný syndrom může být krátkodobou výhodou, avšak dlouhodoběji již méně. Přichází s ním ztráta genetické rozmanitosti v populaci, a s tím i spojena neschopnost populace reagovat na změny v prostředí (Settepani et al. 2017).

V evoluci pavouků většinou docházelo k postupnému snižování počtu chromozomů. Snižování počtu chromozomů mohlo napomáhat ke snížení genotypové variability – není totiž doprovázeno zvýšením frekvence rekombinací (Forman & Král 2010).

Sociální pavouci se vyvinuli ze subsociálních předků (viz obrázek 2) (Argansson et al. 2007; Grinsted & Lubin 2019). Trvalá sociabilita se vyskytuje u těch druhů pavouků, kteří mají mateřskou péči (Grinsted & Lubin 2019). Každé zvýšení složitosti péče o potomky znamená vyšší úroveň socializace (Foelix 2011).

Všichni sociální pavouci mají subsociální sesterské taxony, což naznačuje, že prodloužená socialita se vyvíjí, jakmile se vyvinula subsocialita. Tento jev je sám o sobě velmi vzácná sociální struktura mezi pavouky. Většina sociálních pavouků staví trojrozměrné sítě. Díky struktuře těchto sítí je jednodušší jejich kombinace a usnadněn pohyb mezi nimi. Existují důkazy o tom, že vývoj společnosti pavouků vede ke snížení celkové agresivity mezi druhy. Jeden z nejvýraznějších evolučních rysů je nedostatek genetické rozmanitosti uvnitř kolonií. Koeficienty příbuznosti sociálních pavouků téměř vždy převyšují koeficienty sourozeneckých vztahů, vzniká tedy inbreeding. U těchto živočichů však jistá příbuznost nezačala vývoj nevratných kast (Pruitt & Avilés 2018).

U subsociálních pavouků se jedno nebo obě pohlaví před pářením rozptýlí, čímž je zajištěna určitá míra outbreedingu, čili křížení mezi nepříbuznými jedinci. Existuje kolísání v délce mateřské péče, načasování migrace pavouka a vzdálenosti od mateřské skupiny. Pozdní instar subsociálních druhů se často nevzdaluje daleko od svého mateřského hnízda (filopatrie), čímž vznikají inbrední skupiny. Tato populační genetická struktura by mohla podporovat smíšený systém rozmnožování, kde u některých dochází k páření mezi příbuznými pavouky. Tento model rozmnožování je vidět u subsociálního pavouka stepníka čárového (*Stegodyphus lineatus* (Latreille, 1817)), kde jsou juvenilní jedinci filopatričtí a samci se před migrací z rodného stanoviště nejprve páří s blízkými sousedy. Vyhýbání se páření se sourozenci je u tohoto druhu nedostačující. Sourozenecké páření nese s sebou nevýhody inbreedingu, které jsou charakteristické například malou velikostí těla v dospělosti (Grinsted & Lubin 2019).

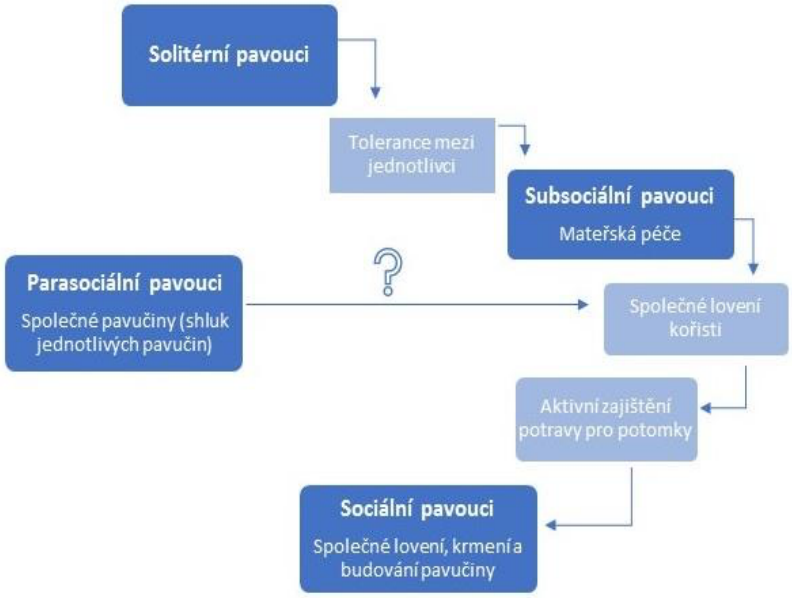
Společné lovení a krmení se kořistí je poprvé objeveno u čeledi paslíďákovití (Oxyopidae) rodu *Tapinillus*. Tento sociální pavouk obývá komunální sítě, které mohou obsahovat několik desítek jednotlivců, včetně dospělých obou pohlaví a juvenilních jedinců. Kolonie paslíďákovitých se vyskytují ve shlucích. Na rozdíl od *Anelosimus eximius* (Keyserling, 1884) nebo *Agelena consociata* (Denis, 1965) žijí déle a neobjevuje se u nich nevyvážený poměr pohlaví ve hnízdě (Avilés 1994).

Neotropické deštné pralesy upřednostňovaly opakovaný vývoj společenstva rodu *Anelosimus*. Tato stanoviště se vyznačují intenzivním deštěm, který poškozuje pavoučí sítě, častými útoky dravých mravenců a přítomností velkého hmyzu jako kořist. Druhým rodem pavouka, u kterého se opakovaně vyvinula trvalá společnost, je rod ze Starého světa – *Stegodyphus*. Stejně jako *Anelosimus* se zdá, že se vyvinul ze subsociálních předků. Z toho vyplývá, že rozšíření sociálních druhů je do značné míry omezeno na stanoviště s vyššími srážkami. *Stegodyphus* zažívá mnoho stejných selekčních tlaků jako *Anelosimus*, z čehož vyplývá, že podobný postup selekčních tlaků vedl k socialitě vícekrát (Pruitt & Avilés 2018).

Predispozice k socialitě může být přítomna u všech pavouků, protože první instar po vylíhnutí stráví ve společném vaku nějakou dobu, kde jejich matka klade ostatní vajíčka. Tato počáteční fáze tolerance mezi sourozenci mohla sloužit jako základ, z něhož mohly vzniknout dlouhodobější společenství (Aviles 1997).

6.1 Kin selekce

Kin selekce je nejúspěšnější způsob vysvětlení evoluce společnosti a spolupráce (Lubin & Bilde 2007). Evoluce sociality je dána tlakem příbuzenské selekce, tedy kin selekce, kdy sociálně žijící jedinci zvyšují svou biologickou zdatnost tím, že pomáhají příbuzným (v případě pavouků už i tím, že je nepojídají). Tato biologická zdatnost se označuje jako **inkluzivní** – na rozdíl od **exkluzivní** zdatnosti, kdy se bere v úvahu pouze počet vlastních potomků. Podle logiky inkluzivní zdatnosti se dva potomci sourozence rovnají jednomu vlastnímu potomkovi, neboť množství vlastních předaných genů je v obou případech stejné. Živočichové tak mohou šířit své geny nejen pomocí vlastních potomků, ale i pomocí svých příbuzných a jejich mláďat (Forman & Král 2010).



Obrázek 2- Předpokládaný původ sociality u pavouků (After Shear 1970).

7 Kritéria pavoučí sociability

Kullmann (1972) uvádí, že abychom mohli pavouka zařadit mezi sociální jedince, musí splňovat následující kritéria: toleranci, interatrakci a spolupráci.

Tolerance je prvním požadavkem, který je nutný k tomu, abychom mohli rozlišit sociální pavouky od těch solitérních. Tolerance vyžaduje schopnost zúčastněných jednotlivců rozlišovat vlastní členy kolonie. Pavouci jsou schopni rozpoznat své členy dle specifické vůně. Dokonce existují náznaky, že chování sociálních pavouků je kontrolované feromony. **Interatrakce** je druhý atribut znamenající nutnost sdružování do skupin. Experimenty vytvořené ve Štrasburku s *Agelena consociata* prokázaly, že izolovaní jedinci vykazují pomalejší metabolismus a rozvíjí se pomaleji, než jedinci žijící v komunitě. Poslední, třetí vlastnost, je **spolupráce**. Pavouci spolupracují na vytvoření útočiště, které je kryto po bocích kouskami rostlin a zbytkami hmyzu, tím pádem jedinci uvnitř jsou chráněni proti nepříznivým podmínkám. Dalším jejich úkolem při spolupráci je konstrukce sítě pro ulovení kořisti. Poslední z atributů spolupráce je chycení kořisti, společné krmení a péče o mláďata, která se rozděluje na individuální či kolektivní (Kullmann 1972).

8 Klasifikace sociálních pavouků

Všeobecně uznávaná klasifikace sociálního chování živočichů zavedená E. O. Wilsonem v r. 1971 a vytvořená hlavně pro hmyz nevystihuje všechny aspekty pavoučích společenstev. Proto se dnes spíše přijímá klasifikace pavoučí sociality, kterou vypracovala L. Avilés v r. 1997. Sociální pavouky dělí do dvou hlavních skupin (viz tabulka 1), a to na **teritoriální** a **neteritoriální**. Obě skupiny se pak dále rozdělují na **periodicky** a **permanentně** sociální. Rozdíl mezi periodickým a permanentním typem sociality je dán dobou trvání kolonií (Forman & Král 2010).

Tabulka 1 - Klasifikace sociálního chování u pavouků (Forman & Král 2010).

Typ sociality		**Synonymum**	**Společné hnízdo**	**Soužití po více generací**	**Druh**
Teritoriální	Periodická	Subsociální, koloniální	Ne	Ne	*Parawixia bistriata* (Araneidae) (viz obrázek 3)
	Permanentní	Koloniální	Ne	Ano	*Metabus gravidus* (Tetragnahidae), *Dictyna calcarata* (Dictynidae)
Neteritoriální	Periodická	Subsociální	Ano	Ne	*Anelosimus studiosus* (Theridiidae), *Diaea socialis* (Thomosidae)
	Permanentní	Kvazisociální, zkráceně též sociální	Ano	Ano	Kompletní seznam viz tab. 2

8.1 Teritoriální (koloniální) druhy

U teritoriálních sociálních druhů si každý jedinec zachovává svou vlastní síť. Bývají často označováni též jako **koloniální** (Wilson 1971).

Pospolitost vzniká shlukem jednotlivých sítí na výhodných stanovištích z důvodu přítomnosti potravních zdrojů, nebo z nedostatku jiných vhodných míst k upevnění pavučin. I

když bývá u teritoriálních druhů občas pozorována serikofilie (k upevnění lapací části sítě jsou použita nosná vlákna souseda), vlastní teritoria jednotlivých pavouků jsou přesně vymezena a překročení hranic vede ke konfliktům (Forman & Král 2010).

Spolupráce je obvykle omezena pouze na propojení jednotlivých záchytných pavučin a sdílení těch hlavních, ve výjimečných případech jsou schopni sdílet i velkou kořist. Jednotlivé pavučiny v rámci skupiny koloniálních pavouků jsou považovány za teritoria, která jsou agresivně chráněna proti vetřelců (Grinsted & Lubin 2019).

Obrázek 3 – Dospělá samice *Dictyna calcarata* (Dictynidae).
(http://idtools.org/id/table_grape/spider/factsheet.php?name=Dictyna+calcarata)

8.2 Neteritoriální (subsociální) druhy

Subsociální druhy jsou charakterizovány životem ve skupinách, spoluprací při hledání potravy a údržbě pavučiny, rozcházením se před reprodukcí a produkující mláďata solitérně (Grinsted & Lubin 2019).

Subsocialita ve své podstatě totiž spočívá v prodloužení mateřské péče a doby tolerance mezi sourozenci. Kolonii tvoří matka a její potomci. Životní cyklus neteritoriálních pavouků s periodickou socialitou zahrnuje různě dlouhé období spolupráce, které končí nejpozději dosažením pohlavní dospělosti. Tímto způsobem dochází k ukončení společného soužití, odrostlí jedinci migrují z kolonie, žijí samostatně a nebrání se kanibalismu. V kolonii subsociálních pavouků nedochází tedy ve zvýšené míře k příbuzenskému křížení – inbreedingu, což jsou hlavní vlastnosti, které je odlišují od jejich sociálních jedinců. Matka o svá mláďata často pečuje, loví jim kořist a dodává jim z ústního otvoru kapky natrávené potravy (regurgitace) (Forman & Král 2010).

Podle Wilsona (1971) subsocialitu lze považovat jako evoluční předstupeň permanentní sociality. Grinsted a Lubin (2019) uvádí, že období sociálního života může být **krátké** (několik týdnů – „**přechodná subsocialita**“) nebo **dlouhé** (několik měsíců – „**prodloužená subsocialita**“), například některé subsociální druhy ve skutečnosti po většinu svého života žijí ve skupině. Na rozdíl od trvale sociálních subsociální pavouků mají tendenci se rozcházet před pohlavní dospělostí a následně plodit potomky. Proto subsociální pavouci jsou také známí jako „**neteritoriální periodicko-sociální**“ nebo „**dočasně sociální**“ (Grinsted & Lubin 2019).

Do skupiny subsociálních pavouků Avilés (1997) zařazuje *Anelosimus studiosus* (Hentz, 1850) (Theridiidae*)*, *Stegodyphus lineatus* (Latreille, 1817) (Eresidae*)* (viz obrázek 4), *Therdion saxatile* (Koch, 1835) (Theridiidae) a *Phryganoporus candidus* (Koch 1872) *(=Badumna candida)* (Desidae).

Některé druhy, které jsou považovány jako subsociální, se za určitých okolností vzdají migrační fáze před pářením a páří se v malých sourozeneckých skupinách (např. *Anelosimus jabaquara* (Levi, 1956), *Anelosimus studiosus* a *Stegodyphus tentoriicola* (Purcell, 1904)). Výskyt v koloniích, kde je větší zastoupení samic, naznačuje, že se jedná o **přechodné druhy**. V hnízdech, kde je větší zastoupení samic (*A. jabaquara),* jež jsou k sobě nesnášenlivé, si tyto samice brání své potomky před těmi ostatními. Jakmile jsou mláďata schopná pohybu, dojde ke smíšením v hnízdě a tím pravděpodobně získaní ochrany (Grinsted & Lubin 2019).

Obrázek 4- Samice subsociálního stepníka *Stegodyphus lineatus* (Izrael). (Autor: M.Forman) (Forman & Král 2010)

8.3 Kvazisociální druhy

Nejvyšší stupeň soužití vykazují permanentně neteritoriální druhy nazývané též jako **kvazisociální** (Wilson 1971).

Pod sociálními bezobratlými si člověk nejspíše představí společenstva blanokřídlých či termitů. Jakkoliv může kolonie kvazisociálních pavouků něco takového evokovat, je zde několik důležitých odlišností. V prvé řadě není v kolonii žádná analogie královny. Nejsou přítomni ani sterilní jedinci, neexistují také žádné morfologicky rozrůzněné kasty jako vojáci nebo dělnice. Všichni jedinci v kolonii vykonávají stejné činnosti a není tu žádná dělba práce kromě té, která je založena na pohlaví či věku. Samci se obvykle méně účastní společných aktivit a mláďata přidávají do svého chování nové aktivity úměrné svému věku (Avilés 1993).

Je tedy správnější považovat sociální pavouky za kvazisociální živočichy, vyznačující se společnou péčí o potomstvo v mnoha generačních koloniích bez přítomnosti kast (Forman & Král 2010) a společným lovem a pojídaním kořisti (Lubin & Bilde 2007).

Na rozdíl od drtivé většiny sociálních obratlovců a hmyzu, které mají outbrední (nepříbuzenské) systémy páření, u kvazisociálních pavouků dochází k páření uvnitř kolonie mezi jednotlivci stejné kohorty. Pravidelné příbuzenské páření je ve skutečnosti klíčovou charakteristikou tohoto typu společenstva (Lubin & Bilde 2007).

Je zde taktéž přítomný vysoce předpojatý poměr pohlaví, kdy v obrovské míře převažují samičky. Hnízda některých společenských druhů mohou být poměrně velká, dosahující průměru několika metrů a obsahovat až několik stovek nebo dokonce tisíce jednotlivců. Hnízda se často vyskytují ve shlucích a u některých druhů je hnízdo obsazeno na 3-6 generací (Grinsted & Lubin 2019).

Z 49 267 známých druhů pavouků (World spider Catalog 2021) vykazuje toto chování přibližně jen 25 druhů (Tong et al. 2020). Ke vzniku kvazisociality došlo nezávisle u šesti pavoučích čeledí (Avilés 1997).

Obrázek 5 – Dospělý jedinec *Stegodypgus dumicola* (Afrika) (Autor: S. Korenko).

Tabulka 2 – Seznam kvazisociálních pavouků (* v kokonech byl zaznamenám poměr pohlaví 1:1, v dospělosti je však vychýlen ve prospěch samic) (Forman & Král 2010)

Čeleď	**Druh**	**Velikost kolonie (počet jedinců)**	**Rozšíření**	**Poměr pohlaví (% samců)**
Cedivečkovití (Dictynidae)	*Aebutina binotata*	800	Ekvádor, Brazílie	8 %
	Mallos gregalis	20 000	Mexiko	13 %
Maloočkovití (Sparassidae)	*Delena cancerides*	300	Austrálie, Tasmánie	50 %
Paslíďákovití (Oxyopidae)	*Tapinillus sp.*	700	Ekvádor	50 % *
Pokoutníkovití (Agelenidae)	*Agelena consociata*	2 000	Gabon	8 %, 13 %
	Agelena republicana	desítky	Gabon	19 %
Snovačkovití (Theridiidae)	*Achaearanea disparata*	100	Gabon, Pobřeží Slonoviny	?
	Anelosimus domingo	1 000	Amazonie	8 %
	Anelosimus eximius	50 000	Panama až Argentina	9 %
	Anelosimus guacamayos	?	Ekvádor	?
	Anelosimus lorenzo	200	Brazílie, Argentina	?
	Anelosimus oritoyacu	?	Mexiko až Ekvádor	?
	Anelosimus puravida	?	Guatemala až Panama	?

	Anelosimus rupununi	1 000	Trinidad až Brazílie	?
	Parasteatoda vervoorti	stovky	Nová Guinea	0,4 %, 14 %
	Parasteatoda wau	1 800	Nová Guinea	11 %
	Theridion nigroannulatum	4 000	Peru	13 %
Stepníkovití (Eresidae)	*Stegodyphus dumicola*	700	stř. a jižní Amerika	17 %
	Stegodyphus mimosarum	400	stř. a jižní Amerika, Madagaskar	9,7 %
	Stegodyphus sarasinorum	900	Indie, Nepál, Srí Lanka	22 %

9 Poměry pohlaví

Sociální pavouci vykazují vysoký poměr pohlaví ve prospěch samic (viz tabulka 2) (Agnarsson et al. 2007). Tento vysoký nepoměr pohlaví je způsoben tím, že samice zvyšují úspěšné šíření skupin, ve kterých se vyskytují (Avilés 1993).

Pavouci se sociální povahou tvoří na rozdíl od většiny gonochoristů výjimku z tzv. Fischerova principu, který ukazuje, že ideální poměr samců k samicím v populaci je 1:1. Bývá zde výrazně nižší počet samců – obvykle 10-20 % z celkové populace v kolonii (Forman & Král 2010).

Druhy sociálních pavouků, které mají značný nepoměr pohlaví (řádově 10 samiček na jedno samce) vznikly nezávisle na sobě v pěti čeledích – **pokoutníkovití** (Agelenidae), **cedivečkovití** (Dictynidae), **stepníkovití** (Eresidae), **snovačkovití** (Theridiidae) a **běžníkovití** (Thomisidae) (Buskirk 1981).

Vychýlení poměru pohlaví se běžně nevyskytuje u subsociálních druhů považovaných za evoluční předchůdce sociálních druhů, přesto bylo u některých subsociálních pavouků zjištěno. Týká se to tří druhů australských běžníků rodu *Diaea* (*Diea ergandros* (Evans, 1995), *Diaea socialis* (Main, 1988) a *Diaea megagyna* (Evans, 1995). Právě pro vychýlený poměr pohlaví

jsou tito běžníci považováni za skupinu, která má největší potenciál ke vzniku pravé sociality a občas bývají k sociálním pavoukům zařazováni (Forman & Král 2010).

Jak bylo zjištěno pomocí cytogenetických technik, u sociálních pavouků se vychýlený poměr pohlaví tvoří již v kokonu. Pavouci mají pohlaví určené pohlavními chromozomy. Na základě jejich rozdílného počtu u samců a samic (samice mají obvykle o dva pohlavní chromozomy více než samci) se dá odlišit pohlaví již u embryí, a to spočítáním chromozomů v dělících se buňkách. Poměr pohlaví v kokonu vlastně udává primární poměr pohlaví vzniklý po oplození. U pavouků určují pohlaví potomků samci – produkují dva typy spermií, které se liší počtem pohlavních chromozomů. Protože tyto dva typy vznikají se stejnou četností, musí být primární poměr pohlaví vychýlen jiným způsobem. Další možností by mohla být nižší životnost spermií určujících samce nebo selekce spermií při oplození. Mechanismus vzniku vychýleného poměru pohlaví je jednou z intenzivně studovaných a dosud nerozluštěných záhad biologie sociálních pavouků (Forman & Král 2010). Jackson (2007) uvádí, že i faktory prostředí mohou ovlivnit poměr pohlaví.

10 Kolonie

Marques et al. (1998) definoval kolonii jako skupinu jedinců obývající jednu koloniální pavučinu, která byla vytvořena a udržována totožnými jedinci. Buskirk (1981) uvádí, že pavoučí kolonie mohou být velmi početné (obrázek číslo 6) a zahrnovat i několik desítek tisíc jedinců, kteří spolupracují při stavbě sítí, lovu a péči o potomstvo. V mnoha způsobech se koloniální pavouci podobají hejnu ptáků (Grinsted & Lubin 2019).

Kolonialita je velmi častá forma skupiny u sociálních pavouků (Lubin & Bilde 2007). Za růst kolonie má zodpovědnost inbreeding, který může za následek, že v hnízdě uspějí samostatné generace pavouků. Kolonie bývá založena oplodněnou samicí a její potomci tvoří základ pro budoucí pavoučí stát (Buskirk 1981). Kolonie, které dosahují relativně velké velikosti, se množí pučením, štěpením nebo produkcí malých propagul (Aviles 1997). Další možností vzniku nové kolonie, kterou uvádí Forman a Král (2010), je přenos části kolonie na těle většího zvířete.

Aviles (1997) uvádí, že menší kolonie pokoutníků *Agelena consociata* mají větší pravděpodobnost úhynu v deštných pralesech v Gabonu. Naopak větší kolonie stepníků *Stegodyphus dumicola* (Pocock, 1898) (viz obrázek 6) v Namibii jsou schopné odolat útokům mravenců. Pokud jde o sezónnost prostředí, je nutné zmínit zajímavá fakta o druzích v rodech *Stegodyphus* a *Diaea*. Pavouci těchto rodů využívají tělo své matky jako potravu pro začátek

sezony a staví nejpevnější a nejutěsnitelnější hnízda ze všech druhů. Například juvenilní jedinci afrického a indického druhu rodu *Stegodyphus* mohou uzavřít vstup do svého hnízda od června do září, aby se izolovali během zimního období v jižní Africe nebo od monzunových dešťů v Indii.

Podle Grinsted & Bacon (2014) jednotlivci *A. studiosus* vykonávají úkoly v rámci své skupiny. Čím jsou pavouci starší, tím jsou schopni provádět více koloniálních úkolů.

Obrázek 6 - Hnízda sociálního stepníka *Stegodyphus dumicola* (Afrika) na plotě. Kompaktní části jsou využívány jako úkryt a skladiště potravy, vlákna vybíhající z hnízda slouží k lovu kořisti (Autor: S. Korenko).

10.1 Koloniální kleptoparaziti a parazitoidi

Pavoučí kolonie představují lákadlo i pro různé kleptoparazity (zloděje ulovené kořisti), jimiž jsou často jiné druhy pavouků. Nejznámějšími kleptoparazity jsou snovačky rodu *Argyrodes* (viz obrázek 7), které se přiživují na kořisti rozmanitých sociálních i nesociálních druhů pavouků (Forman & Král 2010).

Na kolonii pavouků se zaměřují i různí paraziti, parazitoidi či predátoři. Mezi hlavní predátory patří vosy a ptáci. Větší kolonie mohou přitahovat více dravých ptáků (Grinsted & Lubin 2019).

Vosy rodu *Zatypota* se obvykle specializují především na pavouky z čeledi snovačkovitých (Theridiidae) (Eberhard & Gonzaga 2019). V případě sociální snovačky *Anelosimus eximius* je jejím pararazitoidem vosa rodu *Zatypota.* Parazitoidní larvy způsobují složité změny v chování hostitele, například přestěhování či změnu příjmu potravy. Infikovaní pavouci staví tzv. „kokonové“ sítě (viz obrázek 8), které fungují jako ochrana pro vosy, dokud nedokončí vývoj. Kokonové sítě jsou mnohem menší, hustší a pavouk v ní zůstává až do doby,

dokud ho parazitoid nezahubí. Larvy parazitoida jsou umístěné na břiše pavouka a krmí se jeho hemolymfou. Bylo zjištěno, že v koloniích snovaček byla nakažena 2 % jedinců (Fournier et al. 2019).

Obrázek 7 – Samec snovačky příživné *(Argyrodes argyrodes) (*Autor: Rudolf Macek) (https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id336436/?taxonid=232176)

Obrázek 8- Kokonová síť vytvořena infikovaným hostitelským pavoukem vedle původní kolonie pavouka (přibližně 10 cm). Šipka ukazuje na kuklu vosy *Zatypota.* (https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/een.12698)

Existuje studie s *Metepeira incrassata* (F.O. Pickard-Cambride, 1903), kdy setkávání s dravými vosami v hnízdě se zvyšovalo s rostoucí kolonií, a naopak solitéři se vosám úplně vyhýbali. Může to být způsobeno tím, že v koloniální pavučině funguje jakýsi systém varování. Vibrace zapříčiněné vetřelcem varují ostatní členy kolonie, aby na vosu reagovali co nejrychleji (Grinsted & Lubin 2019).

Některé druhy rodu *Stegodyphus* jako je například *Stegodyphus sabulosus* (Tullgren, 1910) (viz obrázek 9) žijí oproti svým sociálním příbuzným solitérně. Je zajímavé, že tito solitérně žijící pavouci často parazitují na sítích svých sociálních bratranců a kradou jim jejich kořist. Výše uvedení samotářští piráti nejenže kradou jejich ulovenou potravu, ale také své sociální příbuzné požírají přímo v jejich hnízdech (Wickler & Seibt 1988).

Obrázek 9 - Solitérní *Stegodyphus sabulosus* ve svém hnízdě (Afrika) (Autor: S. Korenko)

11 Interakce sociálních pavouků

11.1 Spolupráce

Jak již bylo výše zmíněno, sociální pavouci spolupracují při stavbě hnízda a pavučiny, hledání potravy, obraně a péči o potomstvo. Společnou činnost lze definovat jako kolektivní aktivity jedinců, kteří interagují mezi sebou, čímž získávají určité benefity (Lubin & Bilde 2007).

Jednou z forem koordinace skupin je synchronizace pohybu jedinců ve hnízdě, která byla pozorována u několika sociálních druhů. Během stavby hnízda samice i samci *Tapinillus sp.* (Oxyopidae) se účastní kladení vláken pavučiny. Jednotlivci *Stegodyphus dumicola* se pohybují v souladu s kořistí uvězněnou v lepkavém zajetí pavučiny, podobné chování bylo pozorováno i u *A. eximius*. Vysvětlením tohoto chování je, že během skupinového lovení kořisti, umožňuje synchronizovaný pohyb pavoukům rozlišit vibrace kořisti od vibrací stejného druhu, a tak lokalizovat zdroj vibrací kořisti. Tento druh pohybu může být také defenzivního charakteru, což brání potenciálním predátorům soustředit se na jednoho jedince (Lubin & Bilde 2007).

11.2 Péče o potomky

Rodičovská péče je jakákoliv investice ze strany rodiče, kdy dochází ke zvýšení šance na přežití potomka na úkor rodiče (Yip & Rayor 2014). Mnoho pavouků dělá pro své potomky víc, než jen tvorbu kokonu (Foelix 2011). Spolupráce při výchově mláďat je dobře známá u skupinově žijících obratlovců a u sociálního hmyzu, kde pomocníci krmí a chrání mláďata jiných samic a často se zřeknou reprodukce, buď dočasně, jako u většiny kooperativních chovných ptáků a savců, nebo trvale, jako u mnoha eusociálních hmyzu (Lubin & Bilde 2007).

Rodičovská péče u pavouků je maternální, tedy péči o mláďata zajišťuje pouze samičí populace (Yip & Rayor 2014). U sociálních pavouků jsou všechny samičky v kolonii potenciální pečovatelky o mláďata (Lubin & Bilde 2007).

Marques et al. (1998) uvedli i jiné formy pomoci. Velká mláďata druhu *Anelosimus dubiosus* (Keyseling, 1891) krmila mladší jedince. Samice *Anelosimus rupununi* (Levi 1956) shlukovaly vajíčka a o shluky bylo pečováno jedinou samicí. Avilés a Salazar (1999) zjistili, že po dokončení stavby vaječného vaku, ji samice přesunula do shluku vaků a zaujala pozici poblíž nich. Pozorovali několik případů, kdy se samice vzdálila od této předpokládané střežené polohy a byla nahrazena jinou. Shluky vaků byly hlídány s větší pravděpodobností než ty jednotlivé. Toto chování nebylo zaznamenáno u jiných společenských druhů, ačkoli u několika druhů je zjištěno hlídání vajec. Čtyři hnízda od samičky *A. rupununi* obsahují až 3000 potomků.

Není však jasné, jak jsou reprodukční role rozděleny, protože všechny samičky jsou fyziologicky schopné reprodukce, tedy **totipotentní**. Samičky dospívají rozdílným tempem díky stochasticitě nebo konkurenci. To znamená, že některé samičky nejsou sexuálně dospělé, když jsou samci blízko nich. Existují studie o druzích rodu *Stegodyphus*, kde jsou uvedeny rozdíly mezi jednotlivci v koloniálních úkolech, jako je péče o vaječné vaky a predace. Experimentálně se ukázalo, že subsociální nepářené samice *S. lineatus* a dokonce i oplodněné samice, které dosud neplodily mláďata, se o mláďata jiné samice nestarají. Tím pádem vlastnosti mateřské péče jsou jednoznačně adaptací získanou během sociálního života (Grinsted & Lubin 2019).

11.2.1 Regurgitace

Nejvyšší organizace v péči o potomstvo se vyvinula u několika druhů mezi **snovačkovitými** (Theridiidae) a **stepníkovitými** (Eresidae). Matka krmí svá mláďata z úst do úst speciální látkou, kterou regurgituje (viz obrázek 10). Tento druh přenosu potravy je dobře známý u včel, mravenců a termitů, ale u pavouků je extrémně vzácný. Regurgitát se skládá ze

směsi natrávené potravy a vlastních intestinálních buněk matky, které jsou v procesu rozkladu. Matka poskytuje mláďatům regurgitát v podobě kapiček, které mláďata z jejích úst pijí (Foelix 2011).

Lubin (2015) uvádí, že když se líhnou mláďata, samice *Stegodyphus lineatus*, přestanou opravovat své lepkavé záchytné pavučiny, protože se již nebudou živit. Kapalina, která se regurgituje potomkům, se získává pouze z natrávených živin uložených v divertiklu středního střeva a dalších tkáních v břiše. Což naznačuje pro tyto pavouky jednosměrnou uličku. Jakmile začne proces rozkladu tkání, jedinou možností samičky je pokračovat v matrifágii.

Je velká pravděpodobnost, že regurgitace představuje první krok ve vývoji sociálního života. Tento způsob krmení vyžaduje nejen těsný kontakt, ale také toleranci a spolupráci mezi jedinci (Foelix 2011).

Obrázek 10 – Samička *Stegodyphus lineatus* během regurgitace pro svá mláďata, která se shlukují kolem jejích úst (Autor: Mor Salomon).
(https://entomologytoday.org/2015/03/27/arachnid-matriphagy-these-spider-mothers-literally-die-for-their-young/)

11.2.2 Alomaternální péče

Aloparentální péče, neboli péče o potomky ostatních, je klíčovým aspektem společenstva u mnoha skupin zvířat (Samuk & Avilés 2013). Tento druh péče se týká střežení několika vaječných vaků od různých samiček nebo také krmení mladých pavouků od jiných matek (Foelix 2011).

Alomaternální péče byla dosud jednoznačně prokázána u *A. eximius* a *S. dumicola* (Lubin & Bilde 2007). Junghanns et al. (2017) uvádí, že velká část samic (až 80 %) se nepáří – tzv. **pomocnice** neboli **alomatky** (Junghanss et al. 2019). Jejich zapojení do alomaternální péče zvýšuje růst a přežití potomků v hnízdě. U solitérního *S. lineatus* bylo odhaleno pomocí cross-fosteringu, že nereprodukující se samice nepřijímají a nestarají se o vyměněného potomka. Na rozdíl *S. dumicola* se zapojují do všech aspektů alomaternální péče (Junghanns et al. 2019).

U *S. dumicola* byla dokonce pozorována „**alo-matrifágie**“, což znamená, že mladí pavouci jedli pavouky, kteří nebyli jejich matkou (Salomon & Lubin 2007).

11.2.3 Matrifágie

Extrémní forma péče o potomky se vyskytuje u některých subsociálních pavouků, kde je tělo matky konzumováno mladými pavouky (Foelix 2011). Matrifágie je známá pod sebevražednou mateřskou péčí, protože matka se nepokouší uniknout svému osudu (Lubin 2015).

Grinsted a Lubin (2019) uvádí, že všichni jedinci rodu *Stegodyphus* vykazují mateřskou péči v podobě matrifágie. Výhodou pro potomky je mnohem rychlejší přibývání na váze (Foelix 2011). Salomon a Lubin (2007) srovnávali růst *S. dumicola* mláďat z jednoho potomstva v experimentálních hnízdech obsahujících buď samotnou matku, nebo matku společně se čtyřmi nebo pěti dalšími samičkami (ať už subadultními či dospělými). Zjistili, že mláďata chovaná se skupinou samiček přežila lépe a zvýšila se jejich tělesná hmotnost více než u mláďat, která byla vychována jedinou samičkou. Mláďata získávají potravu jak od pomocníků regurgitací, tak i později krmením na pomocnících (gerontofágie) i jejich matce.

Extrémní případ nákladné reprodukce se vyskytuje u pavouka *Stegodyphus lineatus*, jelikož má samička během celého svého života mláďata pouze jednou. Její potomci potřebují pomoc od matky, aby opustili svůj hedvábný vaječný vak. Bez péče o matku by zemřeli. Matka krmí svá mláďata regurgitací. Poté asi po dvou týdnech mláďata odmění její úsilí tím, že ji usmrtí a úplně spotřebují, dokud po ní nezbude jen prázdný exoskeleton (viz obrázek 11) (Lubin 2015). Předpokládá se, že matrifagie usnadňuje vývoj sociálního chování snížením kanibalismu mezi sourozenci (Foelix 2011).

Obrázek 11 – Samička *Stegodyphus lineatus* po matrifágii obklopená svými mláďaty. Z matky zůstal jen prázdný exoskeleton. (Autor: Mor Salomon) (https://entomologytoday.org/2015/03/27/arachnid-matriphagy-these-spider-mothers-literally-die-for-their-young/)

11.3 Konkurence

Konflikt a soutěž o omezené zdroje budou vždy existovat, pokud zvířata žijí ve skupinách. To platí zejména pro bezobratlé, kteří mají sklon produkovat velké množství potomků. Někteří subsociální pavouci skutečně mohou naklást několik stovek vajec. Pravděpodobně kolonie pavouků s více reprodukujícími samicemi by nebyla schopná udržet velké množství potomků. Konkurence o jídlo a reprodukci se bude zvyšovat s přibývající velikostí kolonie. Sociální pavouci tento problém vyřešili investováním kvalitou nad kvantitou v rámci potomků. Sociální *Anelosimus* a *Stegodyphus* klade podstatně větší vejce, za to menší počet, než příbuzné subsociální druhy. Průměrný počet vajec na vaky se pohybuje od 29 do 74 kusů u společenských druhů ve srovnání s 92–487 kusů u subsociálních druhů. Toto zjištění podporuje hypotézu, že mateřská péče zlepšuje přežití potomků do takové míry, že tento výběr může upřednostňovat investici do životaschopných potomků vůči velkému množství mláďat (Grinsted & Lubin 2019)

Konflikt uvnitř skupiny může snížit výhody skupinového života, zejména pro malé jedince. Během vytváření hnízda koloniální pavouci často interagují agresivně třepáním na pavučinu při přístupu dalšího jedince a následné vyhnání vetřelce z pavučinového prostoru. Agresivní interakce během stavby hnízda *Metabus gravidus* (Nentwig, 1993) na Kostarice vedou k rozestupu jednotlivců v kolonii tak, že větší jedinci zaujímají své oblíbené stanoviště, zatímco menší se buď přesunou na méně výhodná místa, nebo riskují ztrátu své kořisti (Grinsted & Lubin 2019).

11.4 Sdílení kořisti

Skupinové hledání potravy a sdílení kořisti se vyskytuje u všech druhů sociálních pavouků (viz obrázek 12) (Lubin & Bilde 2007).

Australští pavouci se sociální povahou, *Diaea socialis* a *Diaea megagyna*, kteří nevytvářejí pavučiny, se živí individuálně, zatímco *Delena cancerides* (Walckenaer, 1837) žijící ve skupině, spolupracují při lovení kořisti. Při skupinovém lovu mohou pavouci ulovit větší kořist a ušetřit tak náklady na výrobu vlákna na jedince (Lubin & Bilde 2007).

Lov kořisti u *A. consociata* je také společný (Nentwig 1985). Když kořist padne na povrch listu, její pohyby přitahují pozornost všech pavouků v okolí. Je-li kořist malá (méně než 1 cm), pouze jeden dospělý pavouk uloví oběť, kousne ji a odnese na společné útočiště. Poté začne skutečné krmení a účastní se na něm tolik dalších pavouků, kolik dokáže najít místo na kořisti. Pokud větší kořist narazila do pavučiny, zaútočí na něj několik pavouků. Někteří se pevně drží

nohou nebo křídel, zatímco jiní šplhají po zádech oběti a jedovatě kořist kousnou. Po celou dobu lovu a krmení se agresivita nikdy neprojevuje (Foelix 2011).

U několika společenských druhů (*Anelosimus eximius, Agelena consociata, Stegodyphus mimosarum* (Pavesi, 1883)) byly zaznamenány spory o přístup ke kořisti (Lubin & Bilde 2007). Druhy *Stegodyphus* také loví a krmí se společně, ale ne tak ambiciózně, jak se může na první pohled zdát. Přeprava velké kořisti není ve skutečnosti dobře koordinovaná, ale spíše probíhá formou přetahování několika jedinců, což nakonec může končit ústupem některých jedinců. Podobně je na tom i krmení, které je provázeno konflikty zahrnujícími vzájemné kopání nohou a dominancí větších pavouků (Foelix 2011). *S. mimosarum* při lovu přemýšlejí a zbytečně neriskují. Pokud je kořist menší, kousnou ji přímo do těla, ale pokud je příliš velká a potenciálně nebezpečná, kousnou ji do končetin a okrajových částí těla. Když je kořist usmrcena, tak ji společně vtáhnou do bezpečí hnízda, kde se krmí a o potravu dělí s ostatními. Pavouci, kteří se účastní lovu, paralyzují kořist kousnutím hned při prvním kontaktu. Ti, kteří se přidají k lovu později, se snaží svůj účinný jed ušetřit, pokud je již kořist dostatečně paralyzována a další plýtvání drahocenným jedem není nutné (Ward & Enders 1985).

Obrázek 12- Společný lov *S. mimosarum* velkého zlatohlávka, který svojí velikostí dominuje oproti pavoukům (Autor: S. Korenko).

11.5 Komunikace

Prostředí pavučiny hraje důležitou roli v rozeznání druhové příslušnosti a ve vzájemné komunikaci mezi jedinci, a to díky vibraci vláken. Jistě není náhodou, že v čeledích, které mají jasně ohraničené sítě (například kruhové sítě u křižáků), vznikla socialita teritoriální. Naopak nepravidelné trojrozměrné sítě snovaček jsou jakoby „stvořeny“ pro splynutí v jeden velký celek neteritoriální komunity (Buskirk 1981). Jsou známy případy, kdy se hedvábí používá jako

prostředek ke spojení či zabezpečení hnízd, avšak chycení kořisti je zcela nezávislé na pavučině (Aviles 1997).

Kvazisociálním pavoukem, který se obejde bez sítí, je maloočka *Delena cancerides*. Komunikaci prostřednictvím vibrací pavučiny zde nahradil vzájemný kontakt končetinami mezi jedinci (Rowell & Avilés 1995). Tito pavouci, žijící pod odchlíplou kůrou, tak vytvářejí jakousi živou síť (Forman & Král 2010). Další z pavouků, kteří žijí mimo pavučinu, jsou druhy z rodu *Diaea.* Struktura jejich hnízda poskytuje substrát pro přenos vibrací (Aviles 1997).

Chemické látky (feromony) pomáhají pavoukům rozpoznat své členy. Feromonové signály nejsou zjevně příliš konkrétní, protože je možné vyměnit pavouky z různých komunit bez vyvolání agresivních reakcí. Například solitérní *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757) může pokojně zalézt do sítě sociální *Agelena consociata.* Populace *Stegodyphus (S. mimosarum, S. dumicola)* se mohou mísit mezi sebou (Foelix 2011).

12 Benefity společenstva

Život ve společenstvu je spjat s množstvím výhod, jednou z nejvýraznějších je spolupráce při lovu. Společný lov umožňuje ulovení větší kořisti (Nentwig 1985). Pavouci spolupracují, aby chytili mnohem větší kořist, než by dokázali sami (Jackson 2007).

Nelze opomenout také energetickou náročnost stavby sítě, která klade menší zátěž na jedince úměrně růstu počtu jedinců v kolonii, což se zdá být klíčové například pro přežívání kolonií pokoutníků *Agelena consociata.* V období dešťů, kdy je síť nejvíce mechanicky poškozována, dochází k extinkcím kolonií *A. consociata*, jež nemají dostatečný počet jedinců na opravu pavučiny (Riechert 1985). Avilés & Tufiño (1998) uvádí, že tyto a jistě i další faktory vedou k tomu, že fitness jedince je vyšší u větších kolonií. Kolonie jsou také více schopné přežít obléhání od mravenců, než solitérní pavouci v osamělé síti. Skupinový život pomáhá zajistit, aby alespoň někteří členové kolonie takové útoky přežili a mohli dál plodit nebo poskytovat péči osiřelým pavoukům (Pruitt & Avilés 2018). V hnízdě bývá z tohoto důvodu přítomno více samiček. Tento model závisí na reprodukční aktivitě samičky, která musí přežít, dokud se neosamostatní mláďata. Pokud během altriciálního období zemře matka, její mláďata vychovává jiná samička z hnízda. V případě dlouhých altriciálních období je tento druh péče výhodou skupinového života (Lubin & Bilde 2007).

Další výhoda v koloniích je, že příjem potravy se stává spolehlivějším a předvídatelnějším. Konkrétně v odchylce míry příjmu potravy, kdy u pavouků ve skupinách může být nižší nebo se zmenšovat s rostoucí kolonií (Grinsted & Lubin 2019).

Sociální pavouci skýtají též nemalý potenciál k praktickému využití lidmi. Větve s částmi kolonií cedivečky *Mallos gregalis* (Dyctinidae), kterou Mexičané ze státu Guadalajara nazývají el mosquero, se používají v domácnostech jako mucholapky. Organizace podporující ekologické zemědělství v Indii v současnosti s úspěchem využívají tamního sociálního stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Karsch, 1892) jako náhradu insekticidů. Bylo také pozorováno, že afričtí jestřábi používají sítě stepníků rodu *Stegodyphus* ke stavbě svých hnízd (Forman & Král 2010).

13 Důsledky společenstva

Mezi hlavní důsledky společenstva patří: zvýšená homozygotnost či ztráta heterozygotů z důvodu inbreedingu a konkurencí mezi příbuznými o jídlo a reprodukci (Lubin & Bilde 2007).

Jakson (2007) uvádí, že pokud kolonie překročí prahovou velikost, individuální reprodukční úspěch klesá díky konkurenci o omezené množství potravy.

13.1 Inbreeding

Pozdější migrace potomků v natálním hnízdě vede k vytvoření geneticky stejné skupiny. U sociálních pavouků je vedena do extrémů, kde eliminace rozmnožování jedinců vede k páření mezi členy skupiny – inbreedingu (Lubin & Bilde 2007). Příbuzenské křížení podporuje evoluci sociality snížením genotypové variability kolonie. Na druhé straně však přináší sociálním pavoukům velké komplikace. Nízká genotypová variabilita má za následek zhoršenou odpověď na změny prostředí (Forman & Král 2010).

Potomci blízkých příbuzných trpí **inbrední depresí** – sníženou kondicí v důsledku heterózy a projevem škodlivých recesivních alel zděděných po obou rodičích. Většina společenských organismů se vyhýbá příbuzenské plemenitbě. Inbreeding je podle názoru některých výzkumníků to, co dělá z pavoučího společenstva „evoluční slepou uličku“ (Agnarsson et al. 2007; Jackson 2007)

Přechod k pravidelné příbuzenské plemenitbě vedl k extrémně rozdělené populaci skládající se z inbredních linií (Grinsted & Lubin 2019). V případě *Anelosimus eximius* jsou vyhynutí místních kolonií běžná a postihují 20-70 % kolonií za generaci. Heterozygotnost vyplývající z inbreedingu zvyšuje zranitelnost vůči patogenům a parazitům (Jackson 2007).

13.1.1 Genetická variabilita

Kombinace vychýleného poměru pohlaví, reprodukčního zkosení a inbreedingu vede ke zvýšenému genetickému driftu, který způsobuje velmi nízkou úroveň genetické rozmanitosti v pavoučích populacích (Busck et al. 2020). V kolonii degenerované překřížením chybějí geneticky odlišní jedinci odolní vůči nepříznivým vlivům prostředí. Případné infekce pak mají fatální následky. U stepníků (*Stegodyphus)* bývají například běžné plísně kompaktních částí hnízd, v nichž bývá uskladněna ulovená potrava. Základní strategií, jak zabezpečit pokračování rodu, je vyslat co nejdříve posly, kteří budou šířit geny kolonie, tedy spářené samice. Ideální je migrace samic co možná nejdál od mateřské kolonie, která by mohla být zdrojem infekce (Forman & Král 2010).

Odhadované genetické rozmanitosti u rodu *Stegodyphus* u všech tří sociálních druhů byly mimořádně nízké – dokonce nižší, než uvádějí odhady reliktních populací ohrožených druhů. Genetická diverzita na úrovni druhů byla u sociálních druhů 5-8x nižší než u jejich subsociálních sesterských druhů a heterozygotnost a diverzita v populacích byly 6–10x nižší v sociální oblasti než u subsociálních druhů. Tato zjištění potvrzují, že sociální pavouci mají malý tok genů mezi populacemi a naznačují vysoký obrat linie, která postupem času vyčerpá druhovou rozmanitost. Takový nedostatek genetické variability omezuje schopnost sociálních pavouků přizpůsobit se novému prostředí a jejich evoluční potenciál (Grinsted & Lubin 2019).

14 Migrace pavouků

Šíření pavouků provádějí oplodněné samice. Může docházet ke štěpení hnízda, kdy jedna či více samic opustí své stanoviště, aby založily nové hnízdo poblíž (Busck et al. 2020).

Nejlepší možností migrace pavouků na dlouhé vzdálenosti je cesta vzduchem na pavučinovém vlákně – **ballooning** (Forman & Král 2010). Je to běžná metoda šíření pavouků, díky které mohou překonávat vzdálenosti od metru až přes kilometry (Herberstein 2011).

U drobných druhů to není problém, ale dospělé samice stepníků rodu *Stegodyphus* mohou měřit téměř 2 cm. Přesný mechanismus vzletu se nadále studuje – svou roli patrně hrají silné stoupavé proudy, které se v afrických savanách vyskytují (Forman & Král 2010). Tvar pavučiny používaný k letu, který se strukturou podobá vzduchoplaveckému balónu, vytváří trojúhelníkový list (na délku a šířku 1 m) (Foelix 2011). Ke vzletu stepníků (*Stegodyphus)*

patrně slouží i vlákna přídatného snovacího zařízení – kribela, schopného vyprodukovat v jediném okamžiku množství velmi jemných vláken (viz obrázek 13) (Forman & Král 2010).

Přínosy zpožděné migrace jedinců jsou: snížené výdaje na pohyblivost, predaci, tvorbu vlákna, hledání vhodného stanoviště, ale také vyhýbání se konkurenci s nepříbuznými jedinci (Lubin & Bilde 2007).

Obrázek 13- Dospělí jedinci *Stegodyphus dumicola* těsně před vzletem (Foelix 2011).

15 Závěr

Tato práce odkrývá fakt, že i když se pavouci zdají jako samotáři, mohou svým způsobem života velmi překvapit. Evoluce sociality u původně solitérních pavouků se vyvinula několikrát po sobě. Vzniku sociality předcházela subsocialita, která se vyvinula prodloužením mateřské péče. Jak již víme z výše uvedených kapitol, existuje klasifikace, která sociální pavouky rozděluje do několika kategorií dle jejich stupně sociality.

Pro vytvoření sociálně stabilní skupiny pavouků je nesmírně důležitá spolupráce. Společné lovení kořisti, stavby pavučiny či mateřská péče je na vysoké úrovni. Je až pozoruhodné, jaké podobnosti s lidskou společností se v říši pavouků mohou najít. V bakalářské práci je zmíněna mateřská péče pavouků. Je zřejmé, že pro přežití svého druhu udělají cokoliv, ať se jedná o své či cizí potomky. Matrifágie s regurgitací jsou jedny z velmi silných stránek jejich sociální povahy.

Tyto pozitivní stránky pavoučí sociality převažují, avšak důsledky sociality mívají většinou nepříznivý konec. Inbreeding je u pavouků jedna velká evoluční slepá ulička, protože v živočišné říši, kde se socialita vyskytuje, není běžné příbuzenské křížení.

Obrovským fenoménem u sociálně žijících pavouků je jednoznačně vychýlený poměr pohlaví, kdy v hnízdě převažuje samičí populace. Tento fenomén je stále velmi studovaný a je považován za biologickou záhadu u sociálních pavouků.

16 Literatura

Andreska J, Hanel L. 2009. Vybrané kapitoly z autekologie a demekologie živočichů. Univerzita Karlova, Praha.

Agnarsson I, Avilés L, Coddington JA, Maddison WP. 2007. Sociality in Theridiid spiders: Repeated origins of an evolutionary dead end. Evolution **60**: 2342-2351.

Avilés L. 1993. Interdemic selection and the sex ratio: a social spider perspective. American Naturalist **142**: 320-345.

Avilés L. 1994. Social behavior in a web building lynx spider, Tapinillus sp. (Araneae: Oxyopidae). Biological Journal of the Linnean Society **51**: 163-176.

Avilés L, Salazar P. 1999. Notes on the social structure, life cycle, and behavior of Anelosimus rupununi. Journal of Arachnology **27**: 497–502.

Avilés L, Tufiño P. 1998. Colony size and individual fitness in the social spider Anelosimus eximius. American Naturalist. **152**: 403-418.

Avilés L. 1997. Causes and consequenses of cooperation and permanent-sociality in spiders. Pages 476-498 in Choe JC, Crespi BJ, editors. The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids. Cambridge University Press, Cambridge.

Bacon JP, Grinsted L. 2014. Animal Behaviour: Task Differentiation by Personality in Spider Groups. Current Biology **24**: 749-751.

Barnes RD. 1987. The Invertebrate Zoology. Saunders College Publishing, Philadelphia.

Bilde T, Lubin Y. 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. Advances in the Study of Behavior **37**: 83-145.

Busck MM, Settepani V, Bechsgaard J, Lund MB, Billde T, Schramm A. 2020. Microbiomes and Specific Symbionts of Social Spiders: Compositional Patterns in Host

Species, Populations, and Nests. Frontiers in Microbiology **11** (e1845) DOI: 10.3389/fmicb.2020.01845.

Buskirk R. 1981. Sociality in the Arachnida. Pages 282-367 in Hermann HR, editor. Social insects. Academic Press, New York.

Cocroft RB. 2001. Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects. American Zoologist **41**: 1215-1221.

Coddington JA, Levi HW. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). Annual Review of Ecology and Systematics **22**: 565-92.

Costa JT. 2006. The Other Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge.

Eberhard W, Gonzaga MO. 2019. Evidence that Polysphincta-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. Biological Journal of the Linnean Society **127**: 429-471.

Foelix RF. 1996. Biology of Spiders: Third edition. Oxford University Press Inc, Oxford.

Foelix RF. 2011. Biology of Spiders: Third edition. Oxford University Press Inc, Oxford.

Forman M, Král J. 2010_A. Úvod do biologie sociálních pavouků. Živa **58**: 74-77.

Forman M, Král J. 2010_B. Změny v organizaci genomu a vznik sociality u bezobratlých. Živa **58**: 128–130.

Fournier PF, Straus S, Sharpe R, Avilés L. 2019. Behavioural modification of a social spider by a parazitoid. Ecological Entomology **44**: 157-162.

Grinsted L. Lubin, Y. 2019. Spiders: Evolution of Group Living and Social Behavior. Pages 632-640 in Choe JC, editor. Encyclopedia of Animal Behavior 2nd edition. Academic Press.

Hamilton WD. 1964. The Genetical Evolution of Social Behaviour. Journal of Theoretical Biology **7**: 1-16.

Herberstein ME. 2011. Spider behaviour: Flexibility and Versatility. Cambridge University Press, Cambridge.

Hölldobler B, Wilson EO. 2009. The Superorganism: The Beauty, Elegance and Stangeness of Insect Societies. W. W. Norton & Company, New York.

Jackson DE. 2007. Social spiders. Current Biology **16**: 650-652.

Junghanns A, Holm Ch, Schoub MF, Sørensen AB, Uhl G, Bilde T. 2017. Extreme allomaternal care and unequal task participation by unmated females in a cooperatively breeding spider. Animal Behaviour **132**: 101-107.

Junghanns A, Holm Ch, Schoub MF, Overgaard J, Malte H, Uhl G, Bilde T. 2019. Physiological Adaptations to Extreme Maternal and Allomaternal Care in Spiders. Frontiers in Ecology and Evolution **7** (e305) DOI: 10.3389/fevo.2019.00305.

Kullmann EJ. 1972. Evolution of Social Behavior in Spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). American Zoologist **12**: 419-426.

Lubin Y. 2015. Entomology Today. Dostupné z https://entomologytoday.org/2015/03/27/arachnid-matriphagy-these-spider-mothers-literally-die-for-their-young/ (přístup březen 2021).

Marques ESA, Vasconcellos-Netto J, de Mello MB. 1998. Life history and social behavior of Anelosimus jabaquara and Anelosimus dubiosus (Araneae, Theridiidae). The Journal of Arachnology **26**: 227–237.

Nentwig W, Blick T, Bosmans R, Gloor D, Hänggi A, Kropf C. 2021. Spiders of Europe. Version 05. 2021. Dostupné z https://www.araneae.nmbe.ch (přístup květen 2021).

Nentwig W. 1985. Social spiders catch larger pray: a study of Anelosimus eximius (Araneae: Theridiidae). Behavioral Ecology and Sociobiology **17**: 79-85.

Pruitt JN, Avilés L. 2018. Social spiders: mildly successful social animals with much untapped research potential. Animal Behaviour **143**: 155-165.

Prokop, R.1989. Zkamenělý svět. Práce, Praha.

Riechert SE. 1985. Why do some spiders cooperate? Agelena consociata, a case study. Florida Entomologist **68**: 105-116.

Resh VH, Cardé RT. 2003. Encyclopedia of Insects. Academic Press, Amsterdam.

Rowell DM, Avilés L. 1995. Sociality in an Australian huntsman spider, Delena cancerides (Araneae: Sparassidae). Insectes Sociaux **42**: 287-302.

Salomon M, Lubin Y. 2007. Cooperative breeding increases reproductive success in the social spider Stegodyphus dumicola (Araneae, Eresidae). Behavioral Ecology and Sociobiology **61**: 1743-1750.

Samuk K, Avilés L. 2013 Indiscriminate care of offspring predates the evolution of sociality in alloparenting social spiders. Behavioral Ecology and Sociobiology **67**: 1275-1284.

Settepani V, Grinsted L, Granfeldt J, Jense JL, Bilde T. 2012. Task specialization in two social spiders, Stegodyphus sarasinorum (Eresidae) and Anelosimus eximius (Theridiidae). Journal of Evolutionary Biology **26**: 51-62.

Settepani V, Schou MF, Greve M, Grinsted L, Bechsgaard, Bilde T. 2017. Evolution of sociality in spiders leads to depleted genomic diversity at both population and species levels. Molecular Ecology **26**: 4197-4210.

Tautz J. 2008. The Buzz about Bees: biology of a superorganism. Springer Nature, Berlin.

Tong Ch, Najm GM, Pinter-Wollman N, Pruitt JN, Linksvayer TA. 2020. Comparative Genomics Identifies Putative Signatures of Sociality in Spiders. Genome Biology and Evolution **12**: 122-133.

Turner JS. 2016. Semiotics of a Superorganism. Biosemiotics **9**: 94-102.

Ward PI, Enders MM. 1985. Conflict and Cooperation in the Group Feeding of the Social Spider Stegodyphus mimosarum. Behaviour **94**: 167-182.

Wickler W, Seibt U. 1988. Two species of Stegodyphus spiders as solitary parasites in social S. dumicola colonies (Araneida, Eresidae). Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF) **30**: 311-317.

Wilson EO. 1971. The Insect Societies. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, Cambridge.

Wilson EO, Hölldobler B. 2005. Eusociality: Origin and consequences. Proceedings of the National Academy of Sciences **102**: 13367-13371

World Spider Catalog. 2021. World Spider Catalog. Version 22.0. Natural History Museum, Bern. Dostupné z http://wsc.nmbe.ch (přístup duben 2021).

Yip EC, Rayor LS. 2014. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. Biological Reviews **89**: 427–449.