



Martin Forman, Jiří Král

Úvod do biologie sociálních pavouků

Při představě početné kolonie pavouků se někteří lidé otřesou a jiní alespoň podiví – vždyť pavouci jsou přece pověstní svým samotářstvím, vzájemnou agresivitou a sklony ke kanibalismu. Co by to však bylo za biologické pravidlo, kdyby z něj neexistovala výjimka. Krátkodobé soužití mláďat křížáků a snovaček zaujalo již Ch. Darwina. Několik druhů pavouků skutečně dokáže vytvářet velké kolonie a dlouhodobě v nich spolupracovat.

Sociální chování u pavoukoců

Mnozí pavoukocvi (třída *Arachnida* zastřešující pavouky a další řády) jsou opravdu nelítostní predátoři a příležitostní kanibalové. Přesto se u nich mohou objevit důvody pro potlačení přirozené agresivity. Dočasné agregace sekáčů (*Opiliona*), např. v době hibernace, někdy zahrnují i desítky tisíc jedinců. V chumlu dlouhých propletených končetin sekáči lépe udržují vhodné mikroklima – pro tyto pavoukocve je klíčová zejména vlhkost. Agregace sekáčů mohou mít také obrannou funkci – bývají i vícedruhové, přičemž některé druhy využívají schopnosti jiných produkovat obranné výměšky. Z dalších pavoukoců byly sociální interakce pozorovány např. u některých kraboců (*Amblipygi*), u nichž se dokonce nedávno prokázalo, že dokáží rozpoznat matku, u štírů (*Scorpiones*), kdy pralesní druhy jsou vesměs tolerantnější než druhy pouštní,

a štírků (*Pseudoscorpiones*). Kupodivu i drobné a zdánlivě jednoduché organismy jako roztoči dovedou vzájemně kooperovat. Např. společenstva svilušek (*Tetranychidae*) společně čistí a brání hnízdo, u některých druhů mohou mít tyto skupiny dokonce strukturu harému.

Samotní pavouci (*Araneae*) vykazují různé úrovně soužití od nahlučení sítí po společnou péči o potomstvo v mnohageneračních koloniích. 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 (tab. 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. V prvním případě jde o kolonie dočasné, tvořené potomky jedné samice, a pavouci je v průběhu dospívání opouštějí. V druhém případě žijí pavouci v kolonii po více generací. U teritoriálních sociálních druhů si každý jedinec zachovává svou vlastní síť. Pospolitost vzniká nahlučením jednotlivých sítí na výhodných stanovištích kvůli 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 přísně vymezena a překročení hranic vede ke konfliktům. Dále se budeme zabývat hlavně neteritoriálními sociálními pavouky tvořícími společné kolonie, v nichž dochází ke vzájemnému kontaktu a spolupráci jedinců. Následující řádky budou tedy pojednávat o pavoucích s trvalým typem neteritoriální sociality (dále jen sociální pavouci), u kterých dosáhlo vzájemné soužití vrcholu, a o jejich neteritoriálních příbuzných s periodickou socialitou (dále jen subsociální pavouci).

Jak vyplývá z předchozích definic, životní cyklus subsociálních druhů zahrnuje různě dlouhé období spolupráce, které však končí nejpozději dosažením pohlavní dospělosti. Tehdy také dojde k ukončení společného soužití, odrostlí jedinci migrují z kolonie, žijí samostatně a nebrání se kanibalismu. Kolonie subsociálních pavouků tedy nejsou několikagenerační a mezi příbuznými nedochází ve zvýšené míře k příbuzenskému křížení (inbreedingu), což jsou hlavní vlastnosti, které je odlišují od jejich sociálních příbuzných.

Hranice pro to, co lze již považovat za subsociální chování, je neostrá – subsocialita ve své podstatě totiž spočívá v prodloužení mateřské péče a doby tolerance mezi sourozenci. Kolonie tvoří matka a její





1 Hnízda sociálního stepníka *Stegodyphus dumicola* v přírodě (Namibie). Kompaktní části jsou využívány jako úkryt a skladiště potravy, vlákna vybihající z hnízda slouží k lovu kořisti.

2 Australská sociální maloočka *Delena cancerides*, samice s mláďaty v pátém svleku. Foto L. S. Rayor

potomci. Matka o svá mláďata často pečuje, loví jim kořist a dodává jim z ústního otvoru kapky natrávené potravy (regurgitace). U australských běžníků rodu *Diaea* může dokonce vylepšovat jídelníček mláďat neoplozenými vajíčky. Mladí subsociální pavouci společně loví, přičemž jednou z prvních kořistí bývá jejich vlastní matka, která tak přinese pro zdar svých potomků (přenašečů svých genů) oběť nejvyšší. Matrifagie (pozření matky) je běžná i u sociálních druhů. Subsociálnita je chápána jako evoluční předstupeň permanentní sociality. Pokud byla studována fylogeneze sociálních skupin, došlo se ve všech případech k závěrům, že sociálním druhům předcházely druhy subsociální (Agnarsson a kol. 2007, Johannesen a kol. 2007).

Nejpozoruhodnější jsou životní projevy sociálních druhů. Z více než 41 000 známých druhů pavouků vykazuje toto chování jen nepatrný počet. Sociální pavouky lze nalézt pouze v teplých oblastech. Ke vzniku sociality došlo u několika čeledí nezávisle na sobě. Známe okolo 20 druhů sociálních pavouků, kteří náležejí do 7 dosti nepřibuzných čeledí (viz tab. 2). V několika případech vznikla socialita opakovaně v rámci jediné čeledi v průběhu evoluce. Příkladem může být čtvrtá nejpočetnější pavoučí čeleď – minimálně 7× u snovačkovitých (*Theridiidae*), a to ve čtyřech rodech.

Pavučina vztahů

Pod sociálními bezobratlými si člověk nejspíše představí společenstva blanokřídlých (mravenců, včel a vos) či všekazů (termitů). I když mohou početné kolonie sociálních pavouků působit podobným dojmem, je nutno upozornit na několik důležitých rozdílů. Především v pavoučích koloniích neexistuje královna a sterilní dělnice, které o ni pečují. Všichni jedinci mají potenciální schopnost reprodukce. Mezi pavouky dále neexistují žádné morfologicky rozrůzněné kasty. Všichni jedinci v kolonii vykonávají stejné činnosti, nebyla zaznamenána žádná dělba práce. Tím nespĺňují jednu z podmínek eusociality (tedy nepokročilejšího sociálního chování u blanokřídlého hmyzu a všekazů), jak ji definoval výše zmíněný E. O. Wilson (1971). Je tedy správnější považovat sociální pavouky za kvazisociální živočichy, vyznačující se společnou péčí o potomstvo v mnohageneračních koloniích bez přítomnosti kast.

Sociální pavouci přitahovali vždy pozornost vědců. Biologie některých sociálních druhů je proto celkem dobře prostudována, což bývá u bezobratlých spíše výjimkou. Stále jsou však objeveny nové druhy (nejnověji dosud nepopsaný druh z čeledi temnomilovitých – *Nesticidae*). Nejpočetnější kolonie sociálních pavouků dosahují několika desítek tisíc jedinců



Tab. 1 Klasifikace sociálního chování u pavouků. Upraveno podle: E. O. Wilson (1971) a L. Avilés (1997)

Typ sociality		Synonymum	Společné hnízdo	Soužití po více generací
teritoriální	periodická	subsociální, koloniální	ne	ne
	permanentní	koloniální	ne	ano
neteritoriální	periodická	subsociální	ano	ne
	permanentní	kvazisociální, zkráceně též sociální	ano	ano

(cedivečka *Mallos gregalis* až 20 tisíc, snovačka *Anelosimus eximius* až 50 tisíc). Naproti tomu kolonie většiny ostatních druhů jsou menší, řádově jde o stovky jedinců, jako např. u stepníků rodu *Stegodyphus*. Velké kolonie nelze v přírodě přehlédnout, pavučinou může být obaleno i několik stromů nebo keřů. Vždy jsou však nalézáni i soliterně žijící jedinci; nejčastěji dospělé oplodněné samice. Ty zakládají novou kolonii, jejich potomci tvoří základ pro budoucí „pavoučí stát“. Další možností vzniku nové kolonie je rozpad té původní a hromadná migrace množství jedinců nebo přenos části kolonie na těle většího zvířete.

Při vzniku sociality hrála důležitou roli také schopnost pavouků tvořit sítě. Pavouci produkují několik typů pavučinových vláken, která používají k nejrůznějším účelům, např. k budování úkrytů, stavbě kokonů pro vajíčka, lovu kořisti a mnoha dalším. Jistě není náhodou, že v čeledích, jejichž sítě jsou jasně ohraničeny (jako např. kruhové sítě u křížáků), vznikla socialita teritoriálního typu. Napak nepravidelné trojrozměrné sítě snovaček jsou jako by stvořeny pro splynutí v jeden velký celek neteritoriální komunity. Prostředí pavučiny hraje díky vibraci vláken důležitou roli při vzájemné komunikaci mezi jedinci. U čeledí, které si většinou sítě k lovu nebudují a jejichž zástupci se pohybují volně, došlo ke vzniku sociality jen u zástupců se sítěmi, jako

u paslídáků (*Oxyopidae*) rodu *Tapinillus* nebo u již zmiňovaných subsociálních běžníků rodu *Diaea*, kteří si předou jako jediní ze své čeledi pavučinová hnízda. Jediným sociálním pavoukem, jenž se obejde bez sítí, je australská maloočka *Delena cancerides*, u níž komunikaci prostřednictvím vibrací pavučiny nahrazuje vzájemný kontakt končetinami mezi jedinci. Tito pavouci, žijící pod odchlíplou kůrou, tak vytvářejí jakousi živou síť (obr. 2).

Kolonie sociálních pavouků, jež jsou domovem mnoha jedinců a zároveň slouží jako skladiště ulovené potravy, přitahují přirozeně pozornost jiných živočichů. Největšími nepřáteli jsou jiní sociální živočichové – mravenci. Bylo také pozorováno, že afričtí jestřábi používají sítě stepníků rodu *Stegodyphus* ke stavbě svých hnízd. Častá je též přítomnost různých druhů hmyzu, které využívají pavučinu jako úkryt a čistí ji od zbytků potravy. Pavoučí kolonie představují lákadlo i pro různé kleptoparazity (zloděje ulovené kořisti), jimiž jsou často jiné druhy pavouků. Nejznámějšími kleptoparazity jsou snovačky rodu *Argyrodes*, které se přizívají na kořisti rozmanitých sociálních i nesociálních druhů pavouků. V hnízdech sociálních stepníků *Stegodyphus mimosarum* (obr. 4) bývá objevenán i jejich subsociální příbuzný *S. africanus*, který se nerozpakuje nejen krást kořist, ale i lovit některé ze svých nedobrovolných hostitelů.





Tab. 2 Seznam neteritoriálních pavouků s permanentním typem sociality (*v kokonech byl zaznamenán poměr pohlaví 1:1; v dospělosti je však vychýlen ve prospěch samic). Upraveno podle: L. Avilés (1990) a I. Agnarsson (2009)

Čeleď	Druh	Velikost kolonie (počet jedinců)	Rozšíření	Poměr pohlaví (% samců)
Cedivečkovití (<i>Dictynidae</i>)	<i>Aebutina binotata</i>	800	Ekvádor, Brazílie	8 %
	<i>Mallos gregalis</i>	20 000	Mexiko	13 %
Maloočkovití (<i>Sparassidae</i>)	<i>Delena cancerides</i>	300	Austrálie, Tasmánie	50 %
Paslídkovití (<i>Oxyopidae</i>)	<i>Tapinillus</i> sp.	700	Ekvádor	50 % *
Pokoutníkovití (<i>Agelenidae</i>)	<i>Agelena consociata</i>	2 000	Gabon	8 %, 13 %
	<i>Agelena republicana</i>	desítky	Gabon	19 %
Snovačkovití (<i>Theridiidae</i>)	<i>Achaearanea disparata</i>	100	Gabon, Pobřeží Slonoviny	?
	<i>Anelosimus domingo</i>	1 000	Amazonie	8 %
	<i>Anelosimus eximius</i>	50 000	Panama až Argentina	9 %
	<i>Anelosimus guacamayos</i>	?	Ekvádor	?
	<i>Anelosimus lorenzo</i>	200	Brazílie a Argentina	?
	<i>Anelosimus oritoyacu</i>	?	Mexiko až Ekvádor	?
	<i>Anelosimus puravida</i>	?	Guatemala až Panama	?
	<i>Anelosimus rupununi</i>	1 000	Trinidad až Brazílie	?
	<i>Parasteatoda vervoorti</i>	stovky	Nová Guinea	0,4 %, 14 %
	<i>Parasteatoda wau</i>	1 800	Nová Guinea	11 %
	<i>Theridion nigroannulatum</i>	4 000	Peru	13 %
	Stepníkovití (<i>Eresidae</i>)	<i>Stegodyphus dumicola</i>	700	stř. a již. Afrika
<i>Stegodyphus mimosarum</i>		400	stř. a již. Afrika, Madagaskar	9,7 %
<i>Stegodyphus sarasinorum</i>		900	Indie, Nepál, Srí Lanka	22 %
Temnomilovití (<i>Nesticidae</i>)	neurčený druh	?	Kolumbie	?

Život ve společenstvu je spjat s množstvím výhod, jednou z nejpatrnějších je spolupráce při lovu kořisti. Společný lov nedávno popsali brněňští arachnologové i u soliterních pavouků mravčíků rodu *Zodarion* (*Zodariidae*), kteří se potravně specializují na mravence (Pekár a kol. 2004). Společný lov umožňuje lapení větší kořisti. Výhodou je i to, že dostatečně velká kořist může být jen obtížně ukradena kleptoparazitem. Pro samostatně působícího zloděje je taková kořist jen obtížně manipulovatelná, navíc ho více jedinců snadněji odežene. Při výčtu výhod společného života nelze opomenout také to, že se úměrně nárůstu počtu jedinců v kolonii zmenšují energetické výdaje na stavbu sítě na jednoho pavouka, což se zdá být klíčové pro přežívání kolonií afrických pokoutníků *Agelena consociata*. U tohoto druhu dochází v období dešťů, kdy je síť nejmíce mechanicky poškozována, k vyhynutí všech kolonií, jež nemají dostatečný počet jedinců, kteří by opravovali pavučinu. Tyto a jistě i další faktory vedou k tomu, že biologická zdatnost jedince je vyšší u obyvatelů větších kolonií.

Stejně jako ostatní pavouci hrají i jejich sociální příbuzní v ekosystémech nepostradatelnou roli predátorů bezobratlých. Sociální pavouci skýtají též nemalý potenciál k praktickému využití lidmi. Větve s částmi kolonií cedivečky *Mallos gregalis* (*Dyctinidae*), kterou Mexičani 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* (viz obr. 5) jako náhradu insekticidů. Naproti tomu na venezuelských plantážích dochází k poklesu produkce, pokud jsou rostliny zahaleny hustou pavučinou snovaček rodu *Anelosimus*.

Dosud největším ekonomickým úspěchem sociálních pavouků byl však bezpochyby zisk více než 80 milionů dolarů, ke kterým pomohlo tvůrcům hororu s příznačným názvem Arachnofobia necelých 400 jedinců sociální maloočky *Delena cancerides* (*Sparassidae*). Na rozdíl od hollywoodských herců tak učinili bez nároku na honorář.

Ve prospěch příbuzných a svých genů

Sociální pavouci jsou tolerantní k migrantům z jiných kolonií. Jedinou výjimkou je výše zmíněná maloočka *D. cancerides*, u níž bylo experimentálně prokázáno, že dokáže odlišit vetřelce od spolubydlících, patrně pomocí pachu specifického pro jednotlivé kolonie. U jiných druhů jsou případné migrace jedinců tolerovány, přichází se normálně začleňují do života kolonie. Jak ale ukazují molekulárně-genetické analýzy, tyto migrace buď nejsou časté, nebo se noví členové neúčastní rozmnožování. Jednotlivé kolonie totiž vykazují vysokou frekvenci příbuzenského křížení, které vede ke snižování genotypové rozmanitosti v rámci kolonie.

Jedno z dogmat současné biologie praví, že jedinci spolu nespolupracují, pokud jim to nepřináší prospěch, konkrétně vyšší počet potomků a tím i maximální přenos vlastních genů. Vlastní geny lze však šířit i pomocí potomků svých příbuzných. Evoluce sociality je dána tlakem příbuzenské selekce (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.

Příbuzenskou selekcí bývá také vysvětlován pozoruhodný fenomén vychýleného poměru pohlaví. Sociální pavouci tvoří na rozdíl od většiny gonochoristů výjimku z tzv. Fischerova principu, který ukazuje, že ideální poměr samců k samicím v populaci je 1:1. U sociálních pavouků bývá výrazně nižší počet samců (obvykle 10–20 % z celkové populace v kolonii). Pokud uvažujeme jako jednotku, na kterou působí přírodní výběr, celou kolonii příbuzných jedinců, je pro zdar kolonie logičtější neplýtvat živinami na produkci většího množství samců, ale dovolit jim pářit se s více samicemi. Pozoruhodné objevy z poslední doby však umožňují vysvětlit vychýlený poměr pohlaví odlišným způsobem. Ne všechny samice po dosažení pohlavní dospělosti kladou vajíčka. Většina z nich je totiž v období, kdy jsou samice pohlavně zralé, kvůli nedostatku živin ještě nedospělé. Poměr rozmnožujících se jedinců se proto ve skutečnosti upraví ve prospěch samců. Vzniká jakási analogie nereprodukujících se dělnic. Tato „pseudokasta“ se však tvoří v důsledku podmínek prostředí až dlouhou dobu po vyhlínutí. Samice, které nestihnou zplodit vlastní potomstvo, svorně brání hnízdo, pečují o potomky svých příbuzných a stejně jako jejich pravé matky se také nechají novou generací pozřít.

Vychýlení poměru pohlaví se nevyskytuje u subsociálních druhů považovaných za evoluční předchůdce sociálních druhů. Přesto bylo i u některých subsociálních pavouků zjištěno. Týká se to tří druhů australských běžníků rodu *Diaea*





(*D. ergandros*, *D. megagyna* a *D. socialis*). V této čeledi není zatím znám žádný druh s permanentní socialitou. Právě pro vychýlený poměr pohlaví jsou tyto běžníci považováni za skupinu, která má největší potenciál ke vzniku pravé sociality a občas bývají k sociálním pavoukům řazeni.

Jak bylo zjištěno pomocí cytogenetických technik, u sociálních pavouků se vychýlený poměr pohlaví ustavuje již v kokonu. Pavouci mají pohlaví určeno 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 dělicích 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.

V mnoha ohledech výjimečná maloočka *Delena cancerides* má jako jediný sociální pavouk poměr samic k samcům 1:1. Molekulární analýzy populací tohoto druhu se navíc prokázalo, že u ní nedochází k výraznému inbreedingu. Pro úplnost uvedme, že amazonští paslídáci rodu *Tapinillus* mají stejně jako ostatní subsociální pavouci kokony s nevychýleným poměrem pohlaví, ale časem v koloniích, pravděpodobně kvůli migraci a vyšší úmrtnosti, výrazně ubývá samců.

Odvrácená strana inbreedingu

Jak jsme si vysvětlili, 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. V kolonii degenerované prokřížením chybějí geneticky odlišní jedinci potenciálně odolní vůči změnám životních podmínek, chorobám a parazitům. Případné infekce pak mají vzhledem ke genetické podobnosti jedinců kolonie fatální následky. U stepníků rodu *Stego-*

dyphus bývají např. běžné plísňe kompaktních částí hnízd, v nichž bývá uskladněna ulovená potrava. Stepníci (nejen sociální) obecně špatně snášejí zaplísnění hnízd. Takové „morové rány“ způsobují rychlý zánik kolonie oslabené inbreedingem, protože zde chybějí imunní jedinci, kteří by zajistili její pokračování (Henschel 1998). Kolonie sociálních pavouků proto trvají jen několik generací.

Základní strategií, jak zabezpečit pokračování rodu, je vyslat co nejdříve posly, kteří budou šířit geny kolonie, tedy spárené samice. Ideální je migrace samic co možná nejdál od mateřské kolonie, jež by mohla být zdrojem infekce. Nejlepší možností migrace pavouků na dlouhé vzdálenosti je cesta vzduchem na pavučinovém vlákně. U drobných druhů to není problém, ale dospělé samice stepníků rodu *Stegodyphus* mohou měřit téměř 2 cm. Někteří badatelé proto pochybovali o možnosti vzletu takového kolosu na pavučinových vlákněch. V r. 2000 však byla učiněna přítrž všem pochybnostem, neboť byl pozorován vzlet několika desítek samic afrického druhu *S. dumicola*. Přesný mecha-

3 Samice subsociálního stepníka *Stegodyphus lineatus* (Izrael)

4 Společný lov stepníků *S. mimosarum*

5 Společné požívání kořisti indickými sociálními stepníky *S. sarasinorum*. Snímky M. Formana, pokud není uvedeno jinak

nismus vzletu se nadále studuje – svou roli patrně hraje silné stoupavé proudy, které se v afrických savanách vyskytují, a tvar pavučiny používané k letu, jež se strukturou podobá vzduchoplaveckému balónu. Ke vzletu stepníků patrně slouží i vlákna přídatného snovacího zařízení – kribela, schopného vyprodukovat v jediném okamžiku množství velmi jemných vláken.

Pokud vás zaujali životní projevy sociálních pavouků, můžete se těšit na volné pokračování o jejich cytogenetice v některém z dalších čísel Živý.

Vypracování tohoto článku bylo podpořeno grantem GA AV ČR IAA601110808.