Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI

Ladislav Schweiner

Dopady sedentérního způsobu života na rozšíření a diverzitu pavouků

The consequences of low dispersal capability on diversity and distribution of spiders

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Věra Opatová, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval sám s použitím uvedené literatury a na základě konzultací se svým školitelem. Tato práce ani žádná její část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 13.8.2021 ……..

Ladislav Schweiner

Poděkování:

Rád bych poděkoval své školitelce, RNDr. Věře Opatové, Ph.D. za pevné nervy, ochotu a věcné rady při vedení mé bakalářské práce. Dále bych rád poděkoval přátelům a své rodině, která mě ve studiu vždy velmi podporovala. Děkuji.

Abstrakt

Pavouci tvoří velikou a silně diverzifikovanou skupinu. Na základě jejich schopnosti šíření se pavouci dají rozdělit na vagilní a sedentérní. Vagilní pavouci, většina zástupců infrařádu Araneomorphae, jsou svojí schopností ballooningu a aktivnějším způsobem života výrazně lépe přizpůsobení disperzi než sedentérní pavouci, převážně infrařády Mygalomorphae a Liphistiomorphae. Způsob disperze a jeho efektivita je klíčová pro kolonizaci nových areálů a udržení genetického toku mezi populacemi druhu. Omezená schopnost disperze sedentérních skupin je zodpovědná za tendenci k lokálnímu endemismu. Tato práce se soustředí na sumarizaci poznatků o disperzních schopnostech sedentérních pavouků a vlivu alopatrické speciace a vikariace na jejich rozšíření. Také předkládá stručný přehled disperzních bariér a hodnotí jejich vliv na genetický tok populacemi. Z konkrétních příkladů vybraných sedentérních pavouků vyplývá, že disperzní bariéry mají negativní vliv na genetický tok populacemi. Minimalizovaný genetický tok vede ke genetické diverzifikaci a následné speciaci.

Klíčová slova: disperze, disperzní bariéry, endemismus, sedentérní pavouci, vikariance,

Abstract

Spiders represent a highly diversified group. In terms of their dispersal capability, they can be classified in two categories: vagile and sedentary. Vagile spiders, most of the Araneomorphae infraorder lineages, are better adapted for dispersal thanks to their ballooning capability and generally more active lifestyle compared to the sedentary spiders, mostly belonging to the infraorders Mygalomorphae and Liphistiomorphae. The manner of dispersal and its efficacy represents a key factor for the colonization of new habitats and maintaining gene flow among the populations of the same species. Limited dispersal capability is responsible for the tendencies to local endemism in sedentary groups. This thesis aims to summarize our knowledge about the dispersal capabilities of sedentary spiders and the effect of vicariance and allopatric speciation on their distribution. The thesis provides a brief overview of dispersal barriers and evaluates their effect on the gene flow among the populations. The data proceeding from studies focused on selected sedentary spider lineages suggest that dispersal barriers have a strong negative effect on gene flow among their populations. Limited gene flow thus leads to genetic diversification and subsequent speciation.

Key word: Dispersal, dispersal barriers, endemicity, sedentary spiders, vicariance

Obsah

1. Úvod.....6
2. Způsoby disperze pavouků.....7
2.1. Aktivní disperze.....7
2.2. Pasivní disperze.....8
2.3. Rozdíly v disperzi mezi pohlavími.....10
2.4. Způsoby disperze u sedentérních pavouků.....11
3. Rozšíření sedentérních čeledí pavouků.....13
3.1 Alopatrická speciace a vikariance.....13
3.1.1 Kontinentální vikariance.....14
3.2 Disperzní bariéry.....15
3.2.1 Hory.....15
3.2.2 Řeky a jejich koryta.....15
3.2.3 Aridifiakce.....16
3.2.3 Ledovce- Glaciace.....16
3.2.3 Údolí.....16
3.2.4 Isolation by distance.....17
3.3 Genetic drift.....17
4. Endemismus.....18
5. Závěr.....18
6. Seznam literatury.....19

1. Úvod

Pavouci jsou prastarou a kosmopolitní skupinou členovců, která se od ostatních pavoukovců začala oddělovat asi před 400 miliony lety [1]. V současné době je popsáno přes 49000 druhů pavouků (WSC, 2021), kteří se dělí na 2 podřády. Za nejstarší a nejméně diverzifikovaný podřád je považován Mesothelae, kam spadá v současnosti jediná čeleď- Liphistiidae (138 druhů) (WSC, 2021) vyskytující se pouze ve Východní a Jihovýchodní Asii. Je pro ně typický segmentovaný abdomen a život v noře vystlané pavučinou, zakrytou víčkem. Druhý podřád je Opisthothelae, kam se řadí všechny ostatní druhy. Největší druhová diverzita připadá na infrařád Araneomorphae (přes 45000 druhů) (WSC, 2021), tzv. moderní pavouky, pro které jsou typické synchronně fungující labidognátní chelicery, pouze jeden pár plicních vaků a snování komplikovaných sítí [3]. Jedná se o nejúspěšnější skupinu pavouků, která se kromě slané vody dokázala přizpůsobit každému prostředí a patří mezi ně naprostá většina našich pavouků. Druhým infrařádem je Mygalomorphae- sklípkani (přes 3000 druhů) (WSC, 2021). Tato skupina je charakterizována ortognátním postavením chelicer, dvěma páry plicních vaků a stavbou relativně jednoduchých sítí nebo podzemních nor. Do Mygalomorphae patří největší zástupci pavouků. Preferují teplé podnebí, nejčastěji pak tropické a subtropické oblasti. Například v České republice se vyskytují zástupci rodu Atypus.

Naprostá většina pavouků loví svoji kořist za pomocí jedu, přesto je ale pouze minimum z nich nebezpečných pro člověka. Mezi pavouky s medicínsky významným jedem patří hlavně sklípkani z čeledí Atracidae [4], Actinopodidae [4], Theraphosidae (hlavně pak starosvětské rody jako Heteroscodra [5], Poecilotheria, Lampropelma, Pterinochilus [6]). V rámci araneomorfních pavouků jsou pro člověka nebezpečné snovačky rodu Latrodectus [7], čeledi Sicariidae [8] a Ctenidae [9].

Pavouci patří mezi nejúspěšnější predátory na planetě. Svojí predací významně ovlivňují množství hmyzu, včetně škůdců, jako jsou mšice, ploštice a motýli [10]. Naprostá většina světové konzumace připadá na pavouky z lesních a lučních biotopů, méně pak na pouštní, zastavěné a zemědělské oblasti [11]. Největší část potravy tvoří hmyz, chvostoskoci a ostatní pavouci [12]. Predační tlak ze strany pavouků je tak silný, že někdy i nutí kořist měnit svoje chování. Hmyz se krmí méně často, aby zvýšil své šance na přežití. Naopak při odstranění pavouků z ekosystému se množství kořisti i její aktivita zvýší [11].

Současné rozšíření jednotlivých taxonů pavouků a jejich druhová diverzita je úzce spjata s ekologickými preferencemi dané skupiny a její schopností šířit se. Snadno se šířící čeledě, jako jsou například křižáci, slíďáci, nebo plachetnatky, obývají výrazně větší areály než sedentérní pavouci (WSC, 2021). Ekologicky nespecifické druhy, jako je například slíďák Pardosa lugubris jsou k nalezení v hojných počtech po celé Evropě. Jedná se o jednoho z nejběžnějších pavouků Evropy a České

republiky. Obývá lesní biotopy, ale také otevřené mýtiny, parky, lesní cesty, zahrady a louky [14]. Dalším ekologicky nespecifickým druhem je plachetnatka Linyphia triangularis, která je hojná jak v Evropě, tak v České republice. Vyskytuje se v různých biotopech jako jsou lesy, louky, mýtiny, zahrady a další [14]. Oba druhy se snadno šíří a jejich ekologická nenáročnost jim zajišťuje lepší možnosti kolonizace nového areálu [15]. Oproti tomu ekologicky specifický sedentérní stepník Eresus moravicus, obývající prosluněné stepní biotopy, se vyskytuje na několika málo specifických lokalitách České republiky a Evropy (WSC, 2021).

Cílem této bakalářské práce je shrnutí poznatků o procesech zodpovědných za současné rozšíření pavouků s omezenými schopnostmi disperze, jejich populační struktuře a mechanismech speciace.

2. Způsoby disperze pavouků

2.1. Aktivní disperze

Současné rozšíření většiny pavouků souvisí s jejich vagilitou a schopností pasivního šíření. Šíření na velké vzdálenosti je u drobných druhů pavouků nebo juvenilních jedinců spjato se schopností vzdušné disperze- ballooningem, kdy pavouk aktivně vyhledá vyvýšené místo a následně vzlétne po zachycení svého pavučinového vlákna větrem [15]. Mechanismus zdvihu se může u různých skupin liší. Drobným pavoukům z čeledi Linyphiidae stačí vypustit množství negativně nabitých vláken. Jednotlivá vlákna se od sebe odpuzují a k tomu jsou přirozeně přitahována pozitivními náboji v atmosféře, což způsobí zvednutí pavouka [16]. Díky této schopnosti jsou výbornými kolonizátory a dokážou urazit stovky až tisíce kilometrů [17]. Oproti tomu značně robustnější pavouci rodu Stegodyphus jsou schopni se vznášet pomocí zvláštního padáku tvořeného velkým množstvím vláken i v adultním stádiu života [18]. Ballooning výrazně pomáhá v šíření dříve zmíněným křižákům a plachetnatkám, kdežto slíďákům pomáhá v šíření aktivní způsob života a lovu. Typickým příkladem snadno se šířícího křižáka může být Argiope bruennichi. Ukázalo se, že křižáci, obývající naše území, jsou kříženci z refugiích na Azorech a jižním Kavkazu. Kombinace jejich genetického materiálu jim zajistila vyšší odolnost vůči nízkým teplotám, díky níž byli schopni lépe odolávat chladným zimám střední Evropy [19]. Globální oteplování a s ním spojené klimatické změny silně podpořili jeho expanzi po České republice. Rozšířil se po celém území a z relativně vzácného pavouka se za posledních 20 letech stal jedením z našich nejčastějších druhů vůbec [20]. Adaptace na nízké teploty by k samotnému šíření ale nestačila. Za tak rychlé rozšíření je zodpovědný právě ballooning, který zajišťuje křižákům, stejně tak plechetnatkám a jiným pavoukům s efektivním ballooningem, pokrytí maximálního areálu se vhodnými podmínkami. Slíďákům k šíření napomáhá ještě typický způsob života, kdy pavouci

aktivně vyhledávají potravu a kdy samice nosí svá mláďata na zadečku, která se postupně rozutečou, načež začnou sama obsazovat další vhodné lokality [21].

To není jediný způsob, jak zvládají překonávat velké vzdálenosti a překážky. Pavouci z čeledí Tetragnathidae a Linyphidae vyvinuli hned několik způsobů plachtění po vodní hladině [22], pouštní druh Cebrennus rechenbergi z čeledi Sparassidae je schopen bizarního způsobu disperze díky aktivnímu kutálení [23]. Řada čeledí však ballooningu (nebo jeho alternativy) není schopna a jejich možnosti disperze jsou omezeny na pohyb po zemi. Tento způsob disperze je například typický pro sklípkany čeledí Theraphosidae, Ctenizidae, Macrothelidae, Nemesiidae, Idiopidae a další [24]. Takto se nejčastěji šíří samci hledající samice, kdy jsou v závislosti na své velikosti schopni urazit překvapivě velké vzdálenosti [25].

2.2. Pasivní disperze

Dalším způsobem šíření, kterým jsou pavouci schopni překonávat značné vzdálenosti, je šíření pasivní, kdy je pavouk přenášen společně se substrátem, ve kterém je schovaný. Do pasivního šíření patří také zavlečení člověkem, tedy neúmyslná/úmyslná introdukce. Nově introdukovaní jedinci se musí přizpůsobit rozdílným podmínkám prostředí, jestli chtějí v novém prostředí prosperovat. Největší překážkou bývá rozdílná teplota nového areálu. Dalšími limitujícími faktory mohou být vlhkost, množství potravy, množství predátorů a vhodnost habitatu (druh substrátu, přítomnost vhodných stromů, dutin atd.) [26].

Neúmyslná introdukce je velmi běžný způsob pasivního šíření. Často se jedná o zavlečení jedince a potenciálně celého druhu s potravinami, oblečením, okrasnými rostlinami, nebo například v dutinách dřeva [27]. Zavlečené druhy jsou velmi často kosmopolitní kvůli celosvětové distribuci zboží. Společně s tropickými a pokojovými rostlinami se k nám a také do celého světa dostal například pakřížák Uloborus plumipes nebo skákavka Hasarius adansoni [14]. Ani jeden z těchto zavlečených druhů nedokáže v našich klimatických podmínkách přežít ve volné přírodě. Limitujícím faktorem je pro ně teplota, proto se často vyskytují ve sklenících, vytápěných skladech, květinářstvích nebo v supermarketech [14]. Neúmyslná introdukce zapříčinila rozšíření areálu i u jednoho z největších pavouků Evropy sklípkana Macrothele calpeiana. Pomocí molekulárních metod se podařilo zjistit, že jedinci se do nových areálů dostali společně se sazenicemi olivovníků. Většina nových lokalit není biotopem vhodná pro Macrothele, ale v několika místech byli nalezení jedinci v různých stádiích vývoje. Pravděpodobně jim příhodné mikroklima pomáhá k přežití v novém prostředí [28].

Pavouci svoje kokony s vajíčky často upevňují na vegetaci, proto se i nezřídka objeví zpráva o pavoučích kokonech na zelenině a ovoci, nebo dokonce o živých pavoucích v supermarketech. Nejčastěji se jedná o kokony pavouků rodu Cupiennius z čeledi Trechaleidae. Velcí pavouci, kteří se

mohou vyskytovat ve skladovacích halách obchodních řetězců, jsou nejčastěji maloočky Heteropoda venatoria. Ve výjimečných případech se společně s potravinami do supermarketu dostali i palovčíci rodu Phoneutria. Takové události jsou však vzácné [29].

Společně s člověkem se kosmopolitně rozšířili i typičtí „domácí pavouci". Jsou to synantropní druhy tzn. druhy s úzkou vazbou na člověka a jeho obydlí. Mezi typické domácí pavouky řadíme hned několik pokoutníků rodu Eratigena a Tegenaria, různé třesavky, nejčastěji pak Pholcus phalangioides, skálovky rodu Scotophaeus, zápřednice, zvláště pak Cheiracanthium mildei, lepovka jižní - Scytodes thoracica, snovačku domácí - Steatoda grossa a další. Patří sem taktéž šestiočka Dysdera crocata z čeledi Dysderidae, která postrádá schopnost ballooningu a má tak výrazně sníženou schopnost disperze [30]. Způsob života šestiočky Dysdera crocata společně s globálním obchodem zajistil její rozšíření po celém světě. Jedná se o synantropního nočního lovce, který den tráví v pavučinovém zámotku připevněném na spodní straně kamenů, kůry nebo dřeva. Často se tak stane, že si šestiočka udělá zámotek na spodní straně balíků, cihel a jiných stavebních materiálů určených k distribuci. Poté je společně se zbožím přepravena na nové místo. Rozšíření většiny ostatních druhů rodu Dysdera zahrnuje velmi malý areál v oblasti Mediteránu, proto se dá předpokládat, že v přírodě by bez lidské pomoci nikdy nedosáhla tak masivního rozšíření [31].

Další pasivní způsob disperze je převoz pavouka přes vodní hladinu tzv. rafting. Jestliže má pavouk vhodný úkryt, který není při přepravě po vodní hladině porušen, může jedinec urazit stovky kilometrů a za vhodných podmínek kolonizovat zcela nové prostředí. Šestiočky rodu Dysdera pravděpodobně kolonizovaly Kanárské ostrovy ve dvou až čtyřech na sobě nezávislých událostech. Jako nejpravděpodobnější způsob kolonizace se nabízí právě rafting. Z Kanárských ostrovů pak šestiočky s největší pravděpodobností kolonizovaly další ostrovy včetně Kapverd, Madeiry, nebo Divokých ostrovů (Arnedo et al., 2001). Noroví pavouci z infrařádu Mygalomorphae jsou ještě lépe přizpůsobeni k raftingu. Pevné nory vystlané pavučinou, schopnost regulovat vlhkost pomocí víčka a nízké požadavky na potravu. Toto je několik vlastností, které disperzi pomocí raftingu napomáhají [33]. Další sedentérní pavouk, který v minulosti pravděpodobně využil raftingu, je rodu Stanwellia. Zástupce tohoto rodu můžeme nalézt také v Austrálii, odkud nejspíš Nový Zéland pomocí raftingu kolonizoval. Pavouk spjatý s raftingem je i sklípkan rodu Titanidiops čeledi Idiopidae. Populace pavouků Titanidiops byly nalezené, mimo jiné, i podél řeky Sous, kde vlhké údolí řeky společně s dostatečným proudem vody nabízelo vhodné podmínky k tvorbě tzv. floating islands [34]. Jedná se o centimetrové až několika metrové kusy zeminy, společně s rostlinami a živočichy, plující po vodní hladině. Floating islands se vytvářejí často při záplavách, kdy proud vody s sebou strhne kus zeminy, který má vhodné složení a dokáže plavat na vodní hladině (Floating islands of the world, 2006). Předpokládá se, že právě pomocí floating islands Dysdera i Titanidiops kolonizovali Kanárské ostrovy

[36]. Dalším příkladem jsou sklípkani rodu Moggridgea, původem z Afriky, kteří kolonizovali pomocí raftingu Komorské ostrovy. Pavouky tohoto rodu můžeme nalézt také v Austrálii, kam se podle teorií mohli dostat také pomocí raftingu. Na první pohled se rafting na vzdálenost více než 10 tisíc kilometrů nezdá být příliš pravděpodobný, nicméně dostupné poznatky napovídají, že tomu skutečně tak mohlo být [33]. Rafting u pavouků rodu Nihoa, Sason a Idioctis čeledi Barychelidae ještě nebyl podložen molekulárními metodami, ale předpokládá se, že dokázali kolonizovat Fiji, Madagascar, Seychely, jižní Indii, Austrálii, Novou Guineu, Cejlon a další [33]. Rafting měl pravděpodobně důležitý vliv na diverzifikaci a disperzi taxonů při rozpadu Gondwany. Jedna z teorií je, že jedinci rodu Macrothele mohli pomocí raftingu kolonizovat Asii [36].

Zvláštním způsobem disperze je foréze neboli využití jiných živočichů za účelem disperze. Tento způsob šíření je velmi běžný u drobných pavoukovců jako jsou štírci nebo roztoči [37], ale u pavouků používán téměř není. Výjimku představuje jihoamerický druh Attacobius attarum (Corinidae), který foréze využívá. Vyhledává okřídlené samice mravenců a nechá se na nich přenášet na nová stanoviště [38].

2.3. Rozdíly v disperzi mezi pohlavími

Až na výjimky jsou u pavouků adultní samice robustnejší než samci. Je to dáno úlohou, kterou obě pohlaví v dospělosti plní. Zatímco adultní samec aktivně vyhledává opačné pohlaví, samice často vyčkává v noře nebo v síti a příliš se od ní nevzdaluje. Menší tělo a delší nohy dávají samci výhodu při pohybu terénem. Objemnější tělo samice a její větší energetické zásoby dávají kokonu a jednotlivým vajíčkům vyšší šanci na přežití. Celková menší velikost také snižuje šanci na ulovení jiným predátorem [39]. Výjimkou je zde druh Allocosa brasiliensis. Jedná se o slíďáka, kde se role partnerů otočila. Nejenže jsou samice výrazně menší než samci, samice taktéž aktivně samy vyhledávají samce na páření a ti mezitím vyčkávají v noře na příchod samice. Samice také aktivně vstupují do nor samců začínají pářící rituál. Po páření samec přenechává samici svoji noru. Nory samců jsou také delší než nory samic. S kokonem se samice stává sedentérní v samcově noře až do vylíhnutí mláďat [40]. Důležitým faktorem pro otočení rolí je nepředvídatelnost prostředí. Ať už nedostatek potravy, útočišť nebo jiných zdrojů [41].

2.4. Způsoby disperze u sedentérních pavouků

Velká část pavouků má však disperzní schopnosti značně omezeny. Převážně skupiny budující nory, podzemní zámotky a úkryty, které během svého života téměř neopouštějí, a proto často nejsou přizpůsobeni k pohybu po zemi. Naprostá většina z nich stráví celý svůj život na malém území, v jedné a té samé noře (Buzatto et al., 2021). Jejich potomci, kvůli špatným disperzním schopnostem, nejsou příliš schopni kolonizovat nová území, a proto se jejich populace nerozšiřují o další areály tak rychle,

jako například u zástupců Araneomorphae (Buzatto et al., 2021). Tyto skupiny pavouků můžeme označit jako sedentérní.

Pro tyto pavouky je typické, že noru trvale opouštějí pouze adultní samci hledají samice za účelem rozmnožování. Samotný pohyb samců tvoří u sedentérních skupin hlavní způsob disperze a zajišťuje genetický tok mezi populacemi (Buzatto et al., 2021). U dospělých samců sklípkanů z čeledi Theraphosidae, konkrétně u druhu Aphonopelma hentzi, byla pomocí telemetrické vysílačky naměřená vzdálenost 1,3 km [43]. Další výzkum ohledně disperze v období páření, tentokrát u druhu A. anax, zaznamenal dokonce u několika jedinců vzdálenosti přesahující 3 km [25]. Samci mimo čeleď Theraphosidae podle všeho nejsou schopni ujít tak velké vzdálenosti. Neumí se pohybovat terénem tak zdatně jako větší Theraphosidae a často k tomu ani nejsou nuceni, vytváří tak silně strukturované a husté populace. Jejich neschopnost šířit se přes geografické bariéry, nebo na velké vzdálenosti a tím snížený genetický tok mezi populacemi, nahrává lokálnímu endemismu [44].

Další disperzi zajišťují mláďata pavouků. Schopnost disperze mláďat se u sedentérních skupin výrazně liší, ale většinou je limitována schopností ballooningu, velikostí mláděte při opouštění mateřského hnízda a jeho schopností chůze terénem. Typickým příkladem špatně se šířících mláďat jsou zástupci rodu Cyrtocarenum z čeledi Ctenizidae, kteří nedisponují schopností ballooningu a mláďata cestují na velmi omezené vzdálenosti. Mláďata se od mateřského hnízda vzdalují na tak krátkou vzdálenost (často několik málo centimetrů), že na dané lokalitě může docházet k překryvu až sedmi rozdílných generací (Decae et al., 1982). Jsou známy i hromadné disperze, kdy mláďata jdou za sebou desítky metrů v jedné linii. Toto chování bylo pozorováno například u rodu Tliltocatl z čeledi Theraphosidae. Skupina mláďat asi o 200 jedincích odcházela od mateřského hnízda [46]. Odhaduje se, že takto putují minimálně 50 m, po kterých začínají hledat místo svého budoucího hnízda (Buzatto et al., 2021).

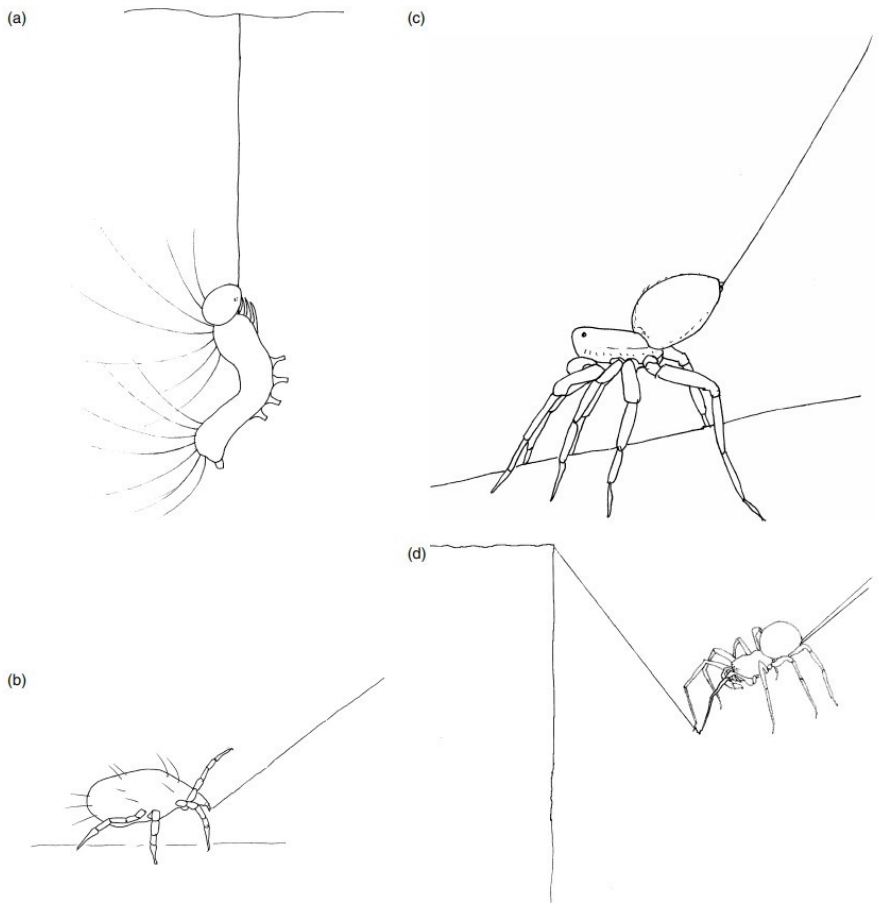
Mezi sedentérní skupiny se tradičně zahrnuje i několik čeledí, u kterých je známé šíření pomocí větru, tzv. ballooning (Obrázek 1). Konkrétně sem spadají sklípkaní čeledi Atypidae, Actinopodidae a Halonoproctidae, ale efektivita jejich ballooningu není vůbec tak dobrá, jako u typických zástupců infrařádu Araneomorphae[47]. Této méně efektivní formě ballooningu se říká „suspended ballooning“ [15]. Je charakteristický tím, že se pavouk spustí z vyvýšeného místa a čeká, až vítr zachytí jeho tělo, aby mohl uvolnit pavučinu a nechat se unášet větrem. Vítr se opírá o pavouka a tím ho odnáší, pavouk letí první a až za ním pavučina. U ballooningu pavouků infrařádu Araneomorphae vzdušné proudy nejdříve zachytí vlákna pavučiny, a až posléze se vznese samotný pavouk tahem pavučiny. Nejen pavouci však využívají ballooning. Tento typ vzdušné disperze je známý například u housenek motýlů nebo některých roztočů, u kterých byl pozorován tzv. rearing [15]. Suspended ballooning se v historii u sklípkanů vyvinul nejméně dvakrát, možná i třikrát nezávisle na

sobě (Buzatto et al., 2021). Předpokládá se, že stále častější travnaté oblasti snižovaly efektivitu u suspended ballooningu, protože pavučinové vlákno padalo směrem k vegetaci, za kterou se zachytávalo. Mohl to být jeden z důvodů, proč se u araneomorfních pavouků vyvinul nový způsob ballooningu [15]. Pavučina se u něj dostává do vzdušného sloupce vysoko nad vegetaci, kam je přitahována elektrickým nábojem, a tak minimalizuje možnost zachycení. K tomu ještě napomáhá metoda „tip-toe“, kdy pavouk nadzvedne tělo a vystrčí zadeček do výšky pro optimální pozici vzletu [15].

V České republice můžeme narazit na zástupce sklípkánků rod Atypus. Konkrétně na druhy A. muralis, A. piceus a A. affinis. Nejhůře přizpůsobený k disperzi z nich je A. muralis, který se v České republice vyskytuje už pouze v několika málo refugiích a není schopen se šířit mimo ně. Mláďata A. muralis jsou pravděpodobně poměrně těžká, a proto je u nich ballooning ještě méně účinný, než u ostatních druhů (Milan Řezáč et al., 2007). Nejlepší disperzní schopnosti má nejběžnější druh A. affinis [49], navzdory tomu byla u něj pozorována genetická rozdílnost populací vzdálených už 1-10 km [50]. Sklípkánci se k nám rozšířili až po ústupu ledovců zhruba před 10 000 lety. Každý druh z jiného refugia: A. affinis z iberského, A. piceus z mediteránního a A. muralis ze sibiřského [50]. Museli urazit vekou vzdálenost, aby se k nám postupně dostali do střední Evropy. Suspended ballooning jim v tom nepochybně hodně pomohl.

U sklípkanů rodu Actinopus byly tendence k šíření vzduchem pozorovány pouze v laboratorních podmínkách. Byl zaznamenán hromadný přesun k ideálnímu místu pro ballooning, kde se jednotliví pavouci snažili o vzlet [51].

Ballooning jakéhokoliv typu je znatelná výhoda, která pavoukům umožňuje překonávat některé geografické bariéry, jež jsou pro jiné sedentérní pavouky překážkou genetického toku [52]. Efektivita šíření pomocí suspended ballooningu pořád stačí k tomu, aby čeledi využívající tento typ disperze měly prokazatelně větší areál rozšíření než jiné sedentérní čeledi, které ballooning nevyužívají vůbec (Buzatto et al., 2021). Zástupci rodu Ummidia z čeledi Halonoproctidae používají suspended ballooning s překvapivě vysokou účinností. Dokázali kolonizovat některé vulkanické ostrovy v Karibském moři, které nikdy nebyly v kontaktu s pevninou [53].



Obrázek 1: Porovnání vzletových pozic u jednotlivých druhů ballooningu; (a) suspended ballooning zde znázorněný na housence motýla; (b) pozice „rearing“ u roztoče; (c) „Tip-toe“ pozice u zástupce čeledi Lycosidae; (d) „rafting“ pozice u Linyphidae; převzato z Bell et al., 2005

3. Rozšíření sedentérních čeledí pavouků

3.1 Alopatrická speciace a vikariance

Alopatrická speciace a konkrétně vikariance je nejčastější mechanismus speciace u sedenterních organismů [54]. Jedná se o situaci, kdy jsou dvě a více populací stejného druhu od sebe odděleny geografickou bariérou. Může se jednat o nově vzniklé pohoří tektonickou aktivitou, rozvodnění řeky a vznik nových ramen, vznik a ústup ledovců nebo rozpad kontinentu, jako byla Gondwana nebo Laurasia. Oba druhy mají společného předka, ale vyvíjejí se odděleně za odlišných podmínek.

3.1.1 Kontinentální vikariance

Nejstarších diverzifikace taxonů tzn. Mygalomorphae/Liphistiomorphae se datuje 398 milionů let do minulosti. Další velká diverzifikace pavouků proběhla před 323 miliony lety, kdy došlo k rozdělení Mygalomorphae na Atypoidea a Avicularioidea. Tato dělení ale pravděpodobně ještě

nesouvisí s kontinentální vikariací. Zhruba před 165 miliony lety se začala Gondwana pomalu rozdělovat na východní a západní Gondwanu, kdy se Afrika společně s Jižní Amerikou oddalovaly od Madagaskaru, Indie, Austrálie a Antarktidy. S rozpadem Gondwany na východní a západní souvisí diverzifikace čeledí Idiopidae, Migidae, Euagridae a pravděpodobně i Barychelidae. V době mezi 101-88 miliony lety dochází také k divergencím mezi Anamidae-Entypesidae/Microstigmatidae a Atracidae-Actinopodidae. K další divergenci dochází při rozpadu západní části Gondwany na Jižní Ameriku a Afriku. Rozpad sice začal před 132-112 miliony lety, ale k největším divergencím došlo až o 50 miliony let déle, vlivem velmi pomalého posunu tektonických desek. Konkrétně v období před 81-61 miliony lety dochází k divergencím v čeledi Pycnothelidae, Cyrtaucheniidae a Theraphosidae. Před 60-55 miliony lety dochází rozpadu Laurasie a tím také k divergencím v čeledi Haploproctidae, a to konkrétně u rodů Ummida a Cyclocosmia, a také čeledi Atypidae u rodů Sphodros a Atypus[55]. K jednotlivým divergencím dochází ale až 20 miliony let po začátku rozpadání Laurasie, a to zhruba před 40-30 miliony lety. Toto zpoždění je pravděpodobně zapříčiněné spojením mezi Severní Amerikou a Evropou, u kterého se odhaduje trvání, asi do doby před 25 miliony lety (Obr.2).

Taxon origin	Age (Ma)	HDP 95% CI (Ma)	Taxon diversification	HDP 95% CI (Ma)
Mygalomorphae/Liphistiomorphae	398	397–398	Antrodiaetidae	83–38
Atypoidea/Avicularioidea	323	323	Atypidae	123–10
Ischnothelidae	254	259–247	Ischnothelidae	125–118
Microhexuridae	225	232–216	Euagridae	174–41
Hexathelidae/Euagridae	202	209–192	Macrothelidae	42–31
Porrhothelidae	187	194–176	Paratropididae	19–16
Macrothelidae/Bipectina	174	179–162	Atracidae	12–11
Paratropididae	166	171–155	Actinopodidae	50–36
Crassitarsae	158	163–147	Stasimopidae	20–12
Stasimopidae	146	152–135	Halonoproctidae	131–4
Domiothelina	155	161–145	Migidae	95–57
Atypidae/Antrodiaetidae	172	176–167	Idiopidae	105–18
Halonoproctidae	143	148–133	Ctenizidae	83–64
Migidae	140	145–129	Euctenizidae	89–31
Idiopidae	133	138–123	Bemmeridae	49–9
Bemmeridae	134	139–126	Barychelidae	94–27
Ctenizidae/Euctenizidae	121	127–109	Theraphosidae	95–9
Nemesiidae	115	120–107	Nemesiidae	106–6
Barychelidae/Theraphosidae	107	118–103	Pycnothelidae	84–26
Atracidae/Actinopodidae	98	102–89	Dipluridae	57–37
Pycnothelidae	102	109–96	Cyrtaucheniidae	70–1
Dipluridae/Cyrtaucheniidae	90	98–85	Entypesidae	28–21
Anamidae	88	92–81	Microstigmatidae	70–54
Entypesidae/Microstigmatidae	79	84–70	Anamidae	47–5

Obrázek 2: Tabulka znázorňující období diverzifikací a vzniku jednotlivých taxonů; převzato z Opatova et al., 2020

3.2 Disperzní bariéry

Disperzní bariéry mohou být ekologické nebo fyzikální. Do ekologických bariér patří kompetitoři a predátoři, ale také biomy a klimatické pásy. Fyzikální bariéry jsou pohoří, údolí, řeky, moře, pevniny, ledovce a další (Horáček et al., 2010).

Kompetiční bariérou lze chápat hranici rozšíření jiného kompetičního druhu, který znemožňuje jinému živočichovi prosperovat za touto hranicí. Pokud se ekologická bariéra rozkládá na

místě jiné disperzní bariéry, typicky fyzikální bariéry, budou oba kompetiční druhy snáze koexistovat a jejich společná hranice areálu rozšíření bude stabilnější [57]. Fyzikální bariéry jsou jednoduše fyzické překážky způsobující genetickou diverzifikaci a vikariaci omezením genetického toku [58].

3.2.1 Hory

Pohoří je jedna z nejčastějších disperzních bariér. Příkladem může být Česká republika, která je téměř celá obehnána pohořími. Proto se může stát, že i druhy v okolních státech zcela běžné, nebyly v České republice doposud zaznamenány. To byl ještě donedávna i případ křižáka druhu Neoscona adianta. První nález byl u nás popsán až v roce 2020 z Jižní Moravy [59]. Podobná situace je i s jiným druhem křižáka Araniella proxima. Jeho výskyt byl zaznamenán ve všech okolních státech, kromě České republiky [60].

Pro sedentérní pavouky jsou hornaté oblasti často zdrojem speciace a centrem druhové diverzity. Důkazem toho je sklípkan Aliatypus thompsoni vyskytující se v Kalifornii [61].

3.2.2 Řeky a jejich koryta

Genetické rozdíly mezi populacemi byly zjištěny také u sklípkana Macrothele calpeiana. Populace byly pozorovány na jihu Španělska kolem řeky Guadalquivir. Největší genetickou divergenci měly populace obývající areály na protilehlých stranách řeky [62]. Největší řeky Činy Jang-c'-ťiang a Žlutá řeka také fungují jako disperzní bariéry [63]. Při svém vzniku zapříčinila řeka Jang-c'-ťiang diverzifikaci společného předka rodů Sinothela a Ganthela z čeledi Liphistidae. Řeka rozdělila původní areál na severní a jižní, kde v severním areálu došlo ke speciaci rodu Sinothela a v jižním areálu rodu Ganthela. Vznik Žluté řeky na sever od Jang-c'-ťiang zajistil genetickou divergenci pro samostatný rod Sinothela [64].

3.2.3 Aridifiakce

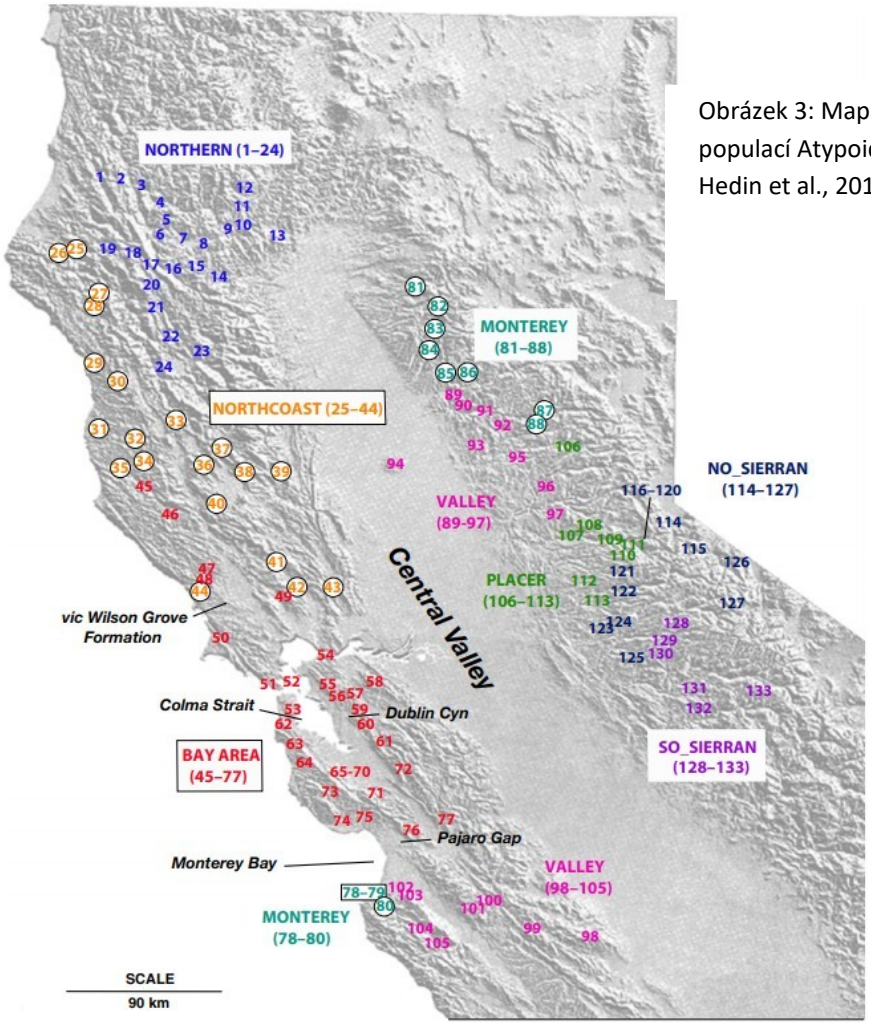
Dobře prozkoumaný fenomén aridifikace a jeho vliv na sedentérní pavouky je znám z Austrálie. Aridní oblasti jsou aktuálně největším biomem tohoto kontinentu [65]. Je tedy zřejmé, že silně ovlivnily tamní floru a faunu. V miocénu dochází s aridifikací k silné diverzifikaci v čeledi Idiopidae. Postupné vysychání nejprve rozdělilo souvislé areály rozšíření pavouků této čeledi, zároveň ale vytvořilo celou řadu nových habitatů. Díky adaptacím na aridní prostředí umožňující této čeledi toto nové prostředí kolonizovat došlo v rámci Austrálie u této skupiny k masivní diverzifikaci. Jednou z nejdůležitějších adaptací na aridní prostředí je upravená struktura podzemní nory, aby lépe udržela vnitřní mikroklima [66].

3.2.3 Ledovce- Glaciace

Následkem vzniku a tání ledovců vznikají refugia. Jsou to ojedinělá místa, kam se živočichové stáhli před ledovcem a kde se jim podařilo přežít. Stejně tak, jako jiné disperzní bariéry, i ledovce izolovaly populace. Dobrým příkladem může být už zmíněný sklípkánek Atypus. Předpokládá se, že vlivem izolace společného předka, během poslední doby ledové, došlo na těchto třech lokalitách ke speciaci jednotlivých druhů [50]. Náhlá změna teplot spojená s Miocénem spustila vymírání šestiček rodu Harpactocrates, ale záhy podpořila její diverzifikaci, stejně jako další následující glaciální cykly (Bidegaray-Batista et al., 2014).

3.2.3 Údolí

Dobrým příkladem, kde celé údolí funguje jako disperzní bariéra, je Central Valley v Kalifornii (Hedin et al., 2013). Kolem Central Valley se vyskytuje endemit Atypoides riversi. Na mapce (obr.3) jsou jednotlivé populace geneticky specifické a ukazují na vzájemný nízký genetický tok. Vzdálenost více než 30 km je dostatečná na utvoření geneticky odlišných populací. Mapka též dobře zobrazuje neobyvatelnou část Central Valley, která je téměř bez nálezů. Pomocí genetických metod bylo odhaleno, že se jednotlivé populace Atypoides riversi neliší tolik, jak by se dalo předpokládat. Může za to předpokládané překročení Central Valley a částečné obnovení genetického toku mezi populacemi (Hedin et al., 2013).



Obrázek 3: Mapa znázorňující rozmístění populací Atypoides riversi; převzato z Hedin et al., 2013

3.2.4 Isolation by distance

Základní myšlenkou „Isolation by distance“ je teorie o velké populaci, která není ve všech místech geneticky stejná. Jedinci v nejvzdálenějších místech populace se budou od sebe lišit více než jedinci v částech blízko sebe. Blízké části populací mají mezi sebou zajištěný genetický tok, který jim zabraňuje se příliš specializovat. Zvyšující se geografická vzdálenost se projevuje vyšší genetickou rozdílností [69]. Příkladem druhu, který je ovlivněn Isolation by distance je například sklípkan Aliatypus thompsoni [61].

3.3 Genetic drift

Jedná se o evoluční mechanizmus, který má za následek náhodné změny ve frekvenci alel v dané populaci. Děje se ve všech populacích, ale má drastický dopad u těch malých. Můžeme ho rozdělit na bottleneck a founder effect.

Founder effect se projevuje sníženou genetickou variabilitou nové populace vůči populaci původní. Složení nové populace, oddělené od té původní, bude fenotypově odlišné, kvůli specifickým alelám, které si přinesli jejich předci. Kolonie pravděpodobně introdukovaného sklípkana

Brachypelma vagans na ostrově Cozumel má výrazně nižší genetickou diverzitu, než populace stejného druhu na pevnině [70].

4. Endemismus

Endemitem je organismus vyskytující se pouze v určitém omezeném areálu a nikde jinde, proto i ochrana endemitů závisí hlavně na zachování jejich specifického biotopu. Hlavním předpokladem endemismu je geografická izolovanost od ostatních populací, kterou způsobují již zmíněné disperzní bariéry. Skupiny s nízkou schopností disperze mají velmi často sklony k lokálnímu endemismu, kam patří i sedentérní pavouci [71]. Další vlastnosti napomáhající k endemismu jsou špatná specifické nároky na habitat a nízká pohyblivost[72]. Příklady endemitů mezi sedentérními druhy pavouků je mnoho. Například Titanidiops canariensis, který kolonizoval Kanárské ostrovy [73]. Atypoides riversi, endemit z Kalifornie, žijící kolem Central Valley (Hedin et al., 2013).

Pomocí molekulárních metod se stále častěji daří objevovat kryptickou diverzitu sedentérních pavouků. Ať už se jedná druhové komplexy sklípkanů Aphonopelma, hlavně pak Aphonopelma hentzi (Hamilton et al., 2011), nebo jihoafrických sklípkanů rodu Stasimopus čeledi Ctenizidae [75].

5. Závěr

Přehled jednotlivých hlubokých divergencí jasně ukazuje, že nejdůležitějším fenoménem pro rozšíření sedentérních druhů pavouků je alopatrická speciace. Kontinentální vikariance, konkrétně pozvolný rozpad Gondwany, významným způsob ovlivnil divergenci jednotlivých taxonů sedentérních pavouků.

Araneomorfním pavoukům pomáhá v disperzi ballooning. Jedná se množství negativně nabitých vláken přitahovaných vzhůru k atmosféře, díky kterým jsou schopni překonávat až tisíce kilometrů vzduchem. Sedentérní pavouci takovou výhodu nemají, i když někteří z nich ballooningem také disponují. Suspended ballooning, jak se mu u skupiny Mygalomorphae říká, je evoluční předchůdce ballooningu infrařádu Araneomorphae. Jeho efektivita je výrazně nižší, přesto čeledě disponující tímto druhem disperze znatelně lépe kolonizují nová území než taxony, které jím nedisponují.

Pasivní disperze, kam patří rafting nebo úmyslná a neúmyslná introdukce, je pro sedentérní skupiny velmi důležitá. Pomocí raftingu byly některé čeledi schopné kolonizovat nové ostrovy, a dokonce i kontinenty. Introdukcí se zase jiní zástupci rozšířili do celého světa

Velmi důležitou roli v ekologii sedentérních druhů hrají disperzní bariéry, které minimalizují genetický tok mezi populacemi. Snížení genetického toku znamená zvýšení genetické diverzifikace mezi populacemi. Hory, řeky, ledovce, celá údolí a další překážky zajišťují populacím vysokou

genetickou variabilitu. Kvůli nízké mobilitě, slabé disperzi a specifickým nárokům na prostředí je velká část sedentérních pavouků endemity.

6. Seznam literatury

1. Brunetta, L. & Craig, C. L. Spider silk: evolution and 400 million years of spinning, waiting, snagging, and mating. (Yale University Press, 2010).

World Spider Catalog (2020). World Spider Catalog. Version 21.5. Natural History Museum Bern, online at http://wsc.nmbe.ch, accessed on 28.11.2020. doi: 10.24436/2

3. Coddington, J. A. & Levi, H. W. Systematics and evolution of spiders (Araneae). Annual review of ecology and systematics 565–592 (1991).
4. Hedin, M., Derkarabetian, S., Ramírez, M. J., Vink, C. & Bond, J. E. Phylogenomic reclassification of the world's most venomous spiders (Mygalomorphae, Atracinae), with implications for venom evolution. Scientific reports 8, 1–7 (2018).
5. Fuchs, J., Martin, N. C. & Rauber-Lüthy, C. A verified bite by Heteroscodra maculata (Togo starburst or ornamental baboon tarantula) resulting in long-lasting muscle cramps. Clinical Toxicology 56, 675–676 (2018).
6. Ahmed, N., Pinkham, M. & Warrell, D. A. Symptom in search of a toxin: muscle spasms following bites by Old World tarantula spiders (Lampropelma nigerrimum, Pterinochilus murinus, Poecilotheria regalis) with review. QJM: An International Journal of Medicine 102, 851–857 (2009).
7. Maretić, Z. Latrodectism: variations in clinical manifestations provoked by Latrodectus species of spiders. Toxicon 21, 457–466 (1983).
8. Vetter, R. S. Spiders of the genus Loxosceles (Araneae, Sicariidae): a review of biological, medical and psychological aspects regarding envenomations. The Journal of Arachnology 36, 150–163 (2008).

9. Schenberg, S. & Lima, F. P. Venoms of ctenidae. in Arthropod Venoms 217–245 (Springer, 1978).
10. Nyffeler, M. & Sunderland, K. D. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. Agriculture, Ecosystems & Environment 95, 579–612 (2003).
11. Nyffeler, M. & Birkhofer, K. An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. Sci Nat 104, 30 (2017).
12. Pekár, S. & Toft, S. Trophic specialisation in a predatory group: the case of prey-specialised spiders (Araneae): Prey-specialised spiders (Araneae). Biol Rev 90, 744–761 (2015).
13. Gloor, D., Nentwig, W., Blick, T. & Kropf, C. World Spider Catalog. (2017) doi:10.24436/2.
14. Pavouci České republiky. (Academia, 2015).
15. Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M. & Weyman, G. S. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. Bull. Entomol. Res. 95, 69–114 (2005).
16. Morley, E. L. & Robert, D. Electric Fields Elicit Ballooning in Spiders. Current Biology 28, 2324-2330.e2 (2018).
17. Hormiga, G. Orsonwelles, a new genus of giant linyphiid spiders (Araneae) from the Hawaiian Islands. Invert. Systematics 16, 369–448 (2002).
18. Schneider, J. M., Roos, J., Lubin, Y. & Henschel, J. R. DISPERSAL OF STEGODYPHUS DUMICOLA (ARANEAE, ERESIDAE): THEY DO BALLOON AFTER ALL! arac 29, 114–116 (2001).
19. Krehenwinkel, H. & Tautz, D. Northern range expansion of E uropean populations of the wasp spider A rgiope bruennichi is associated with global warming–correlated genetic

admixture and population-specific temperature adaptations. Molecular ecology 22, 2232–2248 (2013).

20. Wolz, M. et al. Dispersal and life-history traits in a spider with rapid range expansion. Movement ecology 8, 1–11 (2020).
21. Fujii, Y. Examinations of the maternal care of cocoon in Pardosa astrigera L. Koch (Araneae, Lycosidae). Bulletin of Nippon Dental University. General education 7, 221–230 (1978).
22. Hayashi, M., Bakkali, M., Hyde, A. & Goodacre, S. L. Sail or sink: novel behavioural adaptations on water in aerially dispersing species. BMC Evolutionary Biology 15, 118 (2015).
23. Jäger, P. Cebrennus Simon, 1880 (Araneae: Sparassidae): a revisionary up-date with the description of four new species and an updated identification key for all species. Zootaxa 3790, 319 (2014).
24. Coyle, F. A. Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). Journal of Arachnology 283–286 (1983).
25. Stoltey, T. & Shillington, C. Metabolic rates and movements of the male tarantula Aphonopelma anax during the mating season. Can. J. Zool. 87, 1210–1220 (2009).
26. Ruzicka, V. The first steps in subterranean evolution of spiders (Araneae) in Central Europe. Journal of Natural History 33, 255–265 (1999).
27. Pantini, P. & Isaia, M. New records for the Italian spider fauna (Arachnida, Araneae). Arthropoda Selecta. Русский артроподологический журнал 17, 133–144 (2008).
28. Bellvert, A. & Arnedo, M. A. Threatened or threatening? Evidence for independent introductions of Macrothele calpeiana (Walckenaer, 1805)(Araneae: Hexathelidae) and first observation of reproduction outside its natural distribution range. Arachnology 17, 137–141 (2016).

29. Silva, L. M. et al. Structural analysis of the venom glands of the armed spider Phoneutria nigriventer (Keyserling, 1891): Microanatomy, fine structure and confocal observations. Toxicon 51, 693–706 (2008).
30. Řezáč, M., Král, J. & Pekár, S. The spider genus Dysdera (Araneae, Dysderidae) in central Europe: revision and natural history. Journal of Arachnology 432–462 (2007).
31. Nedvěd, O. et al. Ecology of Arachnida alien to Europe. BioControl 56, 539–550 (2011).
32. Arnedo, M. A., Oromí, P. & Ribera, C. Radiation of the spider genus Dysdera (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: cladistic assessment based on multiple data sets. Cladistics 17, 313–353 (2001).
33. Harrison, S. E., Harvey, M. S., Cooper, S. J. B., Austin, A. D. & Rix, M. G. Across the Indian Ocean: A remarkable example of trans-oceanic dispersal in an austral mygalomorph spider. PLOS ONE 12, 1–16 (2017).
34. Opatova, V. & Arnedo, M. A. From Gondwana to Europe: inferring the origins of Mediterranean Macrothele spiders (Araneae : Hexathelidae) and the limits of the family Hexathelidae. Invert. Systematics 28, 361 (2014).
35. Floating islands of the world. https://www.downtoearth.org.in/coverage/floating-islands-of-the-world-8051.
36. Opatova, V. Diversity and evolutionary history of mygalomorph spiders in the Western Mediterranean and the Canary Islands= La diversidad e historia evolutiva de las arañas migalomorfas en el Mediterráneo Occidental y las Islas Canarias. (2014).
37. Opatova, V. & Št'áhlavský, F. Phoretic or not? Phylogeography of the pseudoscorpion Chernes hahnii (Pseudoscorpiones: Chernetidae). Journal of Arachnology 46, 104–113 (2018).

38. Camargo, R. da S., Forti, L. C., de Matos, C. A. O. & Brescovit, A. D. Phoretic behaviour of Attacobius attarum (Roewer, 1935)(Araneae: Corinnidae: Corinninae) dispersion not associated with predation? Journal of Natural History 49, 1653–1658 (2015).
39. Vollrath, F. & Parker, G. Sexual Dimorphism and Distorted Sex-Ratios in Spiders. Nature 360, 156–159 (1992).
40. Aisenberg, A., Viera, C. & Costa, F. G. Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider Allocosa brasiliensis (Araneae, Lycosidae). Behav Ecol Sociobiol 62, 29–35 (2007).
41. Lorch, P. D. Understanding reversals in the relative strength of sexual selection on males and females: a role for sperm competition? The American Naturalist 159, 645–657 (2002).
42. Buzatto, B. A., Haeusler, L. & Tamang, N. Trapped indoors? Long-distance dispersal in mygalomorph spiders and its effect on species ranges. J Comp Physiol A 207, 279–292 (2021).
43. Janowski-Bell, M. & Horner, N. Movement of the Male Brown Tarantula, Aphonopelma hentzi (Araneae: Theraphosidae). Journal of Arachnology 27, 503–512 (1999).
44. Kornilios, P., Thanou, E., Kapli, P., Parmakelis, A. & Chatzaki, M. Peeking through the trapdoor: Historical biogeography of the Aegean endemic spider Cyrtocarenum Ausserer, 1871 with an estimation of mtDNA substitution rates for Mygalomorphae. Molecular Phylogenetics and Evolution 98, 300–313 (2016).
45. Decae, A. E., Caranhac, G. & Thomas, G. supposedly unique case of Cyrtocarenum cunicularium (Olivier, 1811)(Araneae, Ctenizidae). Bulletin-British Arachnological Society (1982).
46. Shillington, C. & McEwen, B. Activity of juvenile tarantulas in and around the maternal burrow. The Journal of Arachnology 34, 261–265 (2006).

47. Opatova, V., Bond, J. E. & Arnedo, M. A. Uncovering the role of the Western Mediterranean tectonics in shaping the diversity and distribution of the trap-door spider genus Ummidia (Araneae, Ctenizidae). J. Biogeogr. 43, 1955–1966 (2016).
48. Milan Řezáč, Veronika Řezáčová & Pekár, S. The Distribution of Purse-Web Atypus Spiders (Araneae: Mygalomorphae) in Central Europe Is Constrained by Microclimatic Continentality and Soil Compactness. Journal of Biogeography 34, 1016–1027 (2007).
49. Pétillon, J., Deruytter, D., Decae, A., Renault, D. & Bonte, D. Habitat use, but not dispersal limitation, as the mechanism behind the aggregated population structure of the mygalomorph species Atypus affinis. Animal Biology 62, 181–192 (2012).
50. Pedersen, A. Aa. & Loeschcke, V. Conservation genetics of peripheral populations of the mygalomorph spider Atypus affinis (Atypidae) in northern Europe. Mol Ecol 10, 1133–1142 (2001).
51. Ferretti, N., Pompozzi, G., Copperi, S. & Schwerdt, L. Aerial dispersal by Actinopus spiderlings (Araneae: Actinopodidae). The Journal of Arachnology 41, 407–408 (2013).
52. Godwin, R. L. & Bond, J. E. Taxonomic revision of the New World members of the trapdoor spider genus Ummidia Thorell (Araneae, Mygalomorphae, Halonoproctidae). ZooKeys 1027, 1 (2021).
53. Decae, A. E. The genus Ummidia Thorell 1875 in the western Mediterranean, a review (Araneae: Mygalomorphae: Ctenizidae). The Journal of Arachnology 38, 328–340 (2010).
54. Hoskin, C. J., Higgie, M., McDonald, K. R. & Moritz, C. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. Nature 437, 1353–1356 (2005).
55. Opatova, V. et al. Phylogenetic Systematics and Evolution of the Spider Infraorder Mygalomorphae Using Genomic Scale Data. Syst Biol 69, 671–707 (2020).
56. Ivan Horáček, Roman Fuchs, & Pavel Hulva. Biogeografie2009. https://biogeografie2009.webnode.cz/ (2010).

57. Goldberg, E. E. & Lande, R. Species' borders and dispersal barriers. The American Naturalist 170, 297–304 (2007).
58. Hoorn, C. et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. science 330, 927–931 (2010).
59. Řezáč, M. et al. Spiders newly observed in Czechia in recent years – overlooked or invasive species? BIR 10, 555–566 (2021).
60. Dolejš, P. & Rückl, K. Křižák pruhovaný – invazní, nebo expanzivní druh? (The wasp spider – an invasive, or an expansive species?). 66, 263–265 (2018).
61. Satler, J. D., Carstens, B. C. & Hedin, M. Multilocus species delimitation in a complex of morphologically conserved trapdoor spiders (Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Aliatypus). Systematic biology 62, 805–823 (2013).
62. Arnedo, M. A. & Ferrández, M.-A. Mitochondrial markers reveal deep population subdivision in the European protected spider Macrothele calpeiana (Walckenaer, 1805) (Araneae, Hexathelidae). Conservation Genetics 8, 1147–1162 (2007).
63. Dong, Y. et al. Tectonic evolution of the Qinling orogen, China: review and synthesis. Journal of Asian Earth Sciences 41, 213–237 (2011).
64. Xu, X., Kuntner, M., Liu, F., Chen, J. & Li, D. Formation of rivers and mountains drives diversification of primitively segmented spiders in continental East Asia. Journal of Biogeography 45, 2080–2091 (2018).
65. Byrne, M. et al. Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. Molecular ecology 17, 4398 (2008).
66. Rix, M. G. et al. Post-Eocene climate change across continental Australia and the diversification of Australasian spiny trapdoor spiders (Idiopidae: Arbanitinae). Molecular Phylogenetics and Evolution 109, 302–320 (2017).

67. Bidegaray-Batista, L., Ferrández, M. Á. & Arnedo, M. A. Winter is coming: Miocene and Quaternary climatic shifts shaped the diversification of Western-Mediterranean Harpactocrates (Araneae, Dysderidae) spiders. Cladistics 30, 428–446 (2014).
68. Hedin, M., Starrett, J. & Hayashi, C. Crossing the uncrossable: novel trans-valley biogeographic patterns revealed in the genetic history of low-dispersal mygalomorph spiders (Antrodiaetidae, Antrodiaetus) from California. Mol Ecol 22, 508–526 (2013).
69. Jensen, J. L., Bohonak, A. J. & Kelley, S. T. [No title found]. BMC Genet 6, 13 (2005).
70. Vilchis-Nestor, C. A. et al. Morphological and color differences between island and mainland populations in the Mexican red rump tarantula, Brachypelma vagans. Journal of Insect Science 13, (2013).
71. Harvey, M. S. Short-range endemism amongst the Australian fauna: some examples from non-marine environments. Invertebrate Systematics 16, 555–570 (2002).
72. Pérez-Miles, F. & Perafán, C. Behavior and biology of Mygalomorphae. in Behaviour and Ecology of Spiders 29–54 (Springer, 2017).
73. Opatova, V. & Arnedo, M. A. Spiders on a Hot Volcanic Roof: Colonisation Pathways and Phylogeography of the Canary Islands Endemic Trap-Door Spider Titanidiops canariensis (Araneae, Idiopidae). PLoS ONE 9, e115078 (2014).
74. Hamilton, C. A., Formanowicz, D. R. & Bond, J. E. Species delimitation and phylogeography of Aphonopelma hentzi (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae): cryptic diversity in North American tarantulas. PloS one 6, e26207 (2011).
75. Engelbrecht, I. & Prendini, L. Cryptic diversity of South African trapdoor spiders: three new species of Stasimopus Simon, 1892 (Mygalomorphae, Ctenizidae), and redescription of Stasimopus robertsi Hewitt, 1910. American Museum Novitates 2012, 1–42 (2012).