

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Hana Večeřová

Karyotypová evoluce snovačkovitých pavouků (Araneae: Theridiidae)
Karyotype evolution of cobweb spiders (Araneae: Theridiidae)

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Martin Forman

Praha, 2023

Poděkování

Mé díky patří všem, kteří mě podporovali a sdíleli se mnou tuto studijní etapu. Jmenovitě chci poděkovat svému vedoucímu práce Mgr. Martinu Formanovi za jeho nekonečnou trpělivost, ochotu a cenné rady při zpracovávání této práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Podpis

Abstrakt

Pavouci (Araneae) patří mezi velmi diverzifikovaný řád v rámci podkmene klepítkačů (Chelicerata). Většina druhů se řadí do skupiny Entelegynae, stejně jako zástupci čeledi snovačkovitých (Theridiidae). Jejich významným rodem je *Latrodectus*, známý svojí přezdívkou „černé vdovy“. V práci jsou shrnuty základní informace o jejich biologii, fylogenezi a cytogenetice s přesahem do genomických dat snovaček a příbuzných pavouků. Přestože je cytogenetika pavouků zajímavým oborem, zejména kvůli přítomnosti neobvyklých pohlavních chromozomů, zůstávají některé otázky nezodpovězené. Základním trendem u entelegynních pavouků je snižování diploidního počtu chromozomů. Cílem práce bylo ověřit možnosti snovačkovitých (Theridiidae) jako modelového systému pro studování těchto změn. Právě rod *Latrodectus* disponuje potenciálem z důvodu překvapivě diverzifikovaných karyotypů, které jsou u Entelegynae spíše neobvyklé. I když se jedná o populární skupinu, úroveň karyotypových dat je nízká a zasloužila by si být revidována. Navzdory tomu se jeví jako slibným modelovým systémem kosmopolitní snovačka *L. geometricus* a její komparace s ostatními z rodu nebo čeledi Theridiidae. S moderními cytogenetickými metodami by mohla pomoci objasnit snižování počtu jak pohlavních, tak i nepohlavních chromozomů, ke kterému docházelo v rámci karyotypové evoluce Entelegynae.

Klíčová slova

Araneoidea, genom, *Latrodectus*, pavouci, pohlavní chromozomy

Abstract

Spiders (Araneae) are diversified order of the subphylum Chelicerata. Majority of the order belongs to group Entelegynae, as well as representatives of cobweb spider family (Theridiidae). Their noteworthy genus is *Latrodectus*, also known as “black widows“. This thesis summarizes basic information about the genus, it’s biology, phylogenetics and cytogenetics, with an overlap to genomics of cobweb spiders and their related species. Even though spiders’ cytogenetics is an interesting field, particularly due to the occurrence of unusual systems of sex chromosomes, some of the questions remain unanswered. A leading trend in entelegyne spiders is the reduction of diploid counts, where most mechanisms of the process remains unclear. Main aim of the thesis was to verify a potential of cobweb spiders as a model system for future studies of these changes. The genus *Latrodectus* may have potential because of showing suprisingly diverse karyotypes, which is unusual in Entelegynae. Despite their popularity, quality of karyotype data is poor and deserves to be revised. Nevertheless, the cosmopolitan *L. geometricus* is purposed as a keypart of promising model system for comparison of genome with modern cytogenomic approaches. Establishment of such model system could adress the questions about mechanism of karyotype and sex chromosome evolution in entelegynes.

Key words

Araneoidea, genome, *Latrodectus*, sex chromosomes, spiders

Obsah

1	Úvod	1
2	Postavení snovaček v systému.....	2
2.1	Systematické postavení pavouků.....	2
2.2	Klasifikace pavouků	3
3	Biologie snovaček.....	5
3.1	Potenciální modelové druhy u snovaček - <i>Parasteatoda tepidariorum</i>	7
3.2	Biologie rodu <i>Latrodectus</i>	7
3.2.1	Účinky jedu rodu <i>Latrodectus</i>	8
3.2.2	Sexuální strategie.....	9
3.2.3	Fylogeneze <i>Latrodectus</i>	10
3.2.4	Biogeografie	12
4	Cytogenomika snovaček.....	14
4.1	Úvod do cytogenetiky pavouků.....	14
4.2	Pohlavní chromozomy	15
4.3	Cytogenetika entelegynních pavouků.....	15
4.3.1	Cytogenetika snovaček s důrazem na rod <i>Latrodectus</i>	16
4.4	Genomika Araneoidea	18
5	Závěr.....	19
6	Seznam použité literatury	20

1 Úvod

Snovačkovití (Theridiidae) představují druhově bohatou a atraktivní čeleď v rámci entelegynních pavouků. Ti tvoří asi 80 % dosud popsáných pavouků (Kulkarni et al., 2023a). Kromě modelového druhu *Parasteatoda tepidariorum* přitahuje pozornost i rod *Latrodectus*. Ten je známý jako „černé vdovy“. Pozornost si zasloužil převážně přítomností jedu, který je vnímán jako nebezpečný a ve veřejnosti vyvolává paniku (Mammola et al., 2020). I když se může zdát, že o nich víme dost, v mnoha aspektech zůstává biologie tohoto rodu stále nedostatečně prostudovaná.

Pavouci představují zajímavou skupinu pro studium karyotypové evoluce, zejména z důvodu přítomnosti neobvyklých systémů pohlavních chromozomů (Kořínková & Král, 2013). Celkově byl k dnešnímu dni popsán karyotyp jen u 1,7 % druhů pavouků (Araujo et al., 2023; World Spider Catalog, 2023). Mezi většinu okaryotypovaných druhů patří Entelegynae. Jedna z jejich velkých evolučních linií je nadčeleď Araneoidea, mezi které řadíme právě i snovačky. Cytogenetika Araneoidea je relativně dobře prozkoumaná a mohla by představovat určitá vodítka pro určení mechanismů karyotypové evoluce Entelegynae, včetně evoluce diverzifikovaných pohlavních chromozomů.

Cílem této práce bylo na základě literární rešerše shrnout obecné poznatky z biologie a cytogenetiky snovaček, zejména populárního rodu *Latrodectus*, zasadit jej do kontextu fylogeneze a zhodnotit potenciál tohoto známého rodu pavouků jako modelové skupiny pro studium základních aspektů karyotypové evoluce entelegynních pavouků. Práce byla zpracována i s přesahem do genomiky Araneoidea.

2 Postavení snovaček v systému

2.1 Systematické postavení pavouků

Pavouci (Araneae) jsou významný řád kmene členovců (Arthropoda), který patří do monofyletické skupiny klepítkatci (Chelicerata). Do tohoto podkmene se řadí 12 terestrických řádů tradiční skupiny pavoukovci (Arachnida), jejichž monofylie je recentně zpochybňována a vztahy v rámci této skupiny jsou stále diskutovány (Sharma et al., 2014; Lozano-Fernandez et al., 2019; Ontano et al., 2021; Ballesteros et al., 2022). Jmenovitě se jedná o: bičnatce (Uropygi), krabovce (Amblypygi), krátkochvosti (Schizomida), dva řády roztočů – Acariformes a Parasitiformes, roztočovce (Ricinulei), sekáče (Opiliones), solifugy (Solifugae), štíry (Scorpiones), štírky (Pseudoscorpiones) a štírenky (Palpigrada), (Dunlop, 2010; české názvosloví dle Kůrka, 2007). Dále ještě dva mořské řády nohatky (Picnodida) a „živoucí fosílie“ ostrorepi (Xiphosura). Pavouci jsou poměrně stabilně považováni za součást monofyletické skupiny Tetrapulmonata (Shultz, 2007) společně s Amblypygi, Uropygi a Schizomida (Sharma et al., 2014). Výskyt Chelicerata se datuje od dob kambrické exploze asi před 520 miliony let (Edgecombe, 2010). První pavouci se pak objevují v době pozdního kambria – asi před 315 miliony let (Selden et al., 2014).

Na světě k roku 2023 rozeznáváme přes 51 tisíc druhů pavouků v 136 čeledích (World Spider Catalog, 2023). Jejich tělo se skládá z hlavohruď (prosoma) a zadečku (opistosoma). Hlavohruď je pokryta z dorsální části sternem a z ventrální karapaxem. Je tím pádem velmi bytelná. Chrání životně důležité orgány a zabraňuje dehydrataci (Residori et al., 2022 citující Teyssié, 2015). Na apikální straně hlavohruďi najdeme pár klepítek – chelicer, jejichž distální drápky mohou být vůči sobě postaveny rovnoběžně či protichůdně (Pechmann et al., 2010). Právě distální článek je zakončen vyústěním jedové žlázy, který odráží jejich predatorní způsob života (Lüddecke et al., 2022). Druhý pár končetin, makadla – pedipalpy, je důležitý z hlediska mechanorecepce a chemorecepce (Anton & Barth, 1993). U dospělých samců nese kopulační orgán, který je často klíčový pro druhovou determinaci. Další čtyři páry končetin jsou kráčivé. V zadečku se nachází další orgány, a na rozdíl od prosoma je měkký, zakončený snovacími bradavkami (Foelix, 2011).

2.2 Klasifikace pavouků

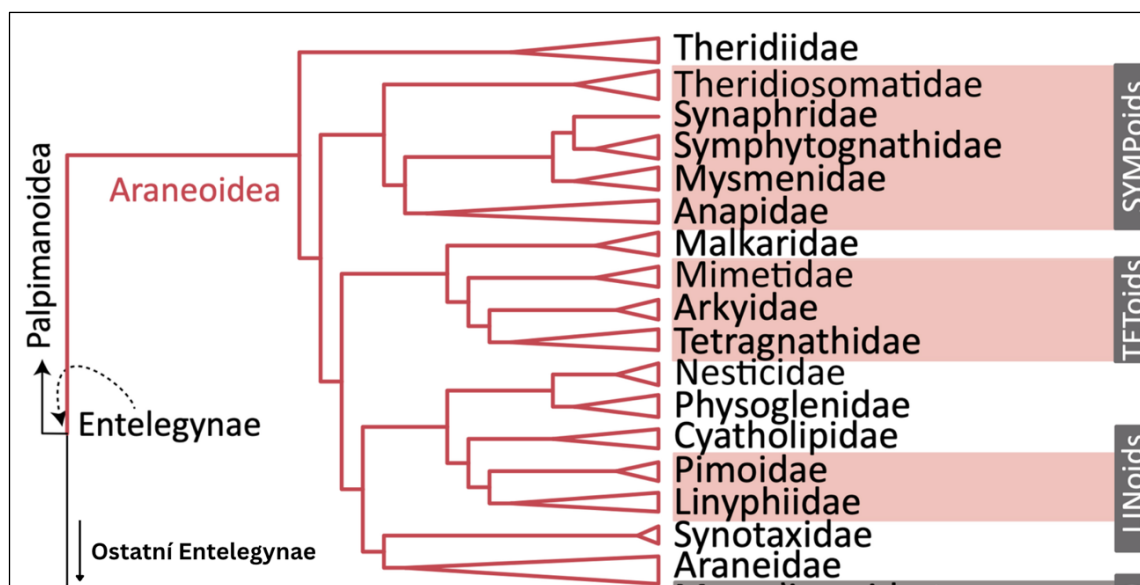
Pavouci se dělí na dva podřády Mesothelae (sklípkoši) a Opisthetae s dvěma infrařády Mygalomorphae (sklípkaři) a Araneomorphae (dvouplicní) (Kulkarni et al., 2023a). Mesothelae je bazální skupina pavouků. Jedná se o nepočtený podřád endemický pro oblast východní Asie (Xin et al., 2015). Je charakterizován článkováním zadečku a posteriorně-mediálním postavením snovacích bradavek (Selden et al., 2008; Xu et al., 2015). Mygalomorphae je bazální skupinou Opisthetae a zachovává si několik synplesiomorfii s Mesothelae - např. rovnoběžné postavení chelicer a přítomnost dvou párů plicních vaků (Selden et al., 2008). Skupina je morfologicky uniformní, což limitovalo jejich systematiku (Hendrixson & Bond, 2009). Aplikace molekulárně fylogenetických přístupů vedla k čerstvým změnám v jejich klasifikaci např. i ustanovením více než 10 nových čeledí (Opatová et al., 2020). V současnosti je rozlišováno přes 3 000 druhů ve 23 čeledí (Kulkarni et al., 2023a).

Araneomorphae představují 94 % diverzity pavouků. Jejich součástí jsou i Haplogynae, kteří se odlišují svým jednodušším kopulačním ústrojím (Platnick et al., 1991). Monofilie této bazální skupiny není recentně přijímána a skupina zahrnuje zejména Synspermiata a dvě sesterské čeledi Hypochiliidae a Filistatidae (Wheeler et al., 2017; Kulkarni et al., 2023a). Nejasné zůstávají postavení a vztahy tzv. „proto-entelegynních skupin“ a několika dříve haplogynních čeledí – např.: Leptonetidae, Austrochilidae, Gradungulidae a nadčeď Palpimanoidea (Wheeler et al., 2017; Fernández et al., 2018). Poslední jmenovaná je podle nynější analýzy sesterská k entelegynním pavoukům (Kulkarni et al., 2023a).

Entelegynní pavouci jsou pravděpodobně monofyletickou, evolučně nejvyspělejší a nejpočetnější skupinou. Zahrnují cca 80 % pavouků (Kulkarni et al., 2023a). Jsou definováni na základě morfologie pohlavních orgánů, která je komplexnější než u ostatních pavouků. Samice mají u genitálu sklerotizovanou destičku (epigynae), která navazuje na komplexnější strukturu vnitřního genitálu umožňující oplodnění skrz spermatéku vedoucí k uteru (Coddington, 2005). U samců se na bulbech nevyskytují svaly, jelikož přenos sperma zde probíhá hydraulicky (Huber, 2004). Komplexnější stavba kopulačních orgánů může umožnit i tzv. „mating plug“ (Uhl et al., 2010; viz kapitola 3.2.2). Nicméně tato strategie byla pozorována i u Haplogynae, konkrétně v jednotlivých případech u čeledi vzokanovitých (Oonopidae) (Izquierdo & Rubio, 2011). Dalším znakem jsou snovací žlázy cylindrického tvaru, které samicím pravděpodobně zajišťují lepší manipulaci s vláknem při motání kokonu (Coddington, 2005; Townley & Harms, 2020).

Entelegynní pavouci se dělí na dvě velké evoluční linie – nadčeleď Araneoidea a tzv. „RTA clade“. Větší část druhů se řadí mezi RTA klád. Ti vykazují synapomorfii v podobě retrolaterální tibiální apofýzy (Griswold et al., 1999), která stabilizuje pedipalpy při kopulaci (Coddington & Levi, 1991). Druhou početnou skupinou je nadčeleď Araneoidea, která se podle nejnovější práce skládá z 16 čeledí (Kulkarni et al., 2023a). Celkový počet je stále diskutabilní (Kulkarni et al., 2023b). Například Kuntner et al. (2023) uznávají některé podčeledi křížáků jako samostatné čeledi (Araneidae, Nephilidae, Paraplectanoidae a Phogonognathidae).

Konzistentním názorem je, že čeleď Theridiidae se v rámci fylogeneze Araneoidea nachází na bazální pozici (viz obr. 1) (Wheeler et al., 2017; Kulkarni et al., 2023b).



Obr. 1. Fylogenetické vztahy Araneoidea. Čeleď Theridiidae je na bázi nadčeledi. Čeleď Araneidae dle Kuntner et al. (2023) může zahrnovat více čeledí. Šipka pokračující k ostatním Entelegynae zahrnuje převážně druhou evoluční větev – RTA klád. Dle Kulkarni et al. 2023a, upraveno.

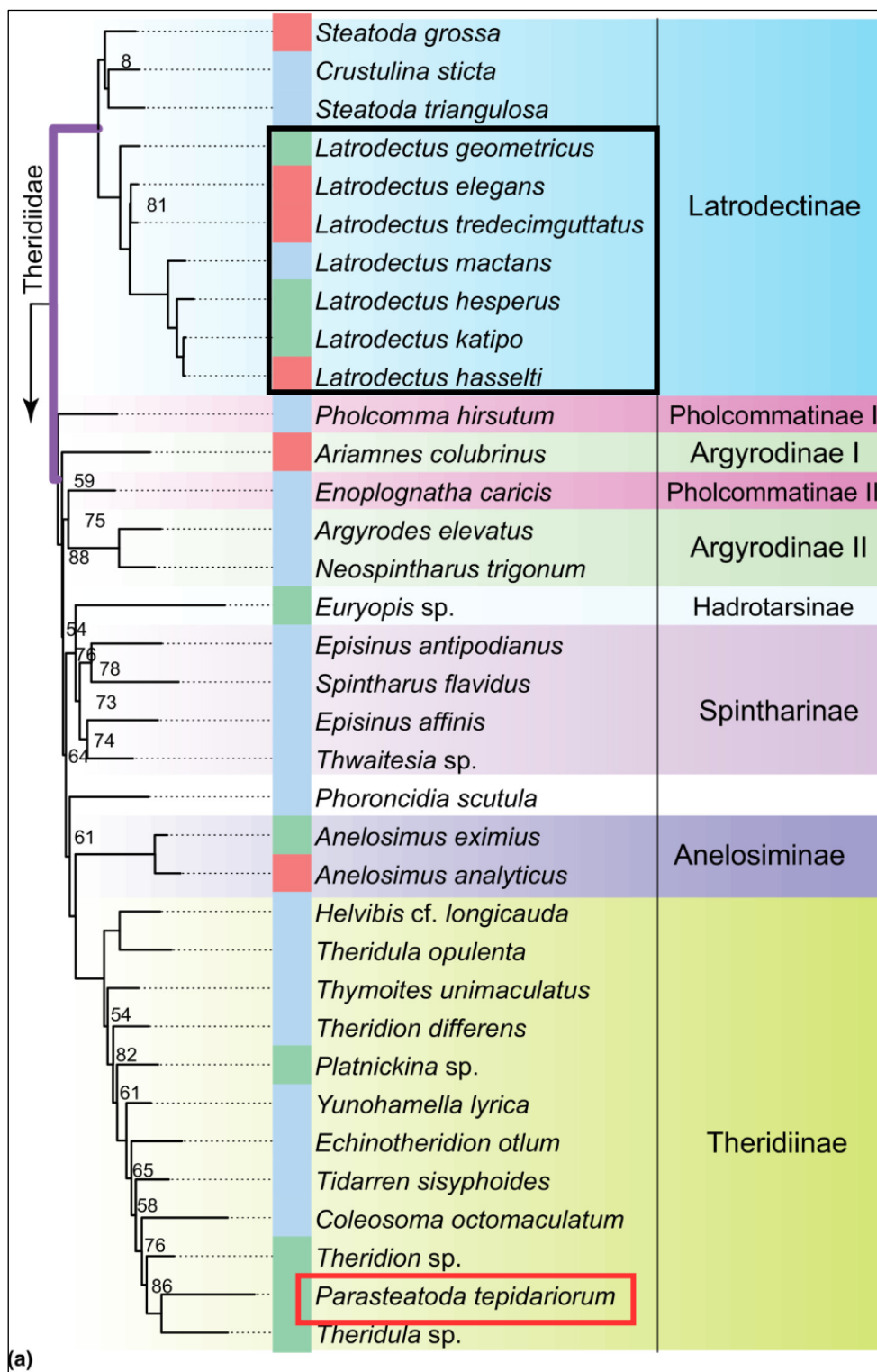
Araneoidea jsou ekribelelární pavouci, kteří loví pomocí sítí, jejichž vlákna jsou obalena lepkavými glykoproteiny (Dimitrov et al., 2017). Mezi výjimky, které síť nestaví, patří např. araneofágní čeleď Mimetidae a australští endemiti Arkyidae (Kallal et al., 2021). Společně sčítají nad 12 000 jednotlivých druhů (Hormiga & Griswold, 2014; World Spider Catalog, 2023). Mimo snovaček se v ČR vyskytují početně například čelistnatkovití (Tetragnathidae), plachetnatkovití (Linyphiidae) - jedna z našich nejpočetnějších čeledí (Česká arachnologická společnost, 2023), či křížákovití (Araneidae, resp. Araneidae a Phonognathidae sensu Kuntner et al. (2023)). Za zmínku stojí i Anapidae, Mimetidae, Mismenidae, Nesticidae a Theridiosomatidae, kteří patří spíše k vzácnějším nebo méně početným zástupcům naší fauny (Kůrka et al., 2015).

3 Biologie snovaček

Snovačkovití (Theridiidae) patří mezi menší entelegynní pavouky, kteří žijí jak ve volné přírodě, tak i synantropně (Müller, 1993). Jsou charakterističtí svým oválným abdomenem, který je výrazně vyklenut nad hlavohruď a působí tak poněkud naducaně. K roku 2023 rozeznáváme až na 2 500 druhů v 124 rodech. Jedná se tak o osmou nejpočetnější čeleď pavouků (World Spider Catalog, 2023). Předpokládá se, že druhová diverzita může dosahovat až 12 000 druhů (Agnarsson et al., 2013). To se promítá i do odlišných morfologií, ekologií či chování (Agnarsson, 2004). Jejich apomorfií je přítomnost trnů na posledním páru kráčivých končetin, díky kterému vděčí i za své anglické označení „comb-footed spiders“ (Shukla & Broome, 2007). Tyto trny slouží k lepší manipulaci s lepivými produkty agregátních žláz (Hajer & Hrubá, 2007).

Sít' má většinou podobu neuspořádané trojrozměrné struktury, která dokáže být natažená několik dní (Benjamin & Zschokke, 2002). Lepivá vlákna jsou pokládána i k zemi k efektivnímu lapení kráčejí kořisti (Liu et al., 2016). Sít' slouží jedinci i jako úkryt a tráví v ní většinu života (Kůrka et al., 2015). U *Latrodectus geometricus* byla popsána sít' dosahující výšky dvou metrů (Rueda et al., 2021).

V ČR lze narazit na 74 druhů. Nejpočetnějším rodem je *Theridion* (11 druhů), známé jsou i synantropní snovačky rodu *Steatoda*. Mezi další zajímavé zástupce patří např. rod *Argyrodes*, mezi kterými najdeme kleptoparazitické druhy, které kradou menší kořisti ze sítí jiných pavouků (Vollrath, 1979; Spear et al., 2018). Dále rod *Anelosimus*, na kterém je sledována evoluce sociálního chování (Avilés, 1997; Viera & Agnarsson, 2017). Největší pozornost je věnována snovačce skleníkové *Parasteatoda tepidariorum* a populárním „černým vdovám“, rodu *Latrodectus*, které slouží jako modelové druhy pavouků.



Obr. 2. Fylogenetický strom v rámci snovaček s vyznačenou pozicí modelových rodů *Parasteatoda* (červený rámeček) a *Latrodectus* (černý rámeček) dle Kulkarni et al. (2023a), upraveno.

3.1 Potenciální modelové druhy u snovaček - *Parasteatoda tepidariorum*

P. tepidariorum je důležitým druhem zejména z hlediska studia embryonální a vývojové biologie, jelikož se jedná o relativně snadno dostupný organismus. Je dávana do kontextu s vývojem jiných bezobratlých, jako je např. *Drosophila* (Oda & Akiyama-Oda, 2008; Kanayama et al., 2010; Oda & Akiyama-Oda, 2020). Témata, která tento druh pomáhá objasnit, jsou například vývoj snovacího aparátu, jeho morfologie, vývin, evoluce (Shultz, 1987; Mariano-Martins et al., 2020), vznik zrakového aparátu u členovců (Leite et al., 2022) i v přesahu do jiných živočišných skupin (Baudouin-Gonzalez et al., 2022), vývoj pedipalpů u samců (Quade et al., 2019) či studium exprese Hox genů u pavouků (Turetzek et al., 2024). Lze je užít ke studiu genové exprese u pavouků (Kanayama et al., 2011). Její genom byl jedním z prvních a nejlépe osekvenovaných dat u pavouků a vedl mj. k závěrům o dávné celogenomové duplikace u Chelicerata (Schwager et al., 2017).

3.2 Biologie rodu *Latrodectus*

Rod *Latrodectus* popisuje Walckenaer v roce 1805 na základě typového druhu *L. tredecimguttatus*. K dnešnímu dni rozeznáváme 35 druhů (World Spider Catalog, 2023). Pro svojí agresivní rozmnožovací strategii si vysloužily familiární název „černé vdovy“ (Garb et al., 2004). V České republice jsou jim patrně nejbližší snovačky rodu *Steatoda*, pro které v anglické literatuře můžeme najít označení „false widows“ (Liu et al., 2016), dále rody *Crustulina* a *Asagena* (Agnarsson, 2004). Společně patří do bazální podčeledi Latrodectinae (viz obr. 2).

U *Latrodectus* se na spodní straně abdomenu nachází typická skvrna ve tvaru přesýpacích hodin, jejíž barva může být od žluté (většinou u *L. pallidus*) až po tmavě červenou, v některých případech může zcela absentovat (některé populace *L. tredecimguttatus*) (Keegan, 1955). Právě na poslední zmíněný druh můžeme v jižnějších oblastech Evropy narazit (Nentwig et al., 2023). Relativně dobře mohou snášet teplotní výkyvy, například *L. hasselti* na Novém Zélandu přežívá zimu v horách pod kameny či popadaným dřevem (Forster et al., 1995). Osudným se jí však může stát dlouhý pobyt na slunci, jelikož plně tmavé zbarvení dospělců pohlcuje IR záření, světlá mláďata mají v tomto ohledu výhodu (Robinson & Robinson, 1978).

Jejich síť je obohacena o zvonovité úkryty, do kterého se může snovačka schovat (Zevenbergen et al., 2008). Preferují stavět síť v noci a světlo může jejich stavění přerušit (Benjamin & Zschokke, 2003). Jsou polyfágní a jejich potrava je rozdílná v závislosti na jejich výskytu. Vesměs se ale jedná převážně o brouky (Coleoptera), různé stejnonožce (Isopoda) či hmyz (Hexapoda) (Nyffeler et al., 1988; Hódar & Sánchez-Piñero, 2002; Salomon, 2011).

3.2.1 Účinky jedu rodu *Latrodectus*

Kromě čeledi Uloboridae, která v rámci evoluce ztrácí jedové žlázy (Opell, 1983), můžeme říct, že každý pavouk je jedovatý. Většina z nich ale nepředstavuje pro člověka žádné nebezpečí (Diaz & Leblanc, 2007). Z hlediska toxicity bývá rod *Latrodectus* považován za nebezpečný – společně například s koutníky rodu *Loxosceles* (Sicariidae), sklípkany čeledi Atracidae a některými palovčíky Ctenidae (Nentwig & Kuhn-Nentwig, 2013). Jed je obecně komplexní struktura proteinů a peptidů, kde každá má svoji roli – paralyzující, imobilizující, smrtící nebo také látky potřebné k natrávení kořisti (Caruso et al., 2021). U *Latrodectus* je důležitou složkou neurotoxin alfa-latrotoxin, který je potenciálně ohrožující pro člověka (Scheer et al., 1984). Existuje až 7 různých typů latrotoxinu svým specifickým svým účinkem i vůči korýšům a hmyzu (dle Khamtorn et al., 2020 citující Krasnoperov et al., 1990; Grishin, 1998). Mezi α -latrotoxinem a hyperglykemickými receptory u korýšů byla biochemicky popsána strukturní podobnost (Gasparini et al., 1994). Jedná se o protein velikosti asi 130 kDa (Ushkaryov et al., 2008) a v buňkách, které jej naváží na své extracelulární receptory – neurexin a latrophilin (Henkel & Sankaranarayanan, 1999) - působí nadměrnou exocytózu neurotransmiterů acetyl-cholinu, GABA a glutamátu za pomoci nescifického vázání na receptory vápenatých kanálů (Südhof, 2001; Lajus et al., 2006). Právě z toho důvodu se doporučovalo podávání 10% glukonátu vápenatého, což byla dlouhou dobu preferovaná terapie (Gilbert & Stewart, 1935; Key, 1981). Postupem času docházelo k vývinu regionálně specifických anti-sér na bázi koňských IgG protilátek (Isbister et al., 2003). Od roku 2014 však trend užívání protijedů klesá z důvodu placebem kontrolované studie, která odhalila minimální rozdíly (Isbister et al., 2014). Terapeutická indikace se nyní skládá z analgetik, antipyretik nebo léků řešící neuropatickou bolest (Sulaeman & Graudins, 2023).

Obecnými příznaky jsou bolest v oblasti kousnutí, hypertenze, bolesti svalů, hlavy a břicha připomínající zánět ledvin, teplota nad 37 °C a zvracení (Maretić, 1983; Timms & Gibbons, 1986). Vzhledem ke kardiovaskulárním projevům může připomínat i ischemickou chorobu srdeční (Shackleford et al., 2015). Tento stav můžeme odborně nazvat jako „latroductismus“. Manifestace latroductismu závisí na počtu kousnutí, velikosti jedince, množství jedu (Keegan et al., 1960) a může přetrvávat i několik dnů (Ryan et al., 2017). Nutno dodat, že jed není pouze v jedových žlázách, ale i v těle či dokonce v nakladených vajíčkách a mláďatech (Yan & Wang, 2015). Pouze u některých druhů představuje kousnutí pravděpodobně riziko. Týká se to konkrétně *L. mactans*, *L. hesperus*, *L. tredecimguttatus*, *L. indistinctus*, *L. variolus*, *L. hasselti* a *L. menavodi* (Maretić, 1983).

3.2.2 Sexuální strategie

Zajímavým jevem, docházejícím u pavouků, je sexuální kanibalismus. Jedná se o stav, kdy samice požírá partnera po páření nebo dokonce při páření (Elgar & Schneider, 2004). Tito vědci uvedli, že se může jednat o strategii samice k doplnění energie po páření. Zároveň se jedná o možnost zvýšení reprodukční úspěšnosti pro samce. Živiny, které předá svojí sebeobětí samici, slouží k vývoji potomků (Miller, 2007). Typicky toto chování převažuje u druhů, které mají výraznější velikostní sexuální dimorfismus. Ten je i u rodu *Latrodectus* (Wilder & Rypstra, 2008). Na druhou stranu lze argumentovat zkušenostmi z chovu, kde samci a samice spolu koexistují i delší dobu pospolu (Gruchala, Macík, osobní komunikace). Tato koexistence byla popsána i v přírodě u *L. katipō* (Costall & Death, 2009).

Námluvy u *L. hasselti* probíhají ve třech stádiích. V prvním stádiu potřebuje samec zpovzdálí získat pozornost samice. Tahá za síť, okusuje ji, hází na ni vlastní produkty snovacích bradavek či mává končetinami. Ve druhém stádiu dochází k fyzickému kontaktu obou jedinců. Ve třetím samec rozpoznává epigynu a provádí další sérii akcí, které autor popisuje jako boxování, klepání či dělání kliků (Forster, 1992). Během kopulace *L. hasselti* a *L. geometricus* byl pozorován fenomén, kdy se sám samec nabízí samici jakožto oběť tím, že se k ní během páření přetočí – tzv. „somersault behavior“ - a nechává samici, aby ho přímo požírala u kopulace (Forster, 1992; Segoli et al., 2008). Na sekundárních pohlavních orgánech, bulbech, můžeme na koncích najít oblast apikálního skleritu, který má při kopulaci tendenci se zlomit a fungovat jako zátka. Bylo tak pozorováno např. u *L. hasselti* (Snow et al., 2006) či *L. mactans* (Breene, & Sweet, 1985). Jev tzv. „mating pluggingu“ znesnadňuje oplodnění samice jiným samcem (Snow, 2004; Miller, 2007; Segoli et al., 2008) a byl popsán i u čeledi Nephilidae (Kuntner et al., 2009). Tento přístup bychom mohli označit za „kopulační sebevraždu“. Samec nemá co ztratit, jelikož po mutilaci pedipalpů není možné oplodnit další samici (Andrade, 1996). Proces byl pozorován u *L. hasselti* (Forster, 1992) a *L. geometricus* (Segoli et al., 2008), chybí například u *L. hesperus* (Baruffaldi & Andrade, 2020). Samotné páření trvá 5 až 30 minut (Forster, 1992). Důvod, zdali bude samec sežrán či nikoliv, je nejasný. Teorií je v rámci pavouků více. Jedna z počátečních tento jev obhajovala nevybitou agresí z juvenilního stádia (Arnqvist & Henriksson, 1997). Existuje i teorie ohledně preference určitého morfotypu (Prenter et al., 2006) či momentální dostupnost potravy u samic (Wilder et al., 2009).

U samic *L. geometricus* mohou být kopulační orgány zcela vyvinuty již v pozdním subadultním stádiu. Samec se chelicery dokáže prokousat budoucím atriem a má tak výhodu nad ostatními samci, protože samici oplodní dřív než v její dospělosti. Tento typ kopulace se

označuje jako „immature mating“ (Sentenská et al., 2021). Je to riskantní strategie, i když je pro samce z hlediska mortality a oplození celkově úspěšnější. Samec ale může narazit na příliš mladou samici a v takovém případě jeho počínání končí fatálně (Biaggio et al., 2016).

Kokon je většinou okolo 10 mm velký, kulatého až hruškovitého tvaru a bílo-žluté barvy. (Abalos, 1962). Jeden z posledních popsáných druhů *L. umbukwane* má kokon až zářivě fialové barvy (Wright et al., 2019) a u *L. geometricus* byly pozorovány na kokonech trnité výběžky (Makover et al., 2019). Vzhled kokonů tak může být slibným znakem pro systematiku rodu (Rueda et al., 2021).

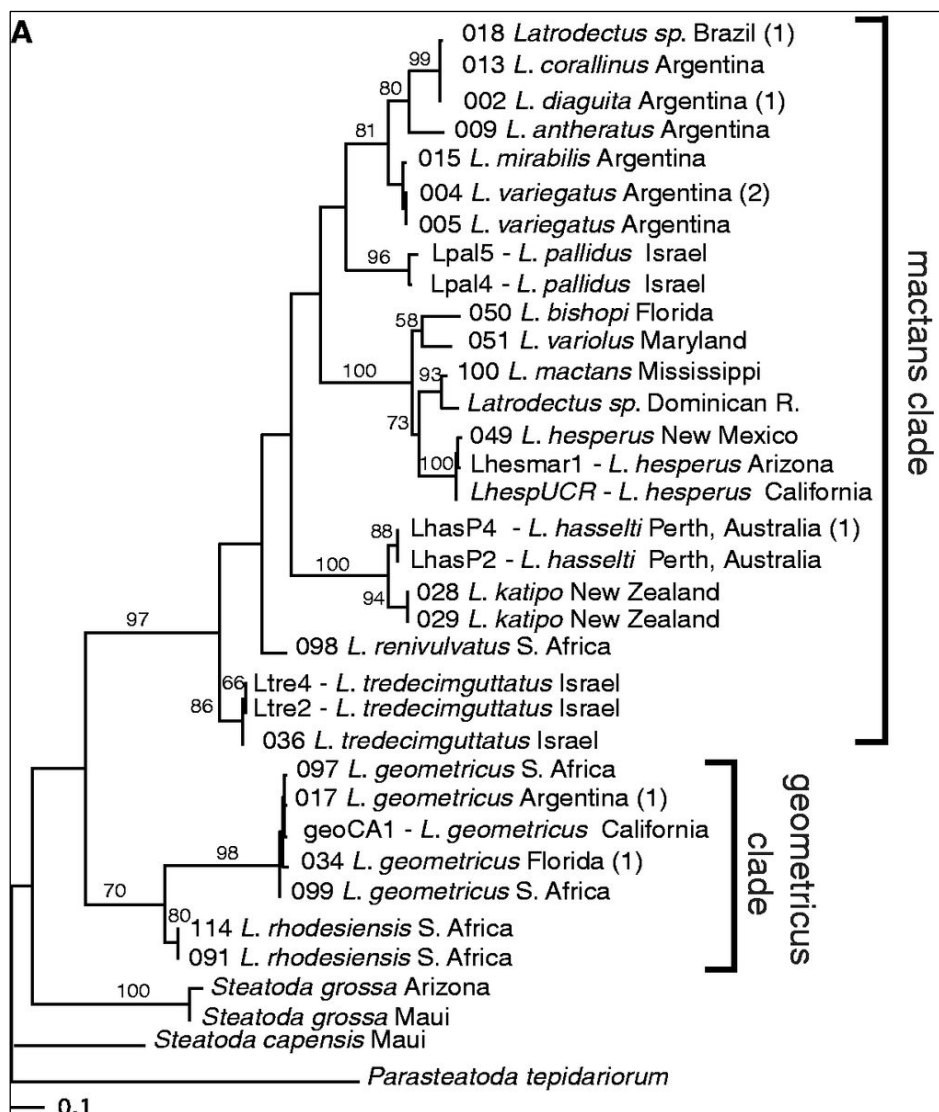
3.2.3 Fylogeneze *Latrodectus*

K dnešnímu dni rozeznáváme 35 druhů rodu *Latrodectus* (World Spider Catalog, 2023). Jejich klasifikace prošla chaotickým vývojem, jelikož morfologicky jsou jednotlivé druhy velmi podobné, a to i v detailech jako jsou trny na končetinách. Překážky představují i barevné variability v rámci druhu (Lotz, 1994). Spolehlivý přístup určení druhu je na základě genitálu (Levi, 1959). I tento významný arachnolog narážel na své limity, a proto většinu určil jako *L. mactans*. Jeho práce byla dál zpřesňována a o zhruba 20 let později uznává, že „nějakou dobu je zřejmé, že moje závěry byly chybné“ (Lotz, 1994 citující Levi, 1983). Je to jeden z důvodů, proč je vhodné morfologii doplnit o další charakteristiky, jako molekulární analýzy, ekologické a etologické vlastnosti (Rueda et al., 2021).

První pokus o klasifikaci rodu shrnuje ve své práci Lotz (1994), který se zabýval zejména jihoafrickými druhy. Rozdělil rod do dvou skupin - *L. geometricus* a *L. tredecimguttatus*. Toto dělení bylo potvrzeno i na základě dalších molekulárně fylogenetických analýz, např. cytochrom oxidázou I (COI). Dneškem jsou všeobecně přijímány klády *L. geometricus* a *L. mactans* (viz obr. 3), kam patří původní druhy skupiny *L. tredecimguttatus* (Garb et al., 2004). Do kládu „*geometricus*“ řadíme jihoafrické, resp. kosmopolitní druhy *L. geometricus* a *L. rhodesiensis* (Garb et al., 2004), dále pak *L. umbukwane* – nedávno popsáný druh (Wright et al., 2019). Jedinci tohoto druhu obývají zalesněné písčité oblasti v jihoafrické provincii KwaZulu-Natal, kde se vyskytuje i kriticky ohrožená vegetace. Samice jsou v porovnání s ostatními druhy kládu nápadně větší a lze je rozlišit na základě morfologie vnitřních pohlavních orgánů. Samci jsou naopak menší než jiné africké druhy *Latrodectus* a mají jinou morfologii embolů a bílo-žluté zbarvení blízko plicních vaků (Wright et al., 2019).

Do skupiny *L. mactans* patří patrně většina zbylých druhů. Lze tak usuzovat na základě molekulárně fylogenetických dat (Garb et al., 2004; Rueda et al., 2021), fylogenomických dat pro *L. elegans* (Kulkarni et al., 2023a) nebo na základě morfologické podobnosti, jako například u *L. lilianae* z Pyrenejského poloostrova. Tento druh má největší podobnost s blízkovýchodní *L. ravivensis*, kde jako jediný rozdíl autor popisuje plochou poslední kličku vulvy (Melic, 2000), pravděpodobně tedy bude náležet kládu *mactans*. Sem patří i jihoafričtí *L. indistinctus*, *L. karrooensis* a *L. renivulvatus* (Lotz, 1994; Garb et al., 2004). Zatím nedefinované postavení v kládech mají pouze *L. apicalis*, *L. dahli*, *L. erythromelas*, *L. hystrix*, *L. obscurior*, *L. quartus*.

Počet druhů *Latrodectus* stále není finální. V roce 2021 byly v Kolumbii popsány dva nové druhy z kládu *mactans* - *L. garbae* a *L. hurtadoi* (Rueda et al., 2021). Oba preferují sušší habitaty, často pod kameny či na skalách. *L. garbae* byla nalezena sympatricky s *L. geometricus*. Nejbližší příbuzní *L. garbae* byly druhy z blízké oblasti – *L. corallinus* a *L. curacaviensis*. Pro *L. hurtadoi* byla určena největší molekulární podobnost s *L. hesperus* – druh spíše Severní Ameriky (Rueda et al., 2021). Při psaní této práce byl dokonce v oblasti jihozápadního Mexika uznán nový druh *L. occidentalis*, který je pravděpodobně blízkce příbuzný *L. mactans*, ale liší se od sebe délkou femurů a velikostí epyginy (Valdez-Mondragón & Cabrera-Espinosa, 2023; World Spider Catalog, 2023).

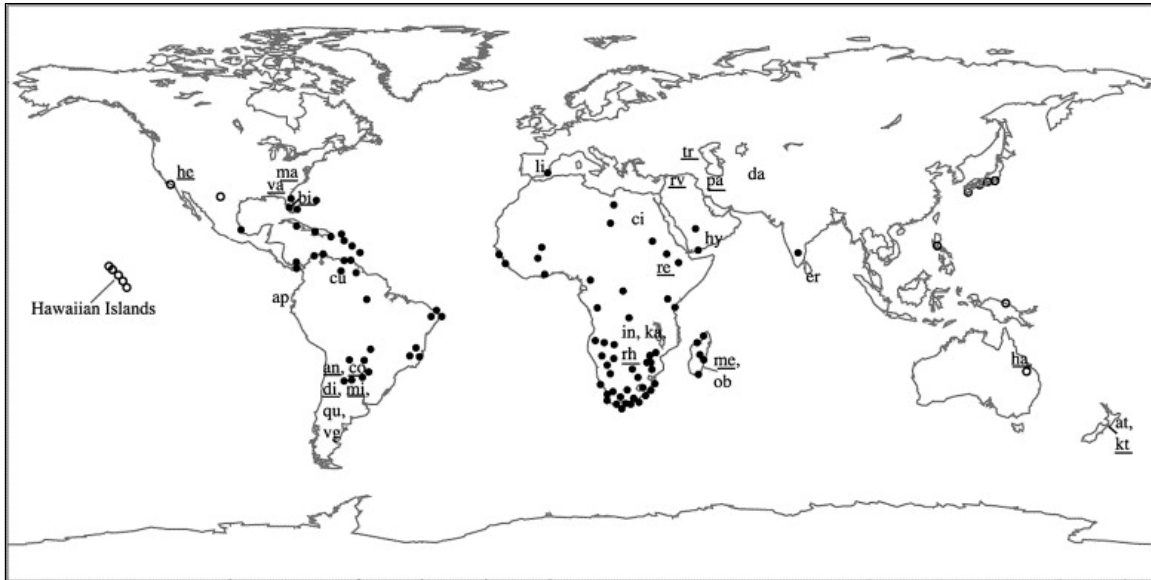


Obr. 3. Fylogenetický strom *Latrodectus* dle Garb & Hayashi (2013) s vyznačeným řazením na klády *mactans* a *geometricus*. Upraveno.

3.2.4 Biogeografie

Geograficky najdeme *Latrodectus* kosmopolitně v teplejších oblastech (viz obr. 4). Jedním z faktorů je i disperse člověkem. Druh *L. hasselti* byl například považována za endemita Austrálie, avšak v průběhu let byla pozorována v Japonsku (Ono, 1995) či na Novém Zélandu, kde její invaze ohrozila místní endemitní druh *L. katipō* (Forster, 1992). Dalším importovaným druhem je třeba *L. hesperus* v souvislost s dovozem hroznů z Kalifornie do Japonska (Garb et al., 2004 citující Reed & Newland, 2002). Mezi dnes už prakticky kosmopolitní druh patří *L. geometricus*. Přestože její popis byl na základě materiálu z Jižní Ameriky, dle Garb et al. (2004) je její původní výskyt pravděpodobně v oblasti jižní Afriky, což by potvrzovala i přítomnost příbuzných druhů v tomto regionu (Lotz, 1994; Garb et al., 2004; Wright et al., 2019).

Postupem času probíhala invaze tohoto druhu například na Havajské ostrovy (Pinter, 1980), Japonsko (Ono, 1995), Austrálii (Framenau, 2023), Severní Ameriku (Brown et al., 2008) a se sporadickými nálezy na území Evropy (Nentwig et al., 2023) (Obr. 4). Dalším jevem, který přispívá disperzi, je tzv. „ballooning“, kdy převážně juvenilní jedinci využívají možnost pasivního přesunu vzduchem (Szymkowiak et al., 2007; Simonneau et al., 2016).



Obr. 4. Distribuce jednotlivých druhů *Latrodectus*. Černé tečky představují přirozený výskyt *L. geometricus*, nevyplněné tečky jejich výskyt introdukovaný člověkem. Zkratky ostatních druhů popsáné do roku 2004 – *Vysvětlivky*: an., *L. antheratus*; ap., *L. apicalis*; at., *L. atritus*; bi., *L. bishopi*; ci., *L. cinctus*; co., *L. corallinus*; cu., *L. curacaviensis*; da., *L. dahli*; di., *L. diaguita*; er., *L. erythromelas*; ha, *L. hasselti*; he, *L. hesperus*; hy, *L. hystrix*; in, *L. indistinctus*; ka, *L. karoensis*; kt, *L. katipo*; li, *L. lilianae*; ma, *L. mactans*; me, *L. menavodi*; mi, *L. mirabilis*; ob, *L. obscurior*; pa, *L. pallidus*; qu, *L. quartus*; re, *L. renivulvatus*; rv, *L. revivensis*; rh, *L. rhodesiensis*; tr, *L. tredecimguttatus*; vg, *L. variegatus*; va, *L. variolus*. Dle Garb et al. (2004).

4 Cytogenomika snovaček

4.1 Úvod do cytogenetiky pavouků

První záznam z cytogenetiky pavouků je z roku 1885, kde J.B. Carnoy pozoruje chromozomy u *Tegenaria atrica* (Agelenidae, nyní jako *Eratigena atrica*) (Carnoy, 1885; Araujou et al., 2012). Doposud bylo okaryotypováno 872 druhů z 84 čeledí. Nejvíce dat bylo získáno z čeledi Salticidae (171 druhů), Lycosidae (85 druhů) a Pholcidae (67 druhů), která je nejvíce prostudovanou čeledí haplogynních pavouků (Araujo et al., 2023). Obecně karyotypy pavouků vykazují velkou rozmanitost, kterou si lze demonstrovat na hlavních evolučních liniích.

Sklípkoši jsou málo probádaní a byla publikována data pouze u jednoho druhu *Heptathela kimurai* (Heptatheliade) ($2n♂ = 96$, Suzuki, 1954). Další bazální skupinou jsou Mygalomorphae, kde v karyotypech převažují dvouramenné chromozomy (Král et al., 2013). Dosahují velkého rozpětí počtů chromozomů $2n♂ = 14$ u *Atypus affinis* (Atypidae) (Řezáč et al., 2006) a *Ischnothele caudata* (Ischnothelidae) do 128 *Cyclocosmia siamensis* (Halanoproctidae) (Král et al., 2013).

U haplogynních pavouků je $2n$ samců od 5 (*Afrilobus* sp. (Orsolobidae)) do 152 (*Caponia natalensis* (Caponiidae)) (Král et al., 2019). Extrémně zvýšený počet chromozomů má pravděpodobně na svědomí polyploidizace genomu u Caponiidae (Král et al., 2019). Tato situace je výjimečná, jelikož chromozomy těchto pavouků většinou dosahují obvykle do 30 chromozomů (Araujo et al., 2023). Morfologie chromozomů u Haplogynae je převážně dvouramenná (Ávila Herrera et al., 2021). U nadčeledi Dysderopidea byla popsána přítomnost holokinetických chromozomů (Diaz & Saez, 1966; Král et al., 2006, Král et al., 2019). U většiny eukaryotních organismů se nachází monocentrické chromozomy, kdy je kinetochor lokalizován v oblasti centromery. V případě holokinetických chromozomů dochází k tvorbě této struktury po celé délce chromozomu (Mola & Papeschi, 2006). Holokinetické chromozomy Dysderoidea mohly vzniknout fúzí monocentrických chromozomů, což by mohlo vysvětlovat i nižší počet chromozomů v tomto kládu (Král et al., 2019). U nejprostudovanější čeledi Dysderidae docházelo sekundárně k navýšení počtu chromozomů rozpadem holokinetických chromozomů - například u *Dysdera longirostris*, kde bylo u samců $2n = 40$ (Řezáč et al., 2007).

4.2 Pohlavní chromozomy

Pavouci mají rozmanité systémy pohlavních chromozomů. Jako výchozí (ancestrální) je u pavouků systém X_1X_20 (Suzuki, 1954) a většina sdílí tento systém (Araujo et al., 2012; Kořínková & Král, 2013). Označení 0 v systému značí absenci Y chromozomu (White, 1977). V tomto systému nacházíme u samce dva nehomologní pohlavní chromozomy X_1X_2 a u samic $X_1X_1X_2X_2$. Vznik systému je nejasný (Král et al., 2006; Král et al., 2013). Mohl vzniknout rozpadem dvouramenného chromozomu X (Pätau, 1948; Bole-Gowda, 1950) nebo non-disjunkcí akrocentrického X chromozomu v systému $X0$ a následnou diferenciací zcela nového pohlavního chromozomu X (Postiglioni & Brum-Zorrilla, 1981). Chromozomy X_1X_2 vykazují nízkou míru homologie (Sheffer et al., 2022). To může nahrávat teorii, že spíše než non-disjunkcí došlo k rozpadu X chromozomu. Systém X_1X_20 se dále vyvíjel. Docházelo ke zmnožení X chromozomu například na $X_1X_2X_30$ i více (Araujo et al., 2012). Pomyslným rekordmanem je sklípan *Macrothele gigas* (Macrothelidae), jehož systém pohlavních chromozomů je $X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7X_8X_9X_{10}X_{11}X_{12}X_{13}0$ (Král et al., 2013).

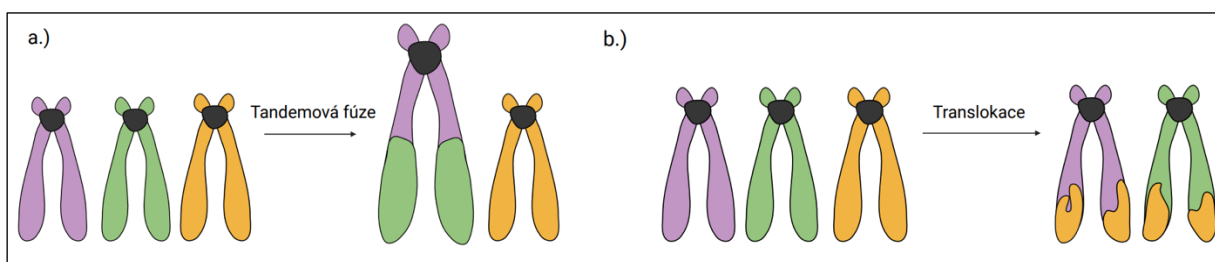
Sekundárně u některých skupin pavouků vznikl pohlavní chromozom Y. Například u sklípanů docházelo ke vzniku neo-pohlavních systémů XY u *A. affinis* (Řezáč et al., 2006) nebo $X_1X_2X_3Y$ u *Atropothele socotrana* (Barychelidae) (Sember et al., 2020). U haplogynních pavouků s monocentrickými chromozomy je široce rozšířen systém X_1X_2Y s obvykle drobným chromozomem Y (Král et al., 2006). Tento systém se mohl dále vyvíjet, ztrácel se Y chromozom až na $X0$ nebo se počet pohlavních chromozomů zvětšoval – např. u třesavek (Král et al., 2006; Ávila Herrera et al., 2021) nebo u Caponiidae, kde opakované polyploidizace a následné přestavby vyústily až v systém o deseti X a dvou Y (Král et al., 2019).

4.3 Cytogenetika entelegynních pavouků

Nejvyšším počtem studovaných druhů jsou z hlediska cytogenetiky u pavouků Entelegynae, kteří i přes extrémní druhovou diverzitu mají poněkud konzervativnější karyotypy. Morfologie chromozomů je téměř výlučně akrocentrická. Pro samce se $2n$ pohybuje mezi 10-52 chromozomy s průměrným počtem 27 (Král et al., 2006; Šťáhlavský et al., 2020). Ancestrálním stavem je $2n♂ = 42$ akrocentrických chromozomů (Král et al., 2006; Kořínková & Král, 2013). Postupem evoluce dochází u entelegynních pavouků ke snižování počtu chromozomů při zachování akrocentrické morfologie. K tomu mohlo dojít v důsledku tandemových fúzí (Suzuki, 1954) (viz obr. 5) nebo centrickou fúzí s následnými pericentrickými inverzemi (White, 1977; Kořínková & Král, 2013) a v úvahu připadají

i postupné translokace (viz obr. 5) (Šťáhlavský et al., 2020). S akrocentrickou morfologií chromozomů je obtížné zvětšit své $2n$ z důvodu tvorby acentrických fragmentů při rozpadu. (Schubert & Lysak, 2011; Šťáhlavský et al., 2020). Kvůli tomu jsou všeobecně karyotypy Entelegynae konzervativní. Časté je stejné nebo velmi podobné $2n$ pro zástupce stejné čeledi (Šťáhlavský et al., 2020; Araujo et al., 2023). Dvouramenné chromozomy jsou u entelegynních pavouků velmi vzácné. Nejčastěji vznikají centrickými fúzemi (Rowell, 1985; Stávale et al., 2011; Mlnářiková, 2023).

Jako systém pohlavních chromozomů převažuje X_1X_20 , častý je i $X_1X_2X_30$ (Araujo et al., 2012), $X_1X_2X_3X_40$ (Datta & Chatterjee, 1988; Souza et al., 2021) je spíše vzácnější. Běžná u entelegynních pavouků je i redukce na $X0$ - obzvláště u Oxyopidae (Chen, 1999; Stávale et al., 2011) a Uloboridae (Datta & Chatterjee, 1983). I v tomto případě je u většiny Entelegynae s $X0$ akrocentrická morfologie pohlavního chromozomu (Araujo et al., 2023). Přestavbami mezi pohlavními chromozomy a autozomy vznikají u Entelegynae i neo-pohlavní systémy s chromozomem Y. Konkrétně u třech čeledí – Salticidae (Maddison, 1982; Maddison & Leduc-Robert, 2013), Agelenidae (Král, 2007) a Sparassidae (Rowell, 1985; Sharp & Rowell, 2007).



Obr. 5. Schéma mechanismů vedoucí ke snižování chromozomů. a.) Pomocí fúze, b.) Pomocí série translokací.

4.3.1 Cytogenetika snovaček s důrazem na rod *Latrodectus*

Ze 2 541 snovačkovitých pavouků (World Spider Catalog, 2023) bylo cytogeneticky analyzováno pouhých 34. Ve většině případů se karyotyp u samců skládal z 22 akrocentrických autozomů s pohlavním systémem X_1X_20 (Araujo et al., 2023). Tento typický karyotyp má i zmíněný druh *P. tepidariorum* (Suzuki, 1954). Nejvíce chromozomů bylo uvedeno u turecké populace *Theridion pictum*, kde bylo u samce popsáno $2n = 29$, $X0$ (Taşdemir et al., 2012). Tento údaj je však velmi pochybný, jelikož v téže práci je karyotyp samice $2n = 23$ a obrazová dokumentace není kvalitní. Neobvyklý karyotyp byl nalezen například u zástupců rodu *Argyrodes*, kde pericentrické inverze vedly ke vzniku karyotypu plně nasycenému dvouramennými chromozomy. Konkrétně tomu bylo u *A. elevatus* (Stávale et al., 2010).

Zde je to dosud jediný záznam výskytu pericentrických inverzí u Entelegynae. U několika zástupců tohoto rodu byl zaznamenán i pohlavní systém X0 (Šťáhlavský et al., 2020).

Oproti ostatním snovačkám vykazují karyotypy rodu *Latrodectus* neobvyklou variabilitu (Tab. 1). První data pochází z abstraktu z roku 1980, kde bylo okaryotypováno 5 druhů (Martindale, 1980). Bohužel se ve všech případech jednalo o samice, takže nemohl být stanoven systém pohlavních chromozomů. Autor zde studoval dvě populace označené jako *L. mactans*. V případě australské *L. mactans* se pravděpodobně jedná o jiný druh. Na základě biogeografických dat (viz kapitola 3.2.4) a v minulosti nejasných určovacích znaků (viz kapitola 3.2.3) se lze domnívat, že Martindale (1980) popsal karyotyp *L. hasselti*. Jediné vyskytující se druhy v Austrálii jsou *L. geometricus* a právě *L. hasselti* (Framenau, 2023). U druhu označeného jako *L. mactans USA* se jeho práce neshoduje s novějšími daty Ault et al. (2017). Nelze vyloučit chybu Martindale (1980). Získat kvalitní preparáty ze samic je obtížné (Forman, osobní komunikace) a s jistotou nelze vyloučit ani polymorfismus nebo skrytou druhovou diverzitu *L. mactans*. Neobvykle nízké $2n$ bylo zjištěno u samic zástupců kládu *geometricus* (*L. geometricus* a *L. rhodensiensis*). Karyotyp prvně jmenované - *L. geometricus*, s byl spolehlivě zdokumentován a potvrzen jako $2n_{\text{♂}} = 17$ a také byla prokázána přítomnost systému X0 (Zhao et al., 2010). Naopak nejvíce chromozomů u snovaček ($2n_{\text{♂}} = 26$, X_1X_2O) bylo zdokumentováno u třech druhů – *L. mactans*, *L. hesperus* a *L. cf. curacaviensis* (Araujo et al., 2010; Zhao et al., 2010; Ault et al., 2017), kdy se jedná o vyšší $2n$ než je obvyklé u ostatních snovačkovitých.

Druh	$2n_{\text{♂}}$	$2n_{\text{♀}}$	Pohlavní chrom.	Zdroj	
<i>L. geometricus</i>	17	18	X0	Martindale, 1980; Zhao et al., 2010	klád <i>geometricus</i>
<i>L. rhodensiensis</i>	?	16	?	Martindale, 1980	
<i>L. cf. curacaviensis</i>	26	28	X_1X_2O	Araujo et al., 2010	klád <i>mactans</i>
<i>L. elegans</i>	?	28	?	Wang et al., 2022	
<i>L. hasselti</i> ⁽¹⁾	?	24	?	Martindale, 1980	
<i>L. hesperus</i>	26	28	X_1X_2O	Zhao et al., 2010	
<i>L. indistinctus</i>	?	28	?	Martindale, 1980	
<i>L. mactans</i>	?	26	?	Martindale, 1980	
<i>L. mactans</i>	26	28 ⁽²⁾	X_1X_2O	Ault et al., 2017	

Tab. 1. Přehled karyotypů jednotlivých druhů *Latrodectus*. (1); původně uvedeno jako *L. mactans Australia*, ale pravděpodobně se bude jednat o *L. hasselti* (viz text), (2); odvozený počet chromozomů

4.4 Genomika Araneoidea

Velikost genomu zástupců rodu *Latrodectus* byla stanovena pomocí densitometrie. U pěti druhů rodu *Latrodectus* byla C-hodnota (haploidní velikost genomu) mezi 980 Mbp (*L. mactans*, *L. hasselti*) po 1 506 Mbp (*L. geometricus*) (Gregory, 2003; Rasch & Connelly, 2005). Ve srovnání s pavouky se jedná spíše o menší genomy. Ty jsou u Araneoidea častější než u ostatních skupin (Gregory, 2003; Král et al., 2019). Signifikantní pokrok proběhl v poslední době v sekvenacích genomů. Celkový počet anotovaných genomů pro pavouky byl 44 druhů (NCBI, n.d.). Araneoidea jsou tak velmi dobře pokrytou skupinou s 22 druhy (Tab. 2). Pro rod *Latrodectus* jsou sekvenční data dostupná u 5 druhů. Až na úroveň chromozomů byl složen genom pouze u *L. elegans* (Wang et al., 2022). U ostatních druhů z rodu *Latrodectus* takové pokrytí zatím nebylo možno. Dalším dobře složeným genomem je u snovačky rodu *Parasteatoda* (Gendreau et al., 2017; Schwager et al., 2017; Sheffer et al., 2021). Bohužel u snovaček zatím nedošlo k identifikaci sekvencí vázaných na pohlavní chromozomy. Jediným zástupcem s určenou sekvencí pohlavních chromozomů je u Araneoidea křížák *Argiope bruennichi* (Sheffer et al., 2021).

Čeď	Druh	vel. gen. (Mb)	CG v %	CHLA	Metoda	Zdroj
Araneidae	<i>Araneus ventricosus</i>	3 657	31,9		I-NS; MN	Kono et al., 2019
Araneidae	<i>Argiope argentata</i>	1 901	29,5		I-HSQ	Baker et al., 2022
Araneidae	<i>Argiope aurantia</i>	1 838	28,9		I-HSQ	Baker et al., 2022
Araneidae	<i>Argiope bruennichi</i>	1 778	29,5	✓	PB; A2	Sheffer et al., 2021
Araneidae	<i>Argiope trifasciata</i>	1 880	27,9		I-HSQ	Baker et al., 2022
Araneidae	<i>Caerostris darwini</i>	1 502	29,8		I-NS; GON	Kono et al., 2021b
Araneidae	<i>Caerostris extrusa</i>	1 421	29,6		I-NS; GON	Kono et al., 2021b
Linyphiidae	<i>Hylyphantes graminicola</i>	936,1	32,7	✓	PB-S2; Illumina	Zhu et al., 2022
Linyphiidae	<i>Oedothorax gibbosus</i>	821,4	32	✓	PB-S	Hendrickx et al., 2021
Nephilidae	<i>Nephila pilipes</i>	2 695	29,7		I-NS; GON	Kono et al., 2021a
Nephilidae	<i>Trichonephila clavata</i>	2 498	31		I-NS; GON	Kono et al., 2021a
Nephilidae	<i>Trichonephila clavipes</i>	2 874	32,2		I-NS; GON	Kono et al., 2021a
Nephilidae	<i>Trichonephila inaurata</i>	2 507	29,5		I-NS; GON	Kono et al., 2021a
Tetragnathidae	<i>Meta boumeti</i>	1 383	35,7	✓	?	Henriques & Sivell, 2022
Tetragnathidae	<i>Metellina segmentata</i>	1 665	35,7	✓	PB; A2	NCBI, 2022
Tetragnathidae	<i>Tetragnatha kauaiensis</i>	1 086	19,4		Illumina; DT	Cerca et al., 2021
Tetragnathidae	<i>Tetragnatha versicolor</i>	1 068	33,5		PB-S; I-NO	Adams et al., 2023
Theridiidae	* <i>Anelosimus studiosus</i>	2 033	21,2		I-HSQ	Purcell & Pruitt, 2019
Theridiidae	<i>Latrodectus elegans</i>	1 559	27,8	✓	OX	Wang et al., 2022
Theridiidae	<i>Latrodectus geometricus</i>	1 685	27		I-HSQ	Baker et al., 2022
Theridiidae	<i>Latrodectus hesperus</i>	1 234	27,9		Illumina	Tong et al., 2020
Theridiidae	<i>Parasteatoda lunata</i>	1 411	29,4	✓	PB; A2	NCBI, 2023
Theridiidae	<i>Parasteatoda tepidariorum</i>	1 229	29,7		I-HSQ	Gendreau et al., 2017

Tab. 2. Seznam sekvenovaných pavouků v rámci Araneoidea. Vzorek *Anelosimus studiosus* (*) byl kontaminován, což může ovlivnit přesnost dat. Vysvětlivky: CHLA, chromosome level assembly; A2, Arima 2; DT, Dovetail; GON, ONT GridION; I-HSQ, Illumina HiSeq; I-NO, Illumina NovaSeq; I-NS, Illumina NextSeq 500; MN, MinION; OX, Oxford Nanopore; PB, PacBio; PB-S, PacBio Sequel; PB-S2, PacBio Sequel II. Převzato a upraveno z NCBI (n.d.)

5 Závěr

Snovačky rodu *Latrodectus* stále nenarazily na svůj limit poznatků – jak z hlediska biologie, počtu druhů, tak i z hlediska cytogenetiky a genomiky. Jejich dělení na klády *geometricus* a *mactans* je však vhodným řešením, jak tento rod přehledně rozdělit. Tyto dva klády se odlišují počtem chromozomů, kdy u kládu *geometricus* pozorujeme číslo nižší a u kládu *mactans* číslo vyšší. Toto snižování chromozomů se pravděpodobně promítlo i v systému pohlavních chromozomů, kdy došlo ke snížení X_1X_20 na $X0$. I přes nízkou prostudovanost cytogenetiky *Latrodectus* je tento trend viditelný. I když by jistě bylo žádoucí doplnit karyotypová data o další zástupce a zpřesnit existující data (např. systémy pohlavních chromozomů), cytogenetika by mohla představovat vhodný doplněk k lepšímu pochopení systematiky tohoto rodu. Rozdíly v počtu $2n$ jsou u jiných rodů entelegynních pavouků spíše neobvyklé.

Redukce $2n$ je všeobecně přijímaný názor o karyotypové evoluci entelegynních pavouků. Mechanismy, kterými k ní dochází, nejsou známe. Mohlo by se jednat o fúzi nebo postupný přenos genetického materiálu. Rod *Latrodectus* by mohl být do budoucna zajímavým modelovým systémem pro vyřešení tohoto dilema. Konkrétním postupem by mohlo být dokompletování genomu kosmopolitní *L. geometricus*, s redukováným $2n$ a systémem $X0$, na úroveň chromozomů. Její porovnání s druhem s vyšším počtem $2n$ a systémem X_1X_20 , např. s již studovanou *L. elegans*, a jejich následná analýza syntenie chromozomů, která by mohla pomoci tyto otázky rozřešit.

Zástupci kládu *mactans* obecně vykazují oproti jiným snovačkám vyšší počet chromozomů. Je otázkou, zdali se jedná o reminiscenci původního stavu (podčeleď *Latrodectinae* je na bázi *Theridiidae*) nebo o sekundární navýšení.

Na základě dat sumarizovaných v této práci lze odhadnout karyotyp *L. hasselti* jako $2n_{\text{♀}} = 26$, který byl pravděpodobně popsán již v roce 1980 pod odlišným druhovým jménem. Jedním z druhů, který nemá své řazení do kládu, je *L. obscurior*, který by dle vlastního názoru zapadal spíše do méně početného kládu *geometricus* převážně na základě biogeografického výskytu.

Další možnosti výzkumu snovaček nabízí celkově vysoká míra genomických dat nadčeledi *Araneoidea*. Jediným druhem *Araneoidea* s osekvenovanými pohlavními chromozomy je *Argiope bruennichi*. Tato data by se dala porovnat s genomem osekvenované *L. elegans* a na základě výsledků doplnit informace ohledně složení pohlavních chromozomů u rodu *Latrodectus* a stability genetického obsahu na pohlavních chromozomech u *Araneoidea*.

6 Seznam použité literatury

- Abalos, J. W. (1962). The Egg-Sac in the Identification of Species of *Latrodectus* (Black-Widow Spiders). *Psyche: A Journal of Entomology*, 69(4), 268–270. <https://doi.org/10.1155/1962/36967>
- Adams, S. A., Graham, N. R., Holmquist, A. J., Sheffer, M. M., Steigerwald, E. C., Sahasrabudhe, R., Nguyen, O., Beraut, E., Fairbairn, C., Sacco, S., Seligmann, W., Escalona, M., Shaffer, H. B., Toffelmier, E., & Gillespie, R. G. (2023). Reference genome of the long-jawed orb-weaver, *Tetragnatha versicolor* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Heredity*, 114(4), 395–403. <https://doi.org/10.1093/jhered/esad013>
- Agnarsson, I. (2004). Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae, Araneoidea, Theridiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141(4), 447–626. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00120.x>
- Agnarsson, I., Coddington, J., & Kuntner, M. (2013). Systematics: Progress in the study of spider diversity and evolution. In D. Penney (Ed.), *Spider Research in the 21st Century: Trends and Perspectives* (pp. 58–111).
- Andrade, M. C. B. (1996). Sexual Selection for Male Sacrifice in the Australian Redback Spider. *Science*, 271(5245), 70–72. <https://doi.org/10.1126/science.271.5245.70>
- Anton, S., & Barth, F. G. (1993). Central nervous projection patterns of trichobothria and other cuticular sensilla in the wandering spider *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneae). *Zoomorphology*, 113(1), 21–32. <https://doi.org/10.1007/BF00430974>
- Araujo, D., Maia, U. M., & Brescovit, A. D. (2010). The first cytogenetic characterization of the poisonous black widow spider *Latrodectus* gr. *Curacaviensis* from Brazil, with chromosomal review of the family Theridiidae (Arachnida, Araneae). *Micron*, 41(2), 165–168. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.10.002>
- Araujo, D., Schneider, M. C., Paula-Neto, E., & Cella, D. M. (2023). Arthropoda Cytogenetics. *The Spider Cytogenetic Database*. Retrieved August, 2023, from <https://arthropodacytogenetics.bio.br/spiderdatabase/>
- Araujo, D., Cristina, M., Paula-Neto, E., & Maria, D. (2012). Sex Chromosomes and Meiosis in Spiders: A Review. In A. Swan (Ed.), *Meiosis—Molecular Mechanisms and Cytogenetic Diversity*. InTech. <https://doi.org/10.5772/31612>
- Arnqvist, G., & Henriksson, S. (1997). Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evolutionary Ecology*, 11(3), 255–273. <https://doi.org/10.1023/A:1018412302621>
- Ault, J. G., Felt, K. D., Doan, R. N., Nedo, A. O., Ellison, C. A., & Paliulis, L. V. (2017). Co-segregation of sex chromosomes in the male black widow spider *Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae). *Chromosoma*, 126(5), 645–654. <https://doi.org/10.1007/s00412-017-0628-7>
- Ávila Herrera, I. M., Král, J., Pastuchová, M., Forman, M., Musilová, J., Kořínková, T., Šťáhlavský, F., Zrzavá, M., Nguyen, P., Just, P., Haddad, C. R., Hříman, M., Koubová, M., Sadílek, D., & Huber, B. A. (2021). Evolutionary pattern of karyotypes and meiosis in pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): implications for reconstructing chromosome evolution of araneomorph spiders. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 75. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01750-8>
- Avilés, L. (1997). Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, 476–498. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511721953.024>
- Baker, R. H., Corvelo, A., & Hayashi, C. Y. (2022). Rapid molecular diversification and homogenization of clustered major ampullate silk genes in *Argiope* garden spiders. *PLOS Genetics*, 18(12), e1010537. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010537>
- Ballesteros, J. A., Santibáñez-López, C. E., Baker, C. M., Benavides, L. R., Cunha, T. J., Gainett, G., Ontano, A. Z., Setton, E. V. W., Arango, C. P., Gavish-Regev, E., Harvey, M. S., Wheeler, W. C., Hormiga, G., Giribet, G., & Sharma, P. P. (2022). Comprehensive Species Sampling and Sophisticated Algorithmic Approaches Refute the Monophyly of Arachnida. *Molecular Biology and Evolution*, 39(2), msac021. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac021>
- Baruffaldi, L., & Andrade, M. C. B. (2020). Immature mating as a tactic of polygynous male western widow spiders. *The Science of Nature*, 107(1), 6. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1663-4>
- Baudouin-Gonzalez, L., Harper, A., McGregor, A. P., & Sumner-Rooney, L. (2022). Regulation of Eye Determination and Regionalization in the Spider *Parasteatoda tepidariorum*. *Cells*, 11(4), 631. <https://doi.org/10.3390/cells11040631>
- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2002). Untangling the Tangle-Web: Web Construction Behavior of the Comb-Footed Spider *Steatoda triangulosa* and Comments on Phylogenetic Implications (Araneae: Theridiidae). *Journal of Insect Behavior*, 15(6), 791–809. <https://doi.org/10.1023/A:1021175507377>
- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2003). Webs of theridiid spiders: Construction, structure and evolution: WEBS OF THERIDIID SPIDERS. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(3), 293–305. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00110.x>

- Biaggio, M. D., Sandomirsky, I., Lubin, Y., Harari, A. R., & Andrade, M. C. B. (2016). Copulation with immature females increases male fitness in cannibalistic widow spiders. *Biology Letters*, *12*(9), 20160516. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0516>
- Bole-Gowda, B. N. (1950). The chromosome study in the spermatogenesis of two lynx-spiders (Oxyopidae). *Proc Zool Soc Bengal*, *3*, 95–107.
- Breene, R. G., & Sweet, M. H. (1985). Evidence of insemination of multiple females by the male black widow spider, *Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, *13*(3), 331–335.
- Brown, K. S., Necaie, J. S., & Goddard, J. (2008). Additions to the Known U.S. Distribution of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae). *Journal of Medical Entomology*, *45*(5), 959–962. [https://doi.org/10.1603/0022-2585\(2008\)45\[959:ATTKUD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0022-2585(2008)45[959:ATTKUD]2.0.CO;2)
- Carnoy, J. B. (1885). *La cytodierèse chez les arthropodes*.
- Caruso, M. B., Lauria, P. S. S., Souza, C. M. V. D., Casais-e-Silva, L. L., & Zingali, R. B. (2021). Widow spiders in the New World: A review on *Latrodectus Walckenaer*, 1805 (Theridiidae) and latrodectism in the Americas. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, *27*, e20210011. <https://doi.org/10.1590/1678-9199-jvatitd-2021-0011>
- Cerca, J., Armstrong, E. E., Vizueta, J., Fernández, R., Dimitrov, D., Petersen, B., Prost, S., Rozas, J., Petrov, D., & Gillespie, R. G. (2021). The Tetragnatha kauaiensis Genome Sheds Light on the Origins of Genomic Novelty in Spiders. *Genome Biology and Evolution*, *13*(12), evab262. <https://doi.org/10.1093/gbe/evab262>
- Česká arachnologická společnost (2023). Retrieved September, 2023, from <https://www.arachnology.cz/>
- Chen, S. H. (1999). Cytological Studies on Six Species of Spiders from Taiwan (Araneae: Theridiidae, Psecridae, Uloboridae, Oxyopidae, and Ctenidae). *Zoological Studies*, *38*(4), 423–434.
- Coddington, J. A. (2005). Phylogeny and classification of spiders. In Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P. E., & Roth, V. (Eds.), *Spiders of North America: an identification manual*, (pp. 18–24). American Arachnological Society.
- Coddington, J. A., & Levi, H. W. (1991). Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, *22*(1), 565–592. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.003025>
- Costall, Jessica A., & Death, Russell G. (2009). Population structure and habitat use by the spider *Latrodectus katipo* along the Manawatu–Wanganui coastline. *New Zealand Journal of Zoology*, *36*(4), 407–415. <https://doi.org/10.1080/03014223.2009.9651473>
- Datta, S. N., & Chatterjee, K. (1983). Chromosome number and sex-determining system in fifty-two species of spiders from North-East India. *Chromosome Information Service*, *35*, 6–8.
- Datta, S. N., & Chatterjee, K. (1988). Chromosomes and sex determination in 13 araneid spiders of North-Eastern India. *Genetica*, *76*(2), 91–99. <https://doi.org/10.1007/BF00058807>
- Diaz, J. H., & Leblanc, K. E. (2007). Common spider bites. *American family physician*, *75*(6), 869–873
- Diaz, M. O., & Saez, F. A. (1966). Karyotypes of south-american Araneida. *Mem Inst Butantan*, *33*, 153–154.
- Dimitrov, D., Benavides, L. R., Arnedo, M. A., Giribet, G., Griswold, C. E., Scharff, N., & Hormiga, G. (2017). Rounding up the usual suspects: A standard target-gene approach for resolving the interfamilial phylogenetic relationships of ecribellate orb-weaving spiders with a new family-rank classification (Araneae, Araneoidea). *Cladistics*, *33*(3), 221–250. <https://doi.org/10.1111/cla.12165>
- Dunlop, J. A. (2010). Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development*, *39*(2–3), 124–142. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.01.003>
- Edgecombe, G. D. (2010). Arthropod phylogeny: An overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure & Development*, *39*(2–3), 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.10.002>
- Elgar, M. A., & Schneider, J. M. (2004). Evolutionary significance of sexual cannibalism. *Advances in the Study of Behavior*, *34*(4), 135–163.
- Fernández, R., Kallal, R. J., Dimitrov, D., Ballesteros, J. A., Arnedo, M. A., Giribet, G., & Hormiga, G. (2018). Phylogenomics, Diversification Dynamics, and Comparative Transcriptomics across the Spider Tree of Life. *Current Biology*, *28*(9), 1489–1497. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.064>
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of spiders*.
- Forster, L. (1992). The Stereotyped Behavior of Sexual Cannibalism in *Latrodectus-Hasselti* Thorell (Araneae, Theridiidae), the Australian Redback Spider. *Australian Journal of Zoology*, *40*(1), 1. <https://doi.org/10.1071/ZO9920001>
- Forster, L. M. (1995). The behavioural ecology of *Latrodectus hasselti* (Thorell), the Australian redback spider (Araneae: Theridiidae): a review. *Rec. West. Aust. Mus*, *52*, 13–24.

- Framenau, V. W. (2023). *Checklist of Australian Spiders. Version 1.51.* https://faunaportal.org/fileadmin/faunaportal/publications/Australian_Spiders_1_51.pdf.
- Garb, J. E., & Hayashi, C. Y. (2013). Molecular Evolution of α -Latrotoxin, the Exceptionally Potent Vertebrate Neurotoxin in Black Widow Spider Venom. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5), 999–1014. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst011>
- Garb, J. E., González, A., & Gillespie, R. G. (2004). The black widow spider genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae): phylogeny, biogeography, and invasion history. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3), 1127–1142. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.10.012>
- Gasparini, S., Kiyatkin, N., Drevet, P., Boulain, J. C., Tacnet, F., Ripoche, P., Forest, E., Grishin, E., & Ménez, A. (1994). The low molecular weight protein which co-purifies with alpha-latrotoxin is structurally related to crustacean hyperglycemic hormones. *Journal of Biological Chemistry*, 269(31), 19803–19809. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(17\)32091-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(17)32091-4)
- Gendreau, K. L., Haney, R. A., Schwager, E. E., Wierschin, T., Stanke, M., Richards, S., & Garb, J. E. (2017). House spider genome uncovers evolutionary shifts in the diversity and expression of black widow venom proteins associated with extreme toxicity. *BMC Genomics*, 18(1), 178. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3551-7>
- Gilbert, E. W., & Stewart, C. M. (1935). Effective Treatment of Arachnidism by Calcium Salts. A Preliminary Report. *American Journal of Medical Sciences*, 189(4).
- Gregory, T. R. (2003). Genome Sizes of Spiders. *Journal of Heredity*, 94(4), 285–290. <https://doi.org/10.1093/jhered/esg070>
- Grishin, E. V. (1998). Black widow spider toxins: The present and the future. *Toxicon*, 36(11), 1693–1701. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(98\)00162-7](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(98)00162-7)
- Griswold, C. E., Coddington, J. A., Platnick, N. I., & Forster, R. R. (1999). Towards a phylogeny of entelegyne spiders (Araneae, Araneomorphae, Entelegynae). *Journal of Arachnology*, 27(3), 53–63.
- Hajer, J., & Hrubá, L. (2007). Wrap attack of the spider *Achaearanea tepidariorum* (Araneae: Theridiidae) by preying on mealybugs *Planococcus citri* (Homoptera: Pseudococcidae). *Journal of Ethology*, 25(1), 9–20. <https://doi.org/10.1007/s10164-006-0198-2>
- Hendrickx, F., De Corte, Z., Sonet, G., Van Belleghem, S. M., Köstlbacher, S., & Vangestel, C. (2021). A masculinizing supergene underlies an exaggerated male reproductive morph in a spider. *Nature Ecology & Evolution*, 6(2), 195–206. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01626-6>
- Hendrixson, B. E., & Bond, J. E. (2009). Evaluating the efficacy of continuous quantitative characters for reconstructing the phylogeny of a morphologically homogeneous spider taxon (Araneae, Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Antrodiaetus). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1), 300–313. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.06.001>
- Henkel, A. W., & Sankaranarayanan, S. (1999). Mechanisms of α -latrotoxin action. *Cell and Tissue Research*, 296(2), 229–233. <https://doi.org/10.1007/s004410051284>
- Henriques, S., & Sivell, O. (2022). The genome sequence of the cave orb-weaver, *Meta bourneti* (Simon, 1922). *Wellcome Open Research*, 7, 311. <https://doi.org/10.12688/wellcomeopenres.18638.1>
- Hódar, J. A., & Sánchez-Piñero, F. (2002). Feeding habits of the blackwidow spider *Latrodectus lilianae* (Araneae: Theridiidae) in an arid zone of south-east Spain. *Journal of Zoology*, 257(1), 101–109. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000699>
- Hormiga, G., & Griswold, C. E. (2014). Systematics, Phylogeny, and Evolution of Orb-Weaving Spiders. *Annual Review of Entomology*, 59(1), 487–512. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162046>
- Huber, B. A. (2004). Evolutionary transformation from muscular to hydraulic movements in spider (Arachnida, Araneae) genitalia: A study based on histological serial sections. *Journal of Morphology*, 261(3), 364–376. <https://doi.org/10.1002/jmor.10255>
- Isbister, G. K., Graudins, A., White, J., & Warrell, D. (2003). Antivenom Treatment in Arachnidism: Antivenoms. *Journal of Toxicology: Clinical Toxicology*, 41(3), 291–300. <https://doi.org/10.1081/CLT-120021114>
- Isbister, G. K., Page, C. B., Buckley, N. A., Fatovich, D. M., Pascu, O., MacDonald, S. P. J., Calver, L. A., & Brown, S. G. A. (2014). Randomized Controlled Trial of Intravenous Antivenom Versus Placebo for Latrodectism: The Second Redback Antivenom Evaluation (RAVE-II) Study. *Annals of Emergency Medicine*, 64(6), 620–628. <https://doi.org/10.1016/j.annemergmed.2014.06.006>
- Izquierdo, M. A., & Rubio, G. D. (2011). Male Genital Mutilation in the High-Mountain Goblin Spider, *Unicorn catleyi*. *Journal of Insect Science*, 11(118), 1–8. <https://doi.org/10.1673/031.011.11801>
- Kallal, R. J., Kulkarni, S. S., Dimitrov, D., Benavides, L. R., Arnedo, M. A., Giribet, G., & Hormiga, G. (2021). Converging on the orb: Denser taxon sampling elucidates spider phylogeny and new analytical methods support repeated evolution of the orb web. *Cladistics*, 37(3), 298–316. <https://doi.org/10.1111/cla.12439>

- Kanayama, M., Akiyama-Oda, Y., & Oda, H. (2010). Early embryonic development in the spider *Achaearanea tepidariorum*: Microinjection verifies that cellularization is complete before the blastoderm stage. *Arthropod Structure & Development*, 39(6), 436–445. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.05.009>
- Kanayama, M., Akiyama-Oda, Y., Nishimura, O., Tarui, H., Agata, K., & Oda, H. (2011). Travelling and splitting of a wave of hedgehog expression involved in spider-head segmentation. *Nature Communications*, 2(1), 500. <https://doi.org/10.1038/ncomms1510>
- Keegan, H. L. (1955). Spiders of Genus *Latrodectus*. *American Midland Naturalist*, 54(1), 142. <https://doi.org/10.2307/2422183>
- Keegan, H. L., Hedeem, R. A., & Whittemore, F. W. (1960). Seasonal variation in venom of black widow spiders. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 9, 477–479. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1960.9.477>
- Key, G. F. (1981). A Comparison of Calcium Gluconate and Methocarbamol (Robaxin®) in the Treatment of Latrodectism (Black Widow Spider Envenomation). *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 30(1), 273–277. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1981.30.273>
- Khamtorn, P., Rungsa, P., Jangpromma, N., Klaynongsruang, S., Daduang, J., Tessiri, T., & Daduang, S. (2020). Partial proteomic analysis of brown widow spider (*Latrodectus geometricus*) venom to determine the biological activities. *Toxicon: X*, 8, 100062. <https://doi.org/10.1016/j.toxcx.2020.100062>
- Kono, N., Nakamura, H., Mori, M., Yoshida, Y., Ohtoshi, R., Malay, A. D., Pedrazzoli Moran, D. A., Tomita, M., Numata, K., & Arakawa, K. (2021a). Multicomponent nature underlies the extraordinary mechanical properties of spider dragline silk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(31), e2107065118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2107065118>
- Kono, N., Nakamura, H., Ohtoshi, R., Moran, D. A. P., Shinohara, A., Yoshida, Y., Fujiwara, M., Mori, M., Tomita, M., & Arakawa, K. (2019). Orb-weaving spider *Araneus ventricosus* genome elucidates the spidroin gene catalogue. *Scientific Reports*, 9(1), 8380. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44775-2>
- Kono, N., Ohtoshi, R., Malay, A. D., Mori, M., Masunaga, H., Yoshida, Y., Nakamura, H., Numata, K., & Arakawa, K. (2021b). Darwin's bark spider shares a spidroin repertoire with *Caerostris extrusa* but achieves extraordinary silk toughness through gene expression. *Open Biology*, 11(12), 210242. <https://doi.org/10.1098/rsob.210242>
- Kořínková, T., & Král, J. (2013). Karyotypes, Sex Chromosomes, and Meiotic Division in Spiders. In W. Nentwig (Ed.), *Spider Ecophysiology* (pp. 159–171). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_12
- *Krasnoperov, V. G., Shamotienko, O. G., & Grishin, E. V. (1990). Isolation and properties of insect-specific neurotoxins from venoms of the spider *Latrodectus mactans tredecimguttatus*. *Bioorganicheskaia Khimiia*, 16(8), 1138–1140.
- Král, J. (2007). Evolution of multiple sex chromosomes in the spider genus *Malthonica* (Araneae: Agelenidae) indicates unique structure of the spider sex chromosome systems. *Chromosome Research*, 15(7), 863–879. <https://doi.org/10.1007/s10577-007-1169-3>
- Král, J., Forman, M., Kořínková, T., Lerma, A. C. R., Haddad, C. R., Musilová, J., Řezáč, M., Herrera, I. M. Á., Thakur, S., Dippenaar-Schoeman, A. S., Marec, F., Horová, L., & Bureš, P. (2019). Insights into the karyotype and genome evolution of haplogyne spiders indicate a polyploid origin of lineage with holokinetic chromosomes. *Scientific Reports*, 9(1), 3001. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39034-3>
- Král, J., Kořínková, T., Krkavcová, L., Musilová, J., Forman, M., Herrera, I. M. Á., Haddad, C. R., Vítková, M., Henriques, S., Vargas, J. G. P., & Hedin, M. (2013). Evolution of karyotype, sex chromosomes, and meiosis in mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae): Karyotype Evolution of Mygalomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(2), 377–408. <https://doi.org/10.1111/bij.12056>
- Král, J., Musilová, J., Št'áhlavský, F., Řezáč, M., Akan, Z., Edwards, R. L., Coyle, F. A., & Almerje, C. R. (2006). Evolution of the karyotype and sex chromosome systems in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Chromosome Research*, 14(8), 859–880. <https://doi.org/10.1007/s10577-006-1095-9>
- Kulkarni, S., Wood, H. M., & Hormiga, G. (2023a). Advances in the reconstruction of the spider tree of life: A roadmap for spider systematics and comparative studies. *Cladistics*, cla.12557. <https://doi.org/10.1111/cla.12557>
- Kulkarni, S., Wood, H. M., & Hormiga, G. (2023b). Phylogenomics illuminates the evolution of orb webs, respiratory systems and the biogeographic history of the world's smallest orb-weaving spiders (Araneae, Araneoidea, Symphytognathoids). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 186, 107855. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107855>
- Kuntner, M., Čandek, K., Gregorič, M., Turk, E., Hamilton, C. A., Chamberland, L., Starrett, J., Cheng, R.-C., Coddington, J. A., Agnarsson, I., & Bond, J. E. (2023). Increasing Information Content and Diagnosability in Family-Level Classifications. *Systematic Biology*, 72(4), 964–971. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syad021>
- Kuntner, M., Kralj-Fišer, S., Schneider, J. M., & Li, D. (2009). Mate plugging via genital mutilation in nephilid spiders: An evolutionary hypothesis. *Journal of Zoology*, 277(4), 257–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00533.x>

- Kůrka A. (2007). *České názvy živočichů VI. Pavoukovci (Arachnida). IV. Bičovci (Amblypygi), Štírenky (Palpigradi), Štírci (Pseudoscorpiones), Roztočovci (Ricinulei), Krátkochvosti (Schizomida), Solifugy (Solifugae), Bičnatci (Uropygi)*. Národní muzeum (zoologické oddělení PM).
- Kůrka, A., Řezáč, M., Macek, R., & Dolanský, J. (2015). *Pavouci České republiky* (Vydání 1). Academia.
- Lajus, S., Vacher, P., Huber, D., Dubois, M., Benassy, M.-N., Ushkaryov, Y., & Lang, J. (2006). α -Latrotoxin Induces Exocytosis by Inhibition of Voltage-dependent K⁺ Channels and by Stimulation of L-type Ca²⁺ Channels via Latrophilin in β -Cells. *Journal of Biological Chemistry*, 281(9), 5522–5531. <https://doi.org/10.1074/jbc.M510528200>
- Leite, D., Schönauer, A., Blakeley, G., Harper, A., Garcia-Castro, H., Baudouin-Gonzalez, L., Wang, R., Sarkis, N., Nikola, A. G., Koka, V. S. P., Kenny, N., Turetzek, N., Pechmann, M., Solana, J., & McGregor, A. (2022). *An atlas of spider development at single-cell resolution provides new insights into arthropod embryogenesis*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2022.06.09.495456>
- Levi, H. W. (1959). The Spider Genus *Latrodectus* (Araneae, Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 78(1), 7. <https://doi.org/10.2307/3223799>
- *Levi, H. W. (1983). On the value of genitalic structures and coloration in separating species of widow spiders (*Latrodectus* sp.) (Arachnida: Araneae: Theridiidae). *Verh. Naturw Ver. Hamburg*, 26, 195–200.
- Liu, J., May-Collado, L. J., Pekár, S., & Agnarsson, I. (2016). A revised and dated phylogeny of cobweb spiders (Araneae, Araneoidea, Theridiidae): A predatory Cretaceous lineage diversifying in the era of the ants (Hymenoptera, Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 658–675. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.023>
- Lotz, L. N. (1994). Revision of the genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae) in Africa. *Navorsinge van die Nasionale Museum : Researches of the National Museum*, 10(1), 02–05. https://doi.org/10.10520/AJA00679208_1357
- Lozano-Fernandez, J., Tanner, A. R., Giacomelli, M., Carton, R., Vinther, J., Edgecombe, G. D., & Pisani, D. (2019). Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*, 10(1), 2295. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10244-7>
- Lüddecke, T., Herzig, V., Reumont, B. M., & Vilcinskis, A. (2022). The biology and evolution of spider venoms. *Biological Reviews*, 97(1), 163–178. <https://doi.org/10.1111/brv.12793>
- Maddison, W. P. (1982). XXXY sex chromosomes in males of the jumping spider genus *Pellenes* (Araneae: Salticidae). *Chromosoma*, 85(1), 23–37. <https://doi.org/10.1007/BF00344592>
- Maddison, W. P., & Leduc-Robert, G. (2013). MULTIPLE ORIGINS OF SEX CHROMOSOME FUSIONS CORRELATED WITH CHIASMA LOCALIZATION IN HABRONATTUS JUMPING SPIDERS (ARANEAE: SALTICIDAE): CHROMOSOME FUSIONS VERSUS CHIASMA LOCALIZATION. *Evolution*, 67(8), 2258–2272. <https://doi.org/10.1111/evo.12109>
- Makover, V., Ronen, Z., Lubin, Y., & Khalaila, I. (2019). Eggshell spheres protect brown widow spider (*Latrodectus geometricus*) eggs from bacterial infection. *Journal of The Royal Society Interface*, 16(150), 20180581. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0581>
- Mammola, S., Nanni, V., Pantini, P., & Isaia, M. (2020). Media framing of spiders may exacerbate arachnophobic sentiments. *People and Nature*, 2(4), 1145–1157. <https://doi.org/10.1002/pan3.10143>
- Maretić, Z. (1983). Latrodectism: Variations in clinical manifestations provoked by *Latrodectus* species of spiders. *Toxicon*, 21(4), 457–466. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(83\)90123-X](https://doi.org/10.1016/0041-0101(83)90123-X)
- Mariano-Martins, P., Lo-Man-Hung, N., & Torres, T. T. (2020). Evolution of Spiders and Silk Spinning: Mini Review of the Morphology, Evolution, and Development of Spiders' Spinnerets. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 109. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00109>
- Martindale, C. (1980). Studies on *Latrodectus*. *P Entomol Congr Entomol Soc South Af*, 3, 45-46.
- Melic, A. (2000). El género *Latrodectus* Walckenaer, 1805 en la península Ibérica (Araneae: Theridiidae). *Revista ibérica de arcnología*, 1(XII), 13-30.
- Miller, J. A. (2007). REPEATED EVOLUTION OF MALE SACRIFICE BEHAVIOR IN SPIDERS CORRELATED WITH GENITAL MUTILATION. *Evolution*, 61(6), 1301–1315. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00115.x>
- Mlnářiková, B. (2023). Úloha centrických fúzí v karyotypové evoluci pavouků. [Diplomová práce, Univerzita Karlova]
- Mola, L. M., & Papeschi, A. G. (2006). Holokinetic chromosomes at a glance. *BAG-Journal of Basic and Applied Genetics*, 17(1), 17-33.
- Müller, G. J. (1993). Black and brown widow spider bites in South Africa. A series of 45 cases. *South African Medical Journal = Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Geneeskunde*, 83(6), 399–405.

- NCBI. (n.d.). *Genome*. Retrived July, 2023, from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=74975>
- NCBI. (2022). *Metellina Segmentata Genome Assembly qqMetSegm1.1*. Retrieved July, 2023, from https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_947359465.1/
- NCBI. (2023). *Parasteatoda Lunata Genome Assembly qqParLuna2.1*. Retrieved July, 2023, from https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_949128135.1/
- Nentwig, W., Kropf, C., Hänggi, A., Gloor, D., Bosmans, R., & Blick, T. (2023). Spiders of Europe. *Spiders of Europe. Version 11.2023*. Retrived November, 2023, from <https://araneae.nmbe.ch/>
- Nentwig, W., & Kuhn-Nentwig, L. (2013). Spider Venoms Potentially Lethal to Humans. In W. Nentwig (Ed.), *Spider Ecophysiology* (pp. 253–264). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_19
- Nyffeler, M., Dean, D. A., & Sterling, W. L. (1988). The southern black widow spider, *Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae), as a predator of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae), in Texas cotton fields. *Journal of Applied Entomology*, *106*(1–5), 52–57. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1988.tb00563.x>
- Oda, H., & Akiyama-Oda, Y. (2020). The common house spider *Parasteatoda tepidariorum*. *EvoDevo*, *11*(1), 6. <https://doi.org/10.1186/s13227-020-00152-z>
- Oda, H., & Akiyama-Oda, Y. (2008). Differing strategies for forming the arthropod body plan: Lessons from Dpp, Sog and Delta in the fly *Drosophila* and spider *Achaearanea*. *Development, Growth & Differentiation*, *50*(4), 203–214. <https://doi.org/10.1111/j.1440-169X.2008.00998.x>
- Ono, H. (1995). Records of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae) from Japan. *Acta Arachnologica*, *44*(2), 167–170. <https://doi.org/10.2476/asjaa.44.167>
- Ontano, A. Z., Gainett, G., Aharon, S., Ballesteros, J. A., Benavides, L. R., Corbett, K. F., Gavish-Regev, E., Harvey, M. S., Monsma, S., Santibáñez-López, C. E., Setton, E. V. W., Zehms, J. T., Zeh, J. A., Zeh, D. W., & Sharma, P. P. (2021). Taxonomic Sampling and Rare Genomic Changes Overcome Long-Branch Attraction in the Phylogenetic Placement of Pseudoscorpions. *Molecular Biology and Evolution*, *38*(6), 2446–2467. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab038>
- Opatová, V., Hamilton, C. A., Hedin, M., De Oca, L. M., Král, J., & Bond, J. E. (2020). Phylogenetic Systematics and Evolution of the Spider Infraorder Mygalomorphae Using Genomic Scale Data. *Systematic Biology*, *69*(4), 671–707. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz064>
- Opell, B. D. (1983). A Review of the Genus *Tangaroa* (Araneae, Uloboridae). *The Journal of Arachnology*, *11*(2), 287–295. <http://www.jstor.org/stable/3705306>
- Pätau, K. (1948). X-segregation and heterochromasy in the spider *aranea reaumuri*. *Heredity*, *2*(1), 77–100. <https://doi.org/10.1038/hdy.1948.5>
- Pechmann, M., Khadje, S., Sprenger, F., & Prpic, N.-M. (2010). Patterning mechanisms and morphological diversity of spider appendages and their importance for spider evolution. *Arthropod Structure & Development*, *39*(6), 453–467. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.07.007>
- Pinter, L. W. (1980). The widow spiders of Hawai'i. Proceedings Third Conference in Natural Sciences Hawaii Volcanoes National Park. University of Hawaii at Manoa, Hawaii Volcanoes National Park, 265. <http://hdl.handle.net/10125/18400>
- Platnick, N., Coddington, J., Forster, R. R., & Griswold, C. (1991). Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *American Museum Novitates*, *3016*, 1–73.
- Postiglioni, A., & Brum-Zorrilla, N. (1981). Karyological studies on Uruguayan spiders II. Sex chromosomes in spiders of the genus *Lycosa* (Araneae-Lycosidae). *Genetica*, *56*(1), 47–53. <https://doi.org/10.1007/BF00126929>
- Prenter, J., MacNeil, C., & Elwood, R. W. (2006). Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour*, *71*(3), 481–490. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.011>
- Quade, F. S. C., Holtzheimer, J., Frohn, J., Töpferwien, M., Salditt, T., & Prpic, N.-M. (2019). Formation and development of the male copulatory organ in the spider *Parasteatoda tepidariorum* involves a metamorphosis-like process. *Scientific Reports*, *9*(1), 6945. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43192-9>
- Rasch, E. M., & Connelly, B. A. (2005). Genome size and endonuclear DNA replication in spiders. *Journal of Morphology*, *265*(2), 209–214. <https://doi.org/10.1002/jmor.10352>
- *Reed, C., & Newland, S. (2002). Spiders associated with table grapes from the United States of America (State of California), Australia, Mexico and Chile. *New Zealand Ministry of Agriculture and Forestry Report, Wellington, New Zealand*, 1-90.
- Residori, S., Greco, G., & Pugno, N. M. (2022). The mechanical characterization of the legs, fangs, and prosoma in the spider *Harpactira curvipes* (Pocock 1897). *Scientific Reports*, *12*(1), 13056. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16307-y>
- Řezáč, M., Král, J., & Pekár, S. (2007). The Spider Genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in Central Europe: Revision and Natural History. *The Journal of Arachnology*, *35*(3), 432–462. <http://www.jstor.org/stable/25067850>

- Řezáč, M., Král, J., Musilová, J., & Pekár, S. (2006). Unusual karyotype diversity in the European spiders of the genus *Atypus* (Araneae: Atypidae): Karyotype diversity in European *Atypus* species. *Hereditas*, *143*(2006), 123–129. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0018-0661.01949.x>
- Robinson, M. H., & Robinson, B. C. (1978). Thermoregulation in orb-web spiders: New descriptions of thermoregulatory postures and experiments on the effects of posture and coloration. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *64*(2), 87–102. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1978.tb01060.x>
- Rowell, D. M. (1985). Complex sex-linked fusion heterozygosity in the Australian huntsman spider *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). *Chromosoma*, *93*(2), 169–176. <https://doi.org/10.1007/BF00293165>
- Rueda, M., Lozano, D., Muñoz-Charry, V., Velasquez-Vélez, M., Amézquita, A., Parra, D., Realpe, E., Velásquez-Vélez, L., Mi, A., & Phylogeny, R. (2021). Phylogeny of the genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae) and two new species from the dry forests in the Magdalena Valley-Colombia. *Plant Species Biology*, *22*, 243–265. <https://doi.org/10.5852/ejt.2023.897.2293>
- Ryan, N., Buckley, N., & Graudins, A. (2017). Treatments for Latrodectism—A Systematic Review on Their Clinical Effectiveness. *Toxins*, *9*(4), 148. <https://doi.org/10.3390/toxins9040148>
- Salomon, M. (2011). The natural diet of a polyphagous predator, *Latrodectus hesperus* (Araneae: Theridiidae), over one year. *Journal of Arachnology*, *39*(1), 154–160. <https://doi.org/10.1636/P10-25.1>
- Scheer, H., Madeddu, L., Dozio, N., Gatti, G., Vicentini, L. M., & Meldolesi, J. (1984). Alpha latrotoxin of black widow spider venom: An interesting neurotoxin and a tool for investigating the process of neurotransmitter release. *Journal De Physiologie*, *79*(4), 216–221.
- Schubert, I., & Lysak, M. A. (2011). Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints. *Trends in Genetics*, *27*(6), 207–216. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2011.03.004>
- Schwager, E. E., Sharma, P. P., Clarke, T., Leite, D. J., Wierschin, T., Pechmann, M., Akiyama-Oda, Y., Esposito, L., Bechsgaard, J., Bilde, T., Buffry, A. D., Chao, H., Dinh, H., Doddapaneni, H., Dugan, S., Eibner, C., Extavour, C. G., Funch, P., Garb, J., ... McGregor, A. P. (2017). The house spider genome reveals an ancient whole-genome duplication during arachnid evolution. *BMC Biology*, *15*(1), 62. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0399-x>
- Segoli, M., Arieli, R., Sierwald, P., Harari, A. R., & Lubin, Y. (2008). Sexual Cannibalism in the Brown Widow Spider (*Latrodectus geometricus*). *Ethology*, *114*(3), 279–286. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01462.x>
- Selden, P. A., Shcherbakov, D. E., Dunlop, J. A., & Eskov, K. Yu. (2014). Arachnids from the Carboniferous of Russia and Ukraine, and the Permian of Kazakhstan. *Paläontologische Zeitschrift*, *88*(3), 297–307. <https://doi.org/10.1007/s12542-013-0198-9>
- Selden, P. A., Shear, W. A., & Sutton, M. D. (2008). Fossil evidence for the origin of spider spinnerets, and a proposed arachnid order. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(52), 20781–20785. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809174106>
- Sember, A., Pappová, M., Forman, M., Nguyen, P., Marec, F., Dálíková, M., Divišová, K., Doležalková-Kaštánková, M., Zrzavá, M., Sadílek, D., Hrubá, B., & Král, J. (2020). Patterns of Sex Chromosome Differentiation in Spiders: Insights from Comparative Genomic Hybridisation. *Genes*, *11*(8), 849. <https://doi.org/10.3390/genes11080849>
- Sentenská, L., Neumann, A., Lubin, Y., & Uhl, G. (2021). Functional morphology of immature mating in a widow spider. *Frontiers in Zoology*, *18*(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00404-1>
- Shackleford, R., Veillon, D., Maxwell, N., LaChance, L., Jusino, T., Cotelingam, J., & Carrington, P. (2015). The black widow spider bite: Differential diagnosis, clinical manifestations, and treatment options. *The Journal of the Louisiana State Medical Society: Official Organ of the Louisiana State Medical Society*, *167*(2), 74–78.
- Sharma, P. P., Kaluziak, S. T., Pérez-Porro, A. R., González, V. L., Hormiga, G., Wheeler, W. C., & Giribet, G. (2014). Phylogenomic Interrogation of Arachnida Reveals Systemic Conflicts in Phylogenetic Signal. *Molecular Biology and Evolution*, *31*(11), 2963–2984. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu235>
- Sharp, H. E., & Rowell, D. M. (2007). Unprecedented chromosomal diversity and behaviour modify linkage patterns and speciation potential: Structural heterozygosity in an Australian spider. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*(6), 2427–2439. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01395.x>
- Sheffer, M. M., Cordellier, M., Forman, M., Grewoldt, M., Hoffmann, K., Jensen, C., Kotz, M., Král, J., Kuss, A. W., Líznavá, E., & Uhl, G. (2022). Identification of sex chromosomes using genomic and cytogenetic methods in a range-expanding spider, *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *136*(3), 405–416. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac039>
- Sheffer, M. M., Hoppe, A., Krehenwinkel, H., Uhl, G., Kuss, A. W., Jensen, L., Jensen, C., Gillespie, R. G., Hoff, K. J., & Prost, S. (2021). Chromosome-level reference genome of the European wasp spider *Argiope bruennichi*: A resource for studies on range expansion and evolutionary adaptation. *GigaScience*, *10*(1), g1aa148. <https://doi.org/10.1093/gigascience/g1aa148>

- Shukla, S., & Broome, V. G. (2007). First report of the brown widow spider, *Latrodectus geometricus* C. L. Koch (Araneae: Theridiidae) from India. *Current Science*, *93*(6), 775-777.
- Shultz, J. W. (1987). THE ORIGIN OF THE SPINNING APPARATUS IN SPIDERS. *Biological Reviews*, *62*(2), 89–113. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1987.tb01263.x>
- Shultz, J. W. (2007). A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *150*(2), 221–265. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00284.x>
- Simonneau, M., Courtial, C., & Pétilion, J. (2016). Phenological and meteorological determinants of spider ballooning in an agricultural landscape. *Comptes Rendus Biologies*, *339*(9–10), 408–416. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2016.06.007>
- Snow, L. S. E. (2004). Postcopulatory sexual selection in Australian redback spiders, (*Latrodectus hasselti* Thorell). [Master's thesis, University of Toronto]
- Snow, L. S. E., Abdel-Mesih, A., & Andrade, M. C. B. (2006). Broken Copulatory Organs are Low-Cost Adaptations to Sperm Competition in Redback Spiders. *Ethology*, *112*(4), 379–389. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01163.x>
- Souza, L. H. B., Silva, B. C., Costa, C. C., Brescovit, A. D., Rincão, M. P., Dias, A. L., & Araujo, D. (2021). First chromosomal analysis in Deinopidae (Araneae) reveals Sex Chromosome System X1X2X3X4, B chromosomes and polymorphism for centric fusion. *Zoology*, *146*, 125906. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125906>
- Spear, D. M., Foster, W. A., Advento, A. D., Naim, M., Caliman, J., Luke, S. H., Snaddon, J. L., Ps, S., & Turner, E. C. (2018). Simplifying understory complexity in oil palm plantations is associated with a reduction in the density of a cleptoparasitic spider, *Argyrodes miniaceus* (Araneae: Theridiidae), in host (Araneae: Nephilinae) webs. *Ecology and Evolution*, *8*(3), 1595–1603. <https://doi.org/10.1002/ece3.3772>
- Šťáhlavský, F., Forman, M., Just, P., Denič, F., Haddad, C. R., & Opatova, V. (2020). Cytogenetics of entelegyne spiders (Arachnida, Araneae) from southern Africa. *Comparative Cytogenetics*, *14*(1), 107–138. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v14i1.48667>
- Stávale, L. M., Schneider, M. C., Araujo, D., Brescovit, A. D., & Cella, D. M. (2010). Chromosomes of Theridiidae spiders (Entelegynae): Interspecific karyotype diversity in *Argyrodes* and diploid number intraspecific variability in *Nesticodes rufipes*. *Genetics and Molecular Biology*, *33*(4), 663–668. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572010005000076>
- Stávale, L. M., Schneider, M. C., Brescovit, A. D., & Cella, D. M. (2011). Chromosomal characteristics and karyotype evolution of Oxyopidae spiders (Araneae, Entelegynae). *Genetics and Molecular Research*, *10*(2), 752–763. <https://doi.org/10.4238/vol10-2gmr1084>
- Südhof, T. C. (2001). α -Latrotoxin and Its Receptors: Neurexins and CIRL/Latrophilins. *Annual Review of Neuroscience*, *24*(1), 933–962. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.933>
- Sulaeman, S. J., & Graudins, A. (2023). Evolution in the choice of therapies used to treat latrodectism: Redback spider antivenom or standard analgesic medications. Nothing to rave about. *Emergency medicine Australasia : EMA*, *35*(4), 630–635. <https://doi.org/10.1111/1742-6723.14182>
- Suzuki, S. (1954). Cytological studies in spiders. III. Studies on the chromosomes of fifty-seven species of spiders belonging to seventeen families, with general considerations on chromosomal evolution. *J Sci Hiroshima Univ B*, *15*, 23-136.
- Szymkowiak, P., Górski, G., & Bajerlein, D. (2007). Passive dispersal in arachnids. *Biological Letters*, *44*, 75–101.
- Taşdemir, B., Varol, I., & Akpınar, A. (2012). Cytotaxonomical studies on six species of spiders (Arachnida: Araneae) from Turkey. *Türkiye entomoloji bülteni*, *2*(2), 55-59.
- *Teyssié, F. (2015). *Tarantulas of the world: Theraphosidae*. NAP éditions.
- Timms, P. K., & Gibbons, R. B. (1986). Latrodectism - Effects of the black widow spider bite. *The Western Journal of Medicine*, *144*(3), 315–317.
- Tong, C., Najm, G. M., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J. N., & Linksvayer, T. A. (2020). Comparative Genomics Identifies Putative Signatures of Sociality in Spiders. *Genome Biology and Evolution*, *12*(3), 122–133. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa007>
- Townley, M. A., & Harms, D. (2020). Hers and his: Silk glands used in egg sac construction by female spiders potentially repurposed by a 'modern' male spider. *Scientific Reports*, *10*(1), 6663. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63521-7>
- Turetzek, N., Pechmann, M., Janssen, R., & Prpic, N.-M. (2024). Hox genes in spiders: Their significance for development and evolution. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *152–153*, 24–34. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2022.11.014>
- Uhl, G., Nessler, S. H., & Schneider, J. M. (2010). Securing paternity in spiders? A review on occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica*, *138*(1), 75–104. <https://doi.org/10.1007/s10709-009-9388-5>
- Ushkaryov, Y. A., Rohou, A., & Sugita, S. (2008). Alpha-Latrotoxin and its receptors. *Handbook of Experimental Pharmacology*, *184*, 171–206. https://doi.org/10.1007/978-3-540-74805-2_7

- Valdez-Mondragón, A., & Cabrera-Espinosa, L. A. (2023). Phylogenetic analyses and description of a new species of black widow spider of the genus *Latrodectus* Walckenaer (Araneae, Theridiidae) from Mexico; one or more species? *European Journal of Taxonomy*, 897. <https://doi.org/10.5852/ejt.2023.897.2293>
- Viera, C., & Agnarsson, I. (2017). Parental Care and Sociality. In C. Viera & M. O. Gonzaga (Eds.), *Behaviour and Ecology of Spiders* (pp. 351–381). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65717-2_13
- Vollrath, F. (1979). Behaviour of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae, theridiidae). *Animal Behaviour*, 27, 515–521. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90186-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90186-6)
- Wang, Z., Zhu, K., Li, H., Gao, L., Huang, H., Ren, Y., & Xiang, H. (2022). Chromosome-level genome assembly of the black widow spider *Latrodectus elegans* illuminates composition and evolution of venom and silk proteins. *GigaScience*, 11, giac049. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giac049>
- Wheeler, W. C., Coddington, J. A., Crowley, L. M., Dimitrov, D., Goloboff, P. A., Griswold, C. E., Hormiga, G., Prendini, L., Ramírez, M. J., Sierwald, P., Almeida-Silva, L., Alvarez-Padilla, F., Arnedo, M. A., Benavides Silva, L. R., Benjamin, S. P., Bond, J. E., Grismado, C. J., Hasan, E., Hedin, M., ... Zhang, J. (2017). The spider tree of life: Phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, 33(6), 574–616. <https://doi.org/10.1111/cla.12182>
- White, M. J. D. (1977). *Animal cytology and evolution* (3. edition). Cambridge University Press.
- Wilder, S. M., & Rypstra, A. L. (2008). Sexual Size Dimorphism Predicts the Frequency of Sexual Cannibalism Within and Among Species of Spiders. *The American Naturalist*, 172(3), 431–440. <https://doi.org/10.1086/589518>
- Wilder, S. M., Rypstra, A. L., & Elgar, M. A. (2009). The Importance of Ecological and Phylogenetic Conditions for the Occurrence and Frequency of Sexual Cannibalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 21–39. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120238>
- World Spider Catalog. (2023). *World Spider Catalog. Version 24.5*. Retrieved August, 2023, <https://wsc.nmbe.ch/>
- Wright, B. M. O. G., Wright, C. D., Sole, C. L., Lyle, R., Tippett, R., Sholto-Douglas, C., Verburgt, L., & Engelbrecht, I. (2019). A new forest dwelling button spider from South Africa (Araneae, Theridiidae, *Latrodectus*). *Zootaxa*, 4700(4). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4700.4.12>
- Xin, X., Liu, F., Chen, J., Ono, H., Li, D., & Kuntner, M. (2015). A genus-level taxonomic review of primitively segmented spiders (Mesothelae, Liphistiidae). *ZooKeys*, 488, 121–151. <https://doi.org/10.3897/zookeys.488.8726>
- Xu, X., Liu, F., Chen, J., Li, D., & Kuntner, M. (2015). Integrative taxonomy of the primitively segmented spider genus *Ganthela* (Araneae: Mesothelae: Liphistiidae): DNA barcoding gap agrees with morphology: Integrative Taxonomy of *Ganthela*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(2), 288–306. <https://doi.org/10.1111/zoj.12280>
- Yan, S., & Wang, X. (2015). Recent Advances in Research on Widow Spider Venoms and Toxins. *Toxins*, 7(12), 5055–5067. <https://doi.org/10.3390/toxins7124862>
- Zevenbergen, J. M., Schneider, N. K., & Blackledge, T. A. (2008). Fine dining or fortress? Functional shifts in spider web architecture by the western black widow *Latrodectus hesperus*. *Animal Behaviour*, 76(3), 823–829. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.008>
- Zhao, Y., Ayoub, N. A., & Hayashi, C. Y. (2010). Chromosome Mapping of Dragline Silk Genes in the Genomes of Widow Spiders (Araneae, Theridiidae). *PLoS ONE*, 5(9), e12804. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012804>
- Zhu, B., Jin, P., Hou, Z., Li, J., Wei, S., & Li, S. (2022). Chromosomal-level genome of a sheet-web spider provides insight into the composition and evolution of venom. *Molecular Ecology Resources*, 22(6), 2333–2348. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13601>