

Masarykova univerzita

Přírodovědecká fakulta

Ústav botaniky a zoologie



**Reversní sexuální kanibalismus
u pavouků *Micaria sociabilis***

Bakalářská práce

Brno, 2009

Autor: Lenka Sentenská

Vedoucí bakalářské práce: doc. Mgr. Stano Pekár, PhD.

Prohlášení

Souhlasím s uložením této bakalářské práce v knihovně Ústavu botaniky a zoologie PřF MU v Brně, případně v jiné knihovně MU, s jejím veřejným půjčováním a využití pro vědecké, vzdělávací nebo jiné veřejně prospěšné účely, a to za předpokladu, že převzaté informace budou řádně citovány a nebudou využívány komerčně.

V Brně 20. dubna 2009

.....

Podpis

Poděkování

Největší dík patří mému vedoucímu Stanu Pekárovi za jeho cenné připomínky a rady a za ochotu s jakou mi je poskytoval. Dále bych chtěla poděkovat Martinu Jarabovi za bližší seznámení s mikáriemi, Stanu Korenkovi za pomoc se vším možným a Evě Líznarové za podporu a pomoc nejen při psaní této práce. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům biologickým i nebiologickým, kteří mě podporovali během celého studia.

Abstrakt

Teoretická část mé bakalářské práce shrnuje základní informace o sexuálním kanibalismu a zaměřuje se na jeho reversní formu, která představuje situaci, při které samec zabije a zkonzumuje samici. Toto chování bylo dosud zaznamenáno jen u několika málo pavoukoců a korýšů. Předpokladem pro jeho výskyt bývá určitá výhoda samce, kterou nejčastěji představuje velikostní převaha.

V praktické části bylo uskutečněno sledování reprodukčního chování pavouků druhu *Micaria sociabilis*. Bylo dokázáno, že se u těchto pavouků vyskytuje reversní sexuální dimorfismus i reversní sexuální kanibalismus, jehož frekvence byla zaznamenána a analyzována s ohledem na velikost těla obou pohlaví. Bylo pozorováno, že se někteří samci chovají kanibalisticky k menším samicím, nebylo však dokázáno, že by se přednostně pářili s většími samicemi. Rovněž byl zaznamenán výskyt násilné kopulace.

Abstract

Reversed sexual cannibalism in *Micaria sociabilis*

A theoretical part of my thesis summarises basic information on sexual cannibalism with an emphasis on its reversed form which presents the situation where the male kills and consumes the conspecific female. This behaviour has been reported only in few arachnids and crustacean so far. A presumption for its occurrence is usually an advantage of the male, in most cases it is larger body size.

In a practical part observations of the reproductive behaviour of *Micaria sociabilis* were performed. An occurrence of reversed sexual dimorphism and reversed sexual cannibalism was proved and a frequency of the cannibalism was recorded and analysed with respect to the body size of both sexes. It was found that males tend to cannibalize females smaller than themselves. Males did not prefer to mate with larger females. Additionally, the forced copulation was noted.

OBSAH

1. Teoretická část	5
1.1. Kanibalismus	5
1.2. Sexuální kanibalismus	6
1.2.1. Konflikt mezi pohlavími.....	7
1.2.2. Sexuální kanibalismus z pohledu samice	8
1.2.3. Sexuální kanibalismus z pohledu samce	9
1.2.4. Role velikosti u sexuálního kanibalismu	11
1.3. Reversní sexuální kanibalismus.....	12
1.3.1. Předpoklady pro výskyt reversního sexuálního kanibalismu	13
1.3.2. Případy reversního sexuálního kanibalismu u pavouků	14
1.3.3. Reversní sexuální kanibalismus u jiných organismů.....	15
2. Praktická část	17
2.1. Cíle	17
2.2. Materiál a metodika	17
2.3. Výsledky.....	18
2.3.1. Poměr pohlaví.....	18
2.3.2. Reversní sexuální dimorfismus	19
2.3.3. Páření.....	20
2.3.4. Reversní sexuální kanibalismus.....	21
2.4. Diskuze	22
2.5. Závěr.....	24
2.6. Použitá literatura.....	26

1. TEORETICKÁ ČÁST

1.1. KANIBALISMUS

Kanibalismus je definován jako proces zabítí a zkonsumování jedince stejného druhu (POLIS 1981). Ačkoliv bylo toto chování v minulosti považováno za cosi abnormálního a velice vzácného, vědecké studie učiněné od té doby naopak potvrzují, že je vnitrodruhová predace velice běžným jevem, se kterým se můžeme setkat napříč celou živočišnou říší od prvoků po savce.

Neexistuje žádná souhrnná teorie, která by vysvětlovala původ a výskyt kanibalismu. Jeho zkoumání vedlo k mnoha interpretacím, a ačkoliv jde o přirozené chování závislé především na fyzických vlastnostech jedince, většinou bývá jeho výskyt silně ovlivněn okolními podmínkami jako je například stres, hustota populace či nízká dostupnost potravy, často vše zároveň (POLIS 1981).

O kanibalismu můžeme hovořit jako o extrémní formě uchvácení zdrojů jiného jedince stejného druhu, respektive jeho těla (NISHIMURA & ISODA 2004). Takového uchvácení přirozeně nejsou schopni všichni jedinci. O tom, zda se daný jedinec bude chovat kanibalisticky či ne, rozhodují především jeho fyzické atributy (nejčastěji velikost), věk, vývojový stupeň a často i pohlaví. Obecně platí, že větší či starší jedinci bývají více žraví než malí či mladší a že menší jedinci se častěji stávají obětí těch větších. Existují ale výjimky, kdy se velikost útočícího a napadaného nijak neliší, a co víc, u druhů, u nichž se během života vyskytují „bezbranná“ stádia, mohou mladší či menší útočit na větší jedince. Takovým stádiem se rozumí například období kuklení či svlékání, kdy živočich není schopen obrany (POLIS 1981, BONDURIANSKY 2001, HADDON 1995). Co se pohlaví týče, nebylo zaznamenáno ani zkoumáno, zda má celkově některé pohlaví větší sklony ke kanibalismu než to druhé, samozřejmě jen tehdy, bereme-li v potaz všechny jeho formy. Jedná-li se o sexuální kanibalismus, kterému se budu věnovat později, ve většině případů vyhrávají samice. Důležitou roli také hraje vrozená agrese či jiné genetické predispozice, které mohou kanibalismus tlumit či naopak podporovat (POLIS 1981). Lze jej tedy považovat za optimální potravní chování s genetickými základy, které má obvykle adaptivní funkci (NISHIMURA & ISODA 2004).

Intraspecifickou predaci silně ovlivňuje dostupnost potravy a také její kvalita. Je-li potrava dostatečně hojná a kvalitní, vyskytuje se kanibalismus méně častěji než v situacích, kdy jedinec hladoví. Právě hlad může být příčinou útoků na živočichy stejného druhu, kteří

pak slouží jako alternativní potrava. V populaci může kanibalismus fungovat jako samoregulační proces. Při vzrůstu populační hustoty klesá dostupnost potravy, vzrůstá pravděpodobnost střetu s jedincem stejného druhu a frekvence následného agresivního chování, jakým je právě kanibalismus. Jedinec tedy napadne a zkonsumuje jiného jedince stejného druhu, čímž aspoň částečně ukojí hlad a sníží počet svých potencionálních kompetitorů. O tom, kdo bude zabit a kdo bude nasycen, opět rozhodují individuální vlastnosti popsané výše. Kanibalismus tedy může fungovat obdobně jako dominance u teritoriálního či sociálního chování, která rovněž udržuje populaci v mezích kapacity prostředí (POLIS 1981).

Navzdory výše uvedenému, toto chování nemusí fungovat vždy jako výhodná strategie. V extrémních situacích může zničit celé věkové třídy, někdy i celou populaci. To se stává například v případech, kdy se hladovějící dospělci živí nižšími vývojovými stupni, které jsou proti nim (kupříkladu velikostně) znevýhodněni, čímž mohou zničit celé generace (POLIS 1981).

Zajímavým případem této intraspecifické predace je sexuální kanibalismus, o kterém bude pojednávat zbytek teoretické části. Tímto termínem se označuje situace, kdy samice zabije a zkonsumuje svého potencionálního či aktuálního sexuálního partnera (POLIS 1981). Také byly zaznamenány případy tzv. reversního sexuálního kanibalismu, kdy je tomu naopak, tedy že samec zabije a sežere samici, na což bych se chtěla ve své práci zaměřit.

1.2. SEXUÁLNÍ KANIBALISMUS

Ačkoliv je kanibalistické chování obecně velice rozšířené, sexuální kanibalismus se obecně v živočišné říši vyskytuje spíše vzácně. Dosud byl dokumentován u hmyzu (čeledi Mantidae, Carabidae, Ceratopogonidae, Stenopelmatidae) a pavoukoců (POLIS 1981), dále u různonožců (DICK 1995), klanonožců a plžů (ELGAR 1992). Navzdory jeho celkové vzácnosti se u těchto skupin (především u pavoukoců) vyskytuje poměrně běžně.

Nejvíce studií zkoumajících sexuální kanibalismus bylo prováděno na pavoucích. Jedná se o predátory s rozdílnými strategiemi, kterými se obě pohlaví snaží zvýšit svůj reprodukční úspěch. Rozdílnost jejich strategií pak představuje konflikt mezi pohlavími, který je u pavouků dobře viditelný a jeho výsledkem někdy bývá právě kanibalismus (SCHNEIDER & LUBIN 1998).

Sexuální dimorfismus, kdy jsou samice pavouků větší než samci, rovněž tvoří předpoklad pro výskyt tohoto chování. Samci jsou obecně aktivnější a mobilnější pohlaví, k čemuž přispívají jejich menší rozměry. Ty jim umožňují vznášení pomocí vlákna obdobně jako v juvenilním stádiu (FOELIX 1996) a u druhů, které musí šplhat, aby dosáhly

nejrůznějších zdrojů (potravy, samice) částečně eliminují problém, který pro větší živočichy představuje zemská přitažlivost (MOYA-LARAÑO et al. 2002). Samec je navíc během svého aktivního života mnohem častěji vystaven nebezpečí predace než méně pohyblivé samice, které musí v období páření vyhledávat, menší tělní rozměry mu tedy umožňují pravděpodobnější uniknutí pozornosti predátora (SCHÜTZ & TABORSKY 2003).

1.2.1. Konflikt mezi pohlavími

Ačkoliv samci a samice musí spolupracovat, aby vyprodukovali životaschopné potomstvo, jejich rodičovská investice se často dramaticky liší. Strategie zvětšující reprodukční úspěch jednoho pohlaví jsou většinou v rozporu se strategiemi pohlaví druhého a zvětšují jeho náklady investované do rozmnožování (SCHNEIDER & LUBIN 1998).

Již sama anisogamie, kdy samci produkují velký počet malých spermií a samice menší počet vajíček, tvoří základ pro konflikt mezi pohlavími. Protože je samec schopný produkovat obrovské množství gamet, je pro něj obvykle výhodné kopulovat s každou samicí, na kterou narazí, zatímco reprodukční úspěch samice nezávisí na frekvenci kopulací, ale na výběru nejlepšího možného sexuálního partnera, od něhož získá otcovskou investici, která zvýší kvalitu potomstva (SCHNEIDER & LUBIN 1998). Samci jsou tedy obecně považováni za aktivní pohlaví, které se ke všem samicím chovají obdobně, zatímco samice jsou pasivní v tom smyslu, že samce aktivně nevyhledávají, ale vybírají si mezi nimi (BONDURIANSKY 2001).

Konflikt mezi zájmy dvou pohlaví působí na vývoj fyziologických, morfologických i behaviorálních znaků (RICE 2000). Samotné utváření samčích a samičích pohlavních orgánů pavouků také přispívá k existenci sexuálního konfliktu mezi nimi. U samic se vyvinuly speciální orgány zvané spermatéky, které jim umožňují skladovat spermie všech samců, se kterými se spářili, což je pro ně bezesporu výhodné, neboť samice některých druhů mohou přednostně použít spermie nejkvalitnějšího samce k oplodnění svých vajíček (SCHNEIDER & LUBIN 1998). Pro samce však představují nevýhodu, neboť jejich spermie podrobují kompetici se spermii ostatních samců, se kterými se samice spářila. Tyto samičí zásobárny spermií nemají jednotnou stavbu, čímž poskytují výhody různým samčím strategiím. Mohou mít podobu slepých trubic nebo jsou spojeny s otvorem, kterými jsou odváděna oplodněná vajíčka, což představuje největší výhodu pro samce, který samici předal své spermie jako první. Původ skladování spermií a morfologie orgánu k tomu určených má tedy důležitý dopad na pohlavní výběr (EBERHARD et al. 1993).

Zralé spermie samců pavouků jsou nesené druhotnými párovými orgány zvanými pedipalpy, konkrétně jejich koncovými částmi – bulby. Druhy pavouků, u kterých se objevuje

sexuální kanibalismus, často užívají jen jeden pedipalpus během celé kopulace a v některých případech dochází k tomu, že jednou použitý bulbus již nemohou použít pro žádné další páření (HERBERSTEIN et al. 2005). Takový samec pak má dvě možnosti – buď se pokusí kopulovat znovu se stejnou partnerkou, čímž u ní zvýší svou reprodukční úspěšnost oproti samcům, kteří s ní kopulovali jen jednou a poskytli tedy jen poloviční dávku spermií, nebo se pokusí najít jinou receptivní samici. Kompetici mezi spermiemi mohou samci pomocí pedipalpů eliminovat vyjmutím předchozích spermií (SCHNEIDER & LUBIN 1998) nebo ucpaním samičích pohlavních vývodů (KNOFLACH & VAN HARTEN 2001).

Důvodů, proč jsou ve většině případů kanibalistické samice a ne samci, je hned několik. Konečnou rodičovskou investicí samce pavouka bývá předání své genetické informace. V případech, kdy je nutná rodičovská péče o potomstvo, bývá energeticky výhodnější pro jednoho z rodičů utéct a zanechat toho druhého s potomstvem, do kterého by jinak musel investovat energii. Vnitřní oplození předem určuje, že pohlaví, které rozhodně nemůže utéct, je samice (SCHNEIDER & LUBIN 1998). Větší rodičovská investice ze strany samice u většiny druhů často vysvětluje fakt, proč jsou samci během rozmnožování pod větším selekčním tlakem (BONDURIANSKY 2001), čímž se rozumí i nebezpečí kanibalismu.

Sežrání samice, které samec předal svou genetickou informaci, by tedy logicky nemělo žádný smysl. Nebezpečí kanibalismu před kopulací pro samice eliminuje jednak nevybíravost samců a zvyšování jejich reprodukčního úspěchu s každou oplodněnou samicí, jednak velikostní převaha samic. Samičí vybíravost však představuje jednoznačnou překážku v zájmech obecně polygammích samců, jejichž úspěšnost závisí na vůli samice.

V systému, kdy samice zabíjí a krmí se samci svého druhu, je zcela evidentní, které z pohlaví na tomto chování profituje a pro které je na první pohled krajně nevýhodné. Na druhou stranu, v některých případech může samec z tohoto chování vytěžit výhodu a samice naopak snížit své reprodukční úspěchy, což je silně determinováno načasováním kanibalismu, tedy tím, zda se objeví před či po kopulaci (SCHNEIDER et al. 2006).

1.2.2. Sexuální kanibalismus z pohledu samice

Existuje několik modelů vysvětlujících výskyt sexuálního kanibalismu. Ačkoliv jeho prvotní funkcí bylo pravděpodobně obstarání potravy (tzv. ekonomický model), je možné, že se postupně vyvinul v mechanismus výběru pohlavního partnera (PRENTER et al. 2006). Pro samice, pro které je nejvýhodnější pářit se s nejkvalitnějšími samci, může sexuální kanibalismus fungovat jako mechanismus volby partnera pro páření („female mate choice“). Objevili-li se před kopulací, může představovat efektivní formu zamítnutí méně kvalitních

samců. Tato přímá volba („direct mate choice“) představuje rozdílnou odpověď k jednotlivým samcům na základě jejich morfologických a behaviorálních znaků, které určují jejich reprodukční úspěch. Výběr na základě stejných znaků samice projevují i během kopulace a tehdy se jedná o tzv. skrytou volbu („cryptic mate choice“). Samice nechá preferovaného samce kopulovat déle, umožní mu tak předat více spermií a kanibalismus započne později (PRENTER et al. 2006).

Zda se samice zachová kanibalisticky či ne, závisí také na stupni jejího nasycení, přirozené agresivitě a schopnosti rozpoznat kořist od potencionálního sexuálního partnera. Podobně jako u obecné mezidruhové predace je dle ekonomického modelu důležitým faktorem množství samců, se kterými se samice střetne, a jsou-li pro ni hodnotnější jako kořist nebo jako sexuální partner (PRENTER et al. 2006).

Výše uvedené modely považují sexuální kanibalismus za adaptivní chování poskytující zisk dospělým samicím. Některé teorie ale tvrdí, že toto chování u dospělých živočichů vyplývá ze strategií předchozích vývojových stupňů, pro dospělé tedy nemusí představovat takovou výhodu nebo pro ně dokonce může být krajně nevýhodné. Sexuální kanibalismus se pravděpodobně přenesl do dospělého stádia jako pozůstatek agresivního chování juvenilních jedinců, které je pro ně vysoce adaptivní a úzce souvisí s jejich fitness (ARNQVIST & HENRIKSON 1997). Agresivní juvenilové chytí a zkonsumují více potravy, dosáhnou větších velikostí a v dospělosti produkují více potomstva než neagresivní jedinci. Z úspěšných agresivních juvenilů pak často vyrostou velké agresivní samice, které bez rozdílu útočí na kořist jiného druhu i na své potencionální sexuální partnery, což může vyústit v to, že nedojde k žádné kopulaci, vajíčka zůstanou neoplozená a samice nezplodí žádné potomky. V tomto případě nelze mluvit o kanibalismu jako o adaptivním chování a pro samici představuje nevýhodu.

Obdobným případem může být situace, kdy se samice jednoduše splete. Nepozná blízkého se samce, považuje jej za potencionální kořist a zaútočí na něj (ELGAR 1992). Zde tedy hrozí podobné nebezpečí jako v předchozím případě.

1.2.3. Sexuální kanibalismus z pohledu samce

Jak jsem uváděla v předchozí kapitole, kanibalismus je ve většině případů považován za adaptivní chování. Ačkoliv se reprodukční úspěch samce většinou zvyšuje s počtem oplodněných samic, lze v některých případech považovat sexuální kanibalismus za výhodný pro obě pohlaví, tedy i pro samce. Rozhodujícím faktorem je načasování kanibalismu.

Rozmnožování samo o sobě představuje pro samce obrovské energetické výdaje, například za vyhledání samice či soupeření s ostatními samci (SCHNEIDER et al. 2006).

Samci rovněž investují velké množství energie do různých mechanismů snižujících nebezpečí kanibalismu (SCHNEIDER & LUBIN 1998). Jako takový mechanismus fungují například námluvy. Tímto ritualizovaným chováním snižují šanci, že budou zaměněni za kořist (FOELIX 1996) a zároveň se snaží zaujmout vybíravé samice (PARRI et al. 1997). Vysílají signály optické, akustické i chemické nebo se samice přímo dotýkají. Tímto chováním mohou, ale nemusí dosáhnout úspěšného přijetí samicí. Ta si totiž vybírá své partnery pro páření především dle fyzických atributů, které charakterizují jejich fitness, nejčastěji podle velikosti (PRENTER et al. 2006).

Mimo námluv se u některých druhů pavouků vyvinuly strategie mnohem důmyslnější (SCHNEIDER & LUBIN 1998). Samci některých druhů pavouků, např. z čeledi snovačkovitých (Theridiidae) znehybní samici vláknem dříve než s ní začnou kopulovat (GOULD 1984), u samců čelistnatek (Tetragnathidae) se zase vyvinuly speciálně modifikované čelisti s výrůstky, které během kopulace drží čelisti samice rozevřené a znemožňují jí tak útok (DANIELSON-FRANCOIS & BUKOWSKI 2005). Někteří křížáci (Araneidae) vyčkávají dokud samice neuloví kořist a nezačne se jí krmit (FROMHAGE & SCHNEIDER 2005). Samci lovčíka (*Pisaura mirabilis* Clerck) zase přinášejí potravu jako zásnubní dar, kterým se samice zaměstná po dobu kopulace (SCHNEIDER & LUBIN 1998).

Na kanibalismus objevující se po kopulaci či během ní již lze v některých případech pohlížet jako na chování, ze kterého může profitovat i samec. Kanibalismus totiž prodlužuje dobu kopulace, která často určuje reprodukční úspěch samce, neboť čím déle samec kopuluje, tím více spermií předá (SCHNEIDER et al. 2006). Obecně se sebeobětování samce považuje za adaptivní, jestliže kopulace s další samicí představuje pro samce nižší reprodukční úspěch v porovnání s výhodami, které obětováním vlastního těla ve prospěch potomstva získá (MILLER 2007). Obětováním svého těla samec navíc často poskytuje cenné živiny samici, které předal svou genetickou informaci, nepřímou tak přispívá svému budoucímu potencionálnímu potomstvu, lze tedy hovořit o jakési extrémní formě otcovské investice (POLIS 1981).

Samec, který obětováním svého těla prodlouží kopulaci, má výhodu oproti těm, kteří samici uniknou. Tato výhoda dokonce vedla k tomu, že se samci některých druhů kanibalismu nijak nebrání. Nejznámějším příkladem tohoto „obětování se“ je snovačka *Latrodectus hasselti* Thorell (Theridiidae). Samci tohoto druhu při páření zaujmou pozici, ve které jsou vůči samici víceméně bezbranní, dalo by se říci, že tak své tělo nabízejí ke konzumaci. Během kopulace provedou jakýsi kotrmelec, při kterém obrátí vrchní stranu zadečku přímo k chelicerám samice. Kanibalismus se objevuje pouze v této pozici, nikdy ne během námluv. Samci, kteří jsou samicí zkonsumováni kopulují déle než ti, kteří kanibalismu uniknou, navíc

samice, které zkonsumovaly svého sexuálního partnera, se mnohem pravděpodobněji nebudou pářit s jiným samcem. Reprodukční úspěch zkonsumovaných samců je tedy mnohem vyšší (ANDRADE 1996). Sežráni však nejsou všichni samci, ale asi 65% z nich. To, kteří z nich se stanou obětí kanibalismu, nezávisí na jejich fyzických atributech, ale na stupni nasycení samice (ANDRADE 1998). Samice některých druhů i v tomto případě vykazují jakousi diskriminaci a volbu partnera pomocí načasování konzumace samce během kopulace. Jednoduše řečeno, preferovaného samce nechají kopulovat delší dobu a kanibalismus započnou později (PRENTER et al. 2006).

MILLER (2007) uvádí, že rozmnožovací systémy zahrnující samčí sebeobětování představují podstatnou odchylku od klasického modelu polygamií samců, neboť je obecně uváděno, že se samci snaží spářit s co největším počtem samic. Představě o polygamií samců rovněž odporuje fakt, že u některých druhů dochází k poškození samčích pohlavních orgánů již při první kopulaci během zasunutí pedipalpu, což značně snižuje jejich šance na další reprodukční úspěchy. Na druhou stranu však může takto ulomená část pedipalpu sloužit jako jakási zátko v pohlavních cestách samice („mating plug“), což lze chápat jako mechanismus, kterým se samci mohou vyhnout konkurenci spermií a zajistit tak své otcovství.

FOELLMER & FAIRBAIRN (2003) ve své práci uvádějí další zajímavé případy neobvyklého samčího chování. Samci druhu *Argiope aurantia* Lucas umírají spontánně po začátku kopulace, ať už na ně samice zaútočí či ne. U jiného druhu (*Argiope aemula* Walckenaer) se samci po kopulaci nesnaží od samice uprchnout a pokud se nestanou obětí kanibalismu, umírají krátce po páření.

1.2.4. Role velikosti u sexuálního kanibalismu

Jak již bylo řečeno výše, sexuální kanibalismus často představuje samičí volbu partnera pro rozmnožování. Protože si mnoho samic vybírá své sexuální partnery dle jejich morfologických znaků, z nichž nejlépe pozorovatelným je již několikrát zmiňovaná velikost, větší samci mívají oproti menším jedincům několik výhod, avšak nejen prostřednictvím volby samice. Velikost samice přímo koreluje s její fekunditou, u samce však spíše určuje kvalitu nepřímou z pohledu výhody při lovení potravy, bojích s konkurencí apod., proto si samice mnoha druhů vybírají pro páření větší samce, zatímco samci menších velikostí se s mnohem větší pravděpodobností stanou jejich kořistí. Jejich velikost ale také ukazuje schopnost čelit útoku, proto si samice spíše troufne na menší samce. I v případech, kdy samice přece jenom útočí bez rozdílu na všechny své potencionální partnery, větší jedinci jsou opět ve výhodě, neboť se pravděpodobněji ubrání samici než jejich menší konkurenti (JOHNSON 2001).

Podobná velikostní výhoda platí i pro opačné pohlaví. Menší samice si často nemůže tolik vybírat či zamítnout všechny nepreferované samce, neboť jí to její velikost jednoduše neumožňuje (PRENTER et al. 2006).

Navzdory výše uvedenému, existuje situace, kdy nebezpečí kanibalismu, působí na velikost samců opačně. U rodu *Nephila* či *Argiope* dosahují samci pouhé desetiny velikosti samice. Tento extrémní sexuální dimorfismus se považuje za odpověď na nebezpečí sexuálního kanibalismu před kopulací. Extrémní zmenšení těla samce pro něj může znamenat dvě výhody. Za první si jej samice nemusí vůbec všimnout a za druhé, ačkoliv ho zaregistruje, může jej jako potravu ignorovat díky jeho nedostatečné nutriční hodnotě (ELGAR & FAHEY 1996).

Schopnost samic pavouků diskriminovat samce pomocí sexuálního kanibalismu je dána sexuálním dimorfismem velikostně příznivým právě pro samice. Existuje ale několik druhů s tzv. reversním sexuálním dimorfismem, kdy samec velikostně převyšuje samici. U některých z nich se pak můžeme setkat s překvapivým chováním, které nazýváme reversní sexuální kanibalismus.

1.3. REVERSNÍ SEXUÁLNÍ KANIBALISMUS

ELGAR (1992) definuje sexuální kanibalismus jako proces, při kterém samice zabije a zkonsumuje svého potencionálního či aktuálního partnera. Několik málo studií ale ukázalo, že pohlaví vykazující tento typ kanibalismu, nemusí být vždy samičí. Existuje několik pozorovaných případů dokládajících obrácení rolí oproti klasicky chápanému modelu. Toto obrácení pak může vyústit v situaci, kdy se samec chová ke svým potencionálním sexuálním partnerkám kanibalisticky.

Ukázalo se, že klasický model, který považuje samce za aktivní a nevybíravé pohlaví, zatímco samice pokládá za pasivní a vybíravé, zdaleka nemusí platit ve všech případech. BONDURIANSKY (2001) se ve své práci odvrací od klasického modelu sexuálních rolí a poukazuje na poměrně časté částečné či dokonce úplné obrácení rolí pohlaví v živočišné říši. V rozmnožovacích systémech, ve kterých samec investuje do potomstva víc než jen své spermie, je často pozorováno částečné obrácení sexuálních rolí a v případě, že samec přispívá více než samice, měl by být právě on tím vybíravějším pohlavím, zatímco samice by měly o své sexuální partnery soutěžit. Vysoké investice do páření (časové či energetické) přispívají k vybíravosti samců, neboť poskytování ejakulátu či zasnubních darů, investování do dlouhých námluv či kopulace značně redukuje množství potencionálních páření s jinými samicemi v budoucnu. Nicméně i v systémech, kde samci klasicky přispívají k potomstvu

minimálně (tedy jen svými spermii), se samčí vybíravost může vyskytovat a tehdy je považována za odpověď na velkou variabilitu v samičí kvalitě (BONDURIANSKY 2001).

Podobně jako samice i samci si často volí mezi potencionálními partnerkami, buď přímou volbou ještě před kopulací, což znamená, že se spáří jen s preferovanými samicemi nebo volbou nepřímou, kryptickou, kterou představuje rozdílná kvalita či množství investovaných samčích zdrojů (velikost ejakulátu či zasnubního daru, doba páření apod.). Ve většině případů si samci vybírají na základě fenotypických ukazatelů fekundity samice, kterou nejčastěji bývá (podobně jako v opačném případě) celková velikost těla, která u samic přímo koreluje s jejich fekunditou, nebo také velikost, respektive šířka zadečku, která může být indikátorem počtu nesených vajíček. V systémech, ve kterých má největší výhodu ten samec, který samici předal spermie jako první, budou samci diskriminovat již spárené samice, ale samozřejmě jen tehdy, jsou-li schopni rozpoznat jejich stav, např. na základě chemických signálů zanechaných předchozími samci. V opačném případě, tedy mají-li největší výhodu spermie toho samce, který se se samicí pářil jako poslední, znevýhodněny budou dosud nespárené samice (BONDURIANSKY 2001).

1.3.1. Předpoklady pro výskyt reversního sexuálního kanibalismu

V kapitolách pojednávajících o „klasickém“ sexuálním kanibalismu bylo řečeno, že může představovat mechanismus samičí volby sexuálního partnera. Stejně tak tomu může být i v opačném případě, vykazují-li i samci výše uvedenou vybíravost při volbě partnerky pro rozmnožování. Nepreferované samice se pak často mohou stát obětí vybíravých samců (PRENTER et al. 2006).

Tento typ kanibalismu představuje nedostatečně prozkoumané chování, které bylo sledováno a dokumentováno jen u několika málo druhů živočichů. Vyskytuje se u pavoukoců a korýšů. Aby byl samec schopen kanibalistického chování vůči samici, musí mít stejně jako u všech ostatních forem kanibalismu výhodu nad svou obětí, jinými slovy musí ji být schopen uchvátit či přemoci. Čtyři druhy pavouků, u kterých byl doposud dokumentován reversní sexuální kanibalismus, mají většinou společné to, že samci velikostně převyšují samice. Pro samce pavouků bývají menší rozměry těla výhodou, z důvodu jejich aktivnějšího života, ale i přesto existují druhy, u kterých se velikost obou pohlaví příliš neliší nebo jsou samci větší než samice. Reversní forma sexuálního kanibalismu však byla zaznamenána i u jiné skupiny živočichů, a to korýšů, jejichž samci často útočí na samice v období svlékání či krátce po něm. V takovém stádiu jsou jedinci zranitelní a víceméně neschopni se bránit, čehož mohou využít ostatní, aktuálně lovu schopní jedinci stejného druhu. Období svlékání však většinou pro samice znamená jedinou možnost, kdy se mohou

pářit, samec tedy stojí před rozhodnutím, zda se raději spářit nebo nasytit snadnou kořistí, kterou pro něj bezbranná samice představuje.

1.3.2. Případy reversního sexuálního kanibalismu u pavouků

U dvou druhů rodu *Allocosa* (*Allocosa brasiliensis* Petrunkevitch a *Allocosa alticeps* Mello-Leitao, Lycosidae) se vyskytuje reversní sexuální dimorfismus, přičemž větší rozměry samci v tomto případě poskytují výhodu při soupeření o nejlepší teritoria a také při stavění podzemních doupat. Rovněž bylo zaznamenáno částečné obrácení rolí, neboť samice zde vyhledávají samce v jejich podzemních úkrytech a iniciují námluvy. Po páření jim samci přenechají svou podzemní skrýš, která samici poskytuje dobře chráněné místo pro naklazení vajíček. Samci doupe se samicí opouštějí a pro lepší ochranu jej zvenčí uzavírají. To představuje nejen cennou otcovskou investici, ale také zajištění otcovství díky snížení příležitostí na další páření takto „uvězněné“ samice. Dokud samec nepostaví nové doupe, je vystaven nebezpečí predace (AISENBERG et al. 2007). U *A. brasiliensis* bylo navíc zaznamenáno několik případů reversního sexuálního kanibalismu během období rozmnožování. Toto chování vždy vykazovali nedávno spáření samci bez doupete. Čím větší byl velikostní rozdíl mezi jedinci opačného pohlaví, tím častěji docházelo ke kanibalismu (AISENBERG et al. 2009).

SCHÜTZ & TABORSKY (2003) se ve své práci zabývají ekologií vodoucha stříbřitého (*Argyroneta aquatica* Clerck). Tento pavouk je jediným druhem, který tráví celý svůj život pod vodou, kde si staví pavučinový zvon, který naplňuje vzduchem. Život pod vodní hladinou poskytuje lokomoční výhodu větším živočichům, a protože v tomto případě jsou samci klasicky tím aktivnějším pohlavím, i zde se setkáváme s reversním sexuálním dimorfismem v jejich prospěch. Zatímco samci tráví většinu života ve vodě mimo zvon, kde aktivně loví, samice pobývají spíše ve vzduchových zvonech, které bývají větší než zvony samců. Narozdíl od samců velikost samičího zvonu pozitivně koreluje s velikostí jejího těla, což pravděpodobně přispívá k menším rozměrům těla samice, neboť větší zvon představuje mnohem větší energetické nároky při jeho stavbě a obnovování.

U tohoto druhu obě pohlaví vykazují určitou vybíravost. Samice preferují větší jedince opačného pohlaví, ačkoliv chování vůči nim je mnohem opatrnější než k menším samcům. Větší samci mají výhodu při soupeření o samice s menšími konkurenty. Navzdory výhodě, kterou pro samice skýtají menší tělní rozměry dané energeticky náročnou stavbou zvonu, samci mohou menší samice diskriminovat a chovat se k nim kanibalisticky (SCHÜTZ & TABORSKY 2005). Autoři toto chování vysvětlují dvěma možnými hypotézami platícími i pro klasický sexuální kanibalismus. Důvodem může být buď agrese zachovaná

z předchozích vývojových stupňů nebo také kanibalismus představující adaptivní potravní strategii. Protože v experimentech větší samci často zabíjeli menší samce i menší samice, kanibalismus u druhu *A. aquatica* je pravděpodobně závislý především na velikosti a řídí se jednoduchým pravidlem, že větší jedinci zabíjejí menší jedince.

U druhu *Evarcha culicivora* Wesolowska et Jackson (Salticidae) byl rovněž zaznamenán výskyt reversního sexuálního kanibalismu. Ačkoliv jsou zde samice v průměru o něco větší než samci (samice použité v experimentu měřily 4-7 mm, samci 3-6 mm), velikost představuje velice variabilní faktor. Kanibalistická jsou obě pohlaví, ale velcí samci mnohem častěji zabíjejí své potenciaální partnerky než samice své partnery pro páření. Největší nebezpečí pro samice logicky představují velcí samci, kteří mají zároveň výhodu při bojích se svými menšími konkurenty. Dospělé samice, které se dosud nepářily a nepodstoupily risk při páření s větším samcem, preferují větší jedince, zatímco již spárené samice si na základě předchozí zkušenosti vybírají menší, „bezpečnější“ samce. Obě pohlaví se navíc během námluv chovají aktivně, což rovněž potvrzuje existenci oboustranné volby sexuálního partnera („mutual mate choice“) u tohoto druhu (CROSS et. al. 2007).

1.3.3. Reversní sexuální kanibalismus u jiných organismů

DICK (1995) prováděl pokusy se dvěma druhy rodu *Gammarus* – *G. pulex* Stock & Pinkster a *G. duebeni celticus* L. (Crustacea: Amphipoda). Samci, kteří jsou větší než samice, před kopulací své partnerky chrání. Navzdory tomu se reversní sexuální kanibalismus na čerstvě svlečených, sexuálně receptivních samicích vyskytoval a to tehdy, byl-li samec vystaven delšímu hladovění. Takovéto chování je v tomto případě vysvětlováno jako konflikt mezi motivací k páření a motivací ke krmení. Samec samici zkonsumuje tehdy, je-li pro něj za dané situace hodnotnější jako potrava než jako partnerka pro páření, ačkoliv ji po určitou dobu chránil jako svou potenciaální partnerku.

S velice unikátním případem reversního i klasického sexuálního kanibalismu se můžeme setkat u parazitického druhu *Ichthyoxenus fushanensis* Tsai & Dai (Crustacea: Isopoda). Ihned po narození vyhledávají ryby, jejichž tělní dutinu by mohli obsadit. Jakmile se nedospělý jedinec dostane do tělní dutiny, ztrácí schopnost plavat a stává se samcem. Když se do tělní dutiny dostane další jedinec stejného druhu, jeho stávající obyvatel začne prodělávat změnu pohlaví na samičí, nově příchozí se stává samcem. Samice, které jsou větší než samci, neboť parazitují déle, vykazují kanibalistické chování na počátku období rozmnožování. V průběhu tohoto období však samci rostou a stávají se pro samici, která je méně pohyblivá než oni, nebezpečnějšími. Reversní forma sexuálního kanibalismu se tedy objevuje ke konci období páření, především tehdy, když je samice zranitelná (svlékání). Toto

chování se objevuje pouze u těch párů, které obývají tělní dutinu ryby menší než 10 cm díky omezeným zdrojům, které jim menší hostitel poskytuje, lze tedy hovořit o vyústění kompetice mezi jedinci v páru (TSAI & DAI 2003).

Dalším korýšem, u kterého byl zaznamenán reversní sexuální kanibalismus, je krab *Ovalipes catharus* White (Crustacea: Portunidae). Kopulace u tohoto dravého a agresivního druhu může probíhat jen krátce po svlékání samice, dokud je její tělní povrch dostatečně měkký. Samci dokáží rozpoznat, zda se bude samice v blízké době svlékat, často pak takovou samici nosí a chrání. Po jejím svlékání se k ní však mohou zachovat rozdílně. V některých případech se samec s čerstvě svlečenou, receptivní samicí nespáří, ale využije ji jen jako zdroj potravy, což je pro samce z potravního hlediska výhodné. Obě pohlaví profitují v situaci, při které se samec se samicí spáří a poskytuje jí během období, kdy je bezbranná, ochranu. Nicméně existují i případy, ve kterých se samec se samicí spáří a následně ji zkonsumuje. Toto nesmyslné chování je vysoce nevýhodné pro obě pohlaví, nemá žádné vysvětlení a je možné, že je pouhým následkem experimentů za laboratorních podmínek. Tak či tak, větší rozměry samičího těla snižují šanci na kanibalismus v obou případech, tedy před i po kopulaci (HADDON 1995).

2. PRAKTICKÁ ČÁST

2.1. CÍLE

Cílem praktické části bylo zjistit frekvenci reversního sexuálního kanibalismu u pavouka *Micaria sociabilis* Kulczyński. Tito pavouci z čeledi skálovkovitých (Gnaphosidae) se vyskytují na osvětlené a prohráté kůře starých dubů letních (*Quercus robur* L.) spolu s mravenci lužními (*Liometopum microcephalum* Panzer). Výskyt i aktivita pavouků je vázána na populace těchto teplomilných mravenců, neboť využívá Batesovy mimikry, jejichž modelem jsou právě nápadně zbarvení *Liometopum microcephalum*. Pavouci se těmito mravenci neživí, konzumují drobný hmyz, který vyhledávají v kůře stromu. Tento druh pavouka byl pro pokus vybrán především díky několika případům reversního sexuálního kanibalismu (JARAB, nepublikováno), které byly pozorovány při studii ekologie tohoto druhu, toto chování však nebylo dále nijak podrobně zkoumáno či ověřováno.

V této práci bych tedy chtěla popsat rozmnožovací chování *M. sociabilis* se zaměřením na reversní sexuální kanibalismus, konkrétně ověřit jeho výskyt a pokusit se popsat příčiny tohoto chování s důrazem na roli velikostních rozdílů mezi oběma pohlavími.

2.2. MATERIÁL A METODIKA

Odchyt pavouků probíhal v Lednickém parku přibližně od srpna do října 2007 a od dubna do září 2008 tedy v jarním až podzimním období ve slunečných dnech o teplotách nad 15° C mezi 11 až 16 hodinou. Kolem poledne dosahovala teplota nejvyšších hodnot a vrcholila aktivita mravenců i pavouků. U odchycených pavouků bylo určeno a zaznamenáno vývojové stádium, pohlaví a datum odchytu.

V laboratorních podmínkách byli pavouci chováni při pokojové teplotě (přibližně 23°C) samostatně ve zkumavkách o výšce 60 mm a průměru 15 mm s pěnovými zátkami a sádrou na dně pro zajištění vlhkosti. Sádra byla vlhčena pravidelně každý druhý den. Pavouci byli krmeni chvostoskoky (rod *Sinella*) nebo octomilkami (*Drosophila melanogaster*) rovněž každý druhý den. Den před pokusem byla pavoukům vždy poskytnuta kořist v podobě jedné octomilky, která obvykle stačila k nasycení pavouka, čímž se vyloučil faktor hladu.

Pokusy probíhaly v plastových nádobkách o výšce 40 mm a průměru 35 mm s průhledným víčkem, do kterých jsem vždy umístila dospělého samce a dospělou samici. Po jejich prvním kontaktu jsem začala měřit čas a sledovat chování obou jedinců. Sledováno

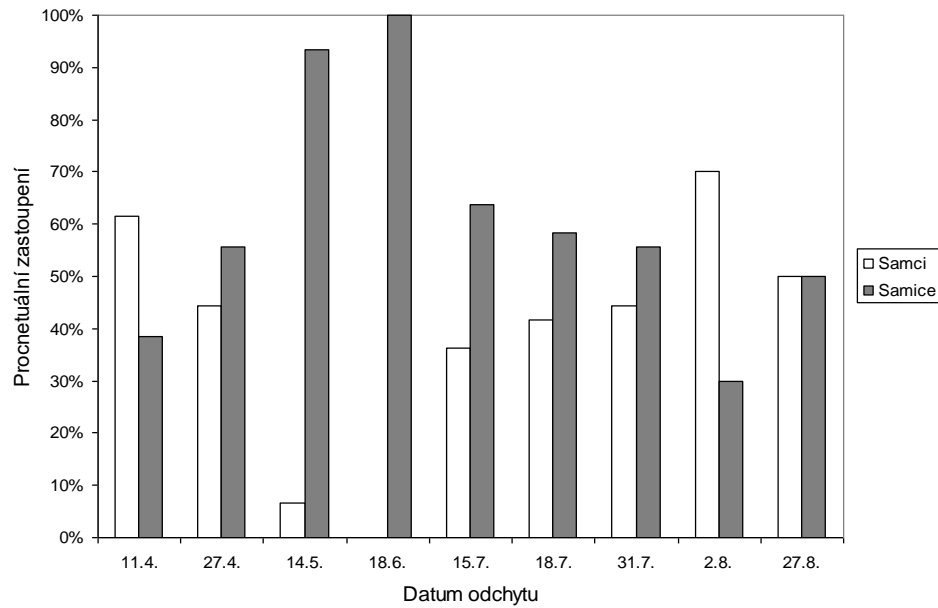
bylo, zda došlo ke kopulaci či kanibalismu (klasickému či reversnímu). Došlo-li ke kopulaci, zaznamenala jsem čas od prvního kontaktu až do zaujmutí pářící polohy a dále pak dobu kopulace. Objevil-li se kanibalismus, zaznamenala jsem opět čas od prvního kontaktu až do chycení jedince coby kořisti a jeho pohlaví. Pokud došlo ke střetu, ale nedošlo k páření ani kanibalismu, byl pár po 20 minutách oddělen a jeden nebo oba pavouci byli nahrazeni jinými. Páry jsem tvořila náhodně a jednotliví pavouci byli v pokusech používáni opakovaně.

Experimentu se zúčastnilo 77 dospělých jedinců (31 samců a 46 samic). U všech těchto jedinců byla změřena a zaznamenána délka hlavohrudí pomocí sestavy s preparačním mikroskopem OLYMPUS SZX12 a příslušnou kamerou Color View a pomocí programu AnalySIS auto. U některých jedinců byla rovněž zaznamenána délka celého těla ($n = 22$). Rozdíl velikostí hlavohrudí samců ($n = 31$) a samic ($n = 46$) byl otestován Mann-Whitney *U*-testem v programu STATISTICA 8. Neparametrický test byl použit z toho důvodu, že rozložení velikostí hlavohrudí samců neodpovídalo normálnímu rozložení. Rozdíl rozložení poměrů velikostí hlavohrudí samců a samic v případě kanibalismu a v případě kopulace bylo rovněž otestováno neparametrickým Mann-Whitney *U*-testem v programu STATISTICA 8, neboť v případě kopulace neodpovídaly hodnoty normálnímu rozložení. Zjištěné hodnoty (velikosti, poměry a časy) jsou ve výsledcích uvedeny jako průměr \pm směrodatná odchylka. Některé pokusy byly zaznamenány videokamerou, nahrávky byly zpracovány v programu Pinnacle Studio 9.3.

2.3. VÝSLEDKY

2.3.1. Poměr pohlaví

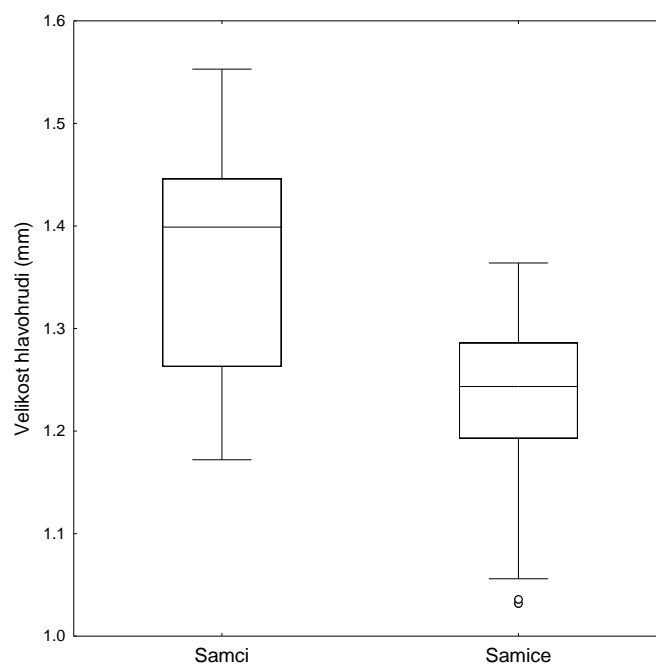
Během roku 2008 bylo v Lednickém parku provedeno cca 9 sběrů, které probíhaly od dubna do září. Při většině těchto sběrů byly podstatně hojnější samice (poměr počtu všech nalezených samců ku počtu všech nalezených samic je 0.5, $n = 35$ samců a 70 samic). Samci se vyskytovali častěji než samice jen na začátku dubna a ke konci srpna, v ostatních případech byly vždy hojnější samice. Ve dvou případech (období druhé poloviny dubna a první poloviny května) byl výskyt samců extrémně nízký, v prvním případě byl nalezen jen jediný samec, v druhém pak nebyl nalezen žádný, zatímco samice dosahovaly v obou případech nejvyšších počtů (Obr. 1).



Obr. 1: Procentuální zastoupení samců a samic *M. sociabilis* od dubna do srpna roku 2008.

2.3.2. Reversní sexuální dimorfismus

Měřením odchycených pavouků bylo zjištěno, že dospělí samci *Micaria sociabilis* jsou v průměru větší než dospělé samice tohoto druhu (Mann-Whitney *U*-test, $U = 259.5$, $P < 0.0001$). Průměrná velikost jejich hlavohrudí dosahovala 1.359 ± 0.10 mm, hlavohrud' nejmenšího samce měřila 1.172 mm, zatímco největšího 1.553 mm. Hlavohrud' samic dosahovala v průměru 1.230 ± 0.08 mm, hlavohrud' nejmenší samice měřila 1.032 mm, největší pak 1.364 mm (Obr. 2). Velikost celého těla dosahovala v průměru 2.936 ± 0.25 mm (samci 2.946 ± 0.27 , $n = 6$; samice 2.936 ± 0.26 , $n = 16$).



Obr. 2: Krabicový diagram velikostí hlavohrudí odchycených samců a samic *M. sociabilis*.

2.3.3. Páření

K páření došlo v 19 případech (tj. 10,5 % z $n = 180$). Průměrná doba od prvního kontaktu samce a samice do začátku kopulace byla $0:01:49 \pm 0:04:03$ hod. Ve většině případů ($n = 14$) však páření nastalo po několika sekundách ($t = 19$ s) od prvního střetu, jen v pěti případech po čase delším než minuta ($t > 6$ min). Nepozorovala jsem žádné námluvy. Sameček prchající samičku chytil, seshora sevřel její tělo svými končetinami tak, aby nemohla utéct a zaujal pářící polohu typu III, to znamená, že vylezl na hlavohruď samice a otočil se tak, aby ze strany dosáhl pedipalpem, který se nacházel blíže k samici, k její epigyně. Prvními dvěma páry končetin samici přidržoval mezi hlavohrudí a zadečkem, třetím párem pak kolem přídě hlavohrudí, respektive končetinami z pravé nebo levé strany podle toho, z které strany polohu zaujal (Obr. 3).



Obr. 3: Poloha typu III při páření *M. sociabilis*.

Samičku takto chytil několikrát, dokud se mu ji nepodařilo dostatečně znehybnit a úspěšně zaujmout pářící polohu, ale i poté, během kopulace, s ním pobíhala po misce. Samec používal jen jeden z pedipalpů, a to ten blíže k epigyně samice.

Kopulace trvala v průměru $0:35:02 \pm 0:37:41$ hod ($n = 19$), tato doba ale byla velmi variabilní (minimum $0:00:38$, maximum $1:56:01$). Průměrná velikost hlavohrudí spářených samců byla 1.391 ± 0.06 mm ($n = 14$), samičí 1.222 ± 0.09 mm ($n = 13$), jejich poměr byl 1.145. Spářílo se celkem 14 samců a 13 samic, z nichž někteří kopulovali i vícekrát s různými partnery, obě pohlaví maximálně třikrát (1 samec a 2 samice dvakrát, 2 samci a 2 samice třikrát, ostatní jedinci pouze jednou).

2.3.4. Reversní sexuální kanibalismus

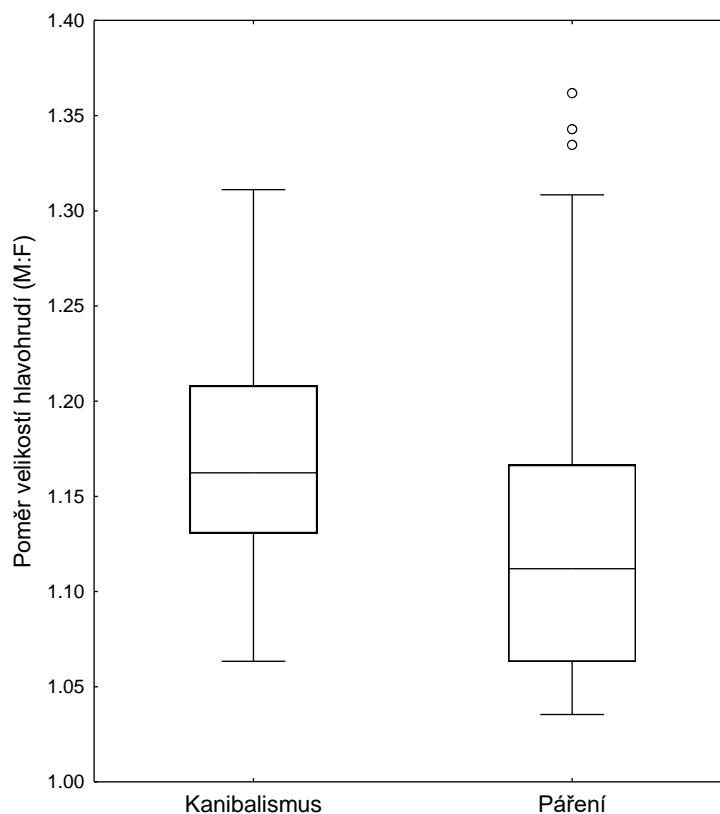
Ke klasickému sexuálnímu kanibalismu nedošlo v žádném případě, k reversnímu sexuálnímu kanibalismu došlo ve 20 případech (tj. 11% z $n = 180$) a v jednom případě došlo k situaci, kde se samec se samicí nejdříve spářil a poté ji zabil a zkonzumoval. Podobně jako páření, i kanibalismus nastal většinou nedlouho po prvním kontaktu, průměrná doba od prvního střetu až do chycení samice byla $0:01:13 \pm 0:01:40$ hod (minimum $0:00:03$, maximum $0:05:59$). Kanibalismus po kopulaci se objevil pouze v jediném případě. Chování předcházející chycení samice se nijak výrazně nelišilo od chování sledovaného před pářením - prchající samice byla napadena samcem, ten se ale nesnažil zaujmout pářící polohu, samici uchopil dvěma či třemi předními páry končetin a obrátil tak, aby se mohl zakousnout do spodní strany zadečku nebo hlavohrudí. Když samice znehybněla, pustil ji končetinami a po zbytek krmení ji držel pouze v chelicích (Obr. 4). Napadenou samici vždy zkonzumoval.



Obr. 4: Samec *M. sociabilis* konzumující samici.

Ve všech těchto případech byl samec větší než samice. Průměrná velikost hlavohrudí kanibalistických samců byla 1.451 ± 0.04 mm, u zabitých samic měřila v průměru 1.239 ± 0.06 mm, poměr velikostí hlavohrudí samců a samic pak odpovídal číslu 1.173. Většina samců, kteří vykazovali reversní sexuální kanibalismus, zabili a zkonzumovali více samic (6 z 8 kanibalistických samců), maximum bylo 7 případů tohoto kanibalismu na jediného samce, v průměru však zabil každý samec 2 až 3 samice. Žádný ze samců nezabil všechny nabídnuté samice a 4 samci se s některými samicemi spářili, zatímco k jiným vykazovali kanibalistické chování. Někteří samci zabili a zkonzumovali v jeden den i více nabídnutých samic.

Střední hodnoty poměrů velikostí hlavohrudí samců a samic v případě kopulace a v případě reversního sexuálního kanibalismu (Obr. 5) se od sebe statisticky významně lišily (Mann-Whitney U -test, $U = 118$, $P = 0.043$).



Obr. 5: Krabicový diagram poměrů velikostí hlavohrudí (samec:samice) *M. sociabilis*, u kterých došlo k páření a k reversnímu sexuálnímu kanibalismu.

2.4. DISKUZE

Provedená měření a pozorování potvrdily výskyt reversního sexuálního dimorfismu a častý výskyt reversního sexuálního kanibalismu u druhu *M. sociabilis*. Kanibalistické chování vykazovali jen samci, kteří velikostně převažovali samice. Tato skutečnost odpovídá předpokladu, že budou kanibalističtí jen jedinci s určitou převahou, nejčastěji s převahou velikostní (POLIS 1981). Ačkoliv všichni samci, u kterých byl zaznamenán reversní sexuální kanibalismus, byli větší než jejich oběti, nedá se říct, že by větší rozměry těla samce automaticky znamenaly, že se zachová k dané samici kanibalisticky. Z 31 dospělých samců použitých při pokusech vykazovalo kanibalistické chování jen 8 z nich, přičemž kanibalismus se vyskytoval jen ve 20 ze 156 případů, ve kterých byl samec větší než samice.

Většina kanibalistických samců zaútočila na několik nabídnutých samic, což pravděpodobně znamená, že velikost není jediný faktor ovlivňující výskyt kanibalismu,

ačkoliv dává jedinci nespornou výhodu. V některých studiích zabývajících se klasickým sexuálním kanibalismem bývá zdůrazňována role agrese samice (ARNQVIST & HENRIKSON 1997). Podobné vysvětlení by mohlo platit i pro reversní formu, neboť výsledky experimentů ukazují, že většina samců navzdory velikostní výhodě na žádnou ze samic nezaútočila, zatímco jiní vykazovali kanibalistické chování opakovaně (i v jediném dni). Jeden samec dokonce zabil 7 z 12 nabídnutých samic a ani jednou se během pokusů nespáril. Samice konzumoval nezávisle na pořadí a nehledě na jejich velikost.

Nutno však zdůraznit, že se žádný samec nikdy nechoval ke všem samicím stereotypně, žádný z kanibalistických samců nezabil všechny nabídnuté samice, je tedy pravděpodobné, že zde rovněž hrají roli vlastnosti opačného pohlaví. Podobně jako u samic, pro které může kanibalismus představovat mechanismus volby partnera pro páření, bylo i u samců v některých studiích dokázáno, že kanibalismem mohou diskriminovat nepreferované samice (PRENTER et al. 2006, SCHÜTZ & TABORSKY 2005). Obecným ukazatelem kvality bývá velikost samice, která pozitivně koreluje s její fekunditou (BONDURIANSKY 2001). V případě *M. sociabilis* však tato preference samic nebyla dokázána, samci se přednostně nepáрили s většími samicemi a neútočili častěji na menší z nich. Velikost samic tedy příliš nesouvisela s chováním, které samec vůči dané samici vykazoval.

Jinou vlastnost, na základě které by samci mohli diskriminovat své potencionální sexuální partnerky, představuje stav samice, respektive zda se již spáрила (STOLTZ et al. 2007). Roli tohoto faktoru bohužel nelze ze získaných výsledků posoudit, neboť jsem pracovala s dospělými samicemi, které byly odchyceny v přírodě, jejich stav mi tedy nebyl znám. Z toho důvodu bych ve své diplomové práci chtěla použít samice odchycené v subadultním stádiu a dochované do dospělosti v laboratorních podmínkách. Pokusy s takovými samicemi by pak měly ukázat, zda se liší chování samců k samicím na základě předchozích páření.

Určitou roli pravděpodobně může hrát i hojnost samic. Vzhledem k tomu, že během odchytů byly ve většině případů podstatně hojnější samice, je pravděpodobné, že poměr pohlaví u *M. sociabilis* je početně příznivější právě pro ně. Tato skutečnost by mohla částečně vysvětlovat, proč samci tohoto druhu útočí na některé samice. Je-li samic dostatek, zabitím potencionální sexuální partnerky nečelí tak velkému nebezpečí, že by mohli zůstat nespáření, pokud je vysoká šance, že narazí na další samici.

Při páření bylo pozorováno chování, které odpovídalo násilné kopulaci (CLUTTON-BROCK & PARKER 1995). Tento jev představuje situaci, kdy samci některých živočišných druhů jednoduše ignorují vůči vybíravých samic k páření prostřednictvím „násilí“, což je možné jen tehdy, jsou-li samci větší, silnější či obratnější než samice. V literatuře bývá

uváděno, že se násilná kopulace vyskytuje jen u starobylejších mygalomorfních pavouků s jednodušeji utvářenými pohlavními orgány a absence tohoto jevu u vývojově pokročilejších a celkově mnohem početnějších labidognátních pavouků bývá vysvětlována komplikovanější strukturou pohlavních orgánů, neboť v takovém případě je pravděpodobně nutná spolupráce obou pohlaví při páření (SCHNEIDER & LUBIN 1998). V práci VAGNERA (1901) se však setkáváme s popisem násilné kopulace u jednoho ze zástupců labidognátních pavouků, maloočky smaragdové (*Micrommata virescens* Clerck). Samci tohoto druhu pavouka jsou menší než samice, před kopulací se však zakousnou do přední části zadečku své partnerky a když pak samice v důsledku tohoto kousnutí dostatečně znehybní a nebrání se, začnou se s ní pářit. Toto chování vykazovala během pokusů asi polovina pavouků (VAGNER 1901). U *M. sociabilis* se násilná kopulace vyskytovala při každém páření, samec však samici nikdy nekousl, pouze ji znehybnil končetinami. Na zkoumání násilné kopulace u tohoto druhu bych se chtěla zaměřit ve své diplomové práci.

Výskyt reversního sexuálního kanibalismu i násilné kopulace pravděpodobně souvisí s přítomností reversního sexuálního dimorfismu u zkoumaného druhu. Tento u pavouků neobvyklý jev může souviset s životní strategií druhu *Micaria sociabilis*, tedy s využíváním Batesových mimiker. Jako model jim slouží dělnice mravence *Liometopum microcephalum*, jejichž tělo dosahuje velikosti od 3 do 7 mm (PETRÁKOVÁ 2006). Aby byly mimikry opravdu „přesvědčivé“ a účinné, měli by pavouci dosahovat obdobných rozměrů jako model, který napodobují. Pravděpodobně právě proto se velikost celého těla obou pohlaví příliš neliší a pohybuje se okolo 3 mm, což odpovídá velikosti menších dělnic mravence lužního, mezi kterými se pavouci pohybují. Vycházíme-li navíc z klasického modelu, kdy samci představují aktivnější pohlaví, je pro ně bezpodmínečně nutné, aby se jejich velikost blížila velikosti mravenců, které napodobují a aby bylo nesnadné je při pohybu mezi mravenci od nich rozlišit, což by jim menší rozměry typické pro většinu samců pavouků značně komplikovaly.

2.5. ZÁVĚR

Teoretickou část mé bakalářské práce tvoří literární rešerše, která přináší základní poznatky o sexuálním kanibalismu a především detailně shrnuje informace z dosud vydaných prací zabývajících se jeho reversní formou. Ačkoliv jde o málo prozkoumané chování, které částečně odporuje klasickému modelu sexuálních rolí, zdá se, že na něj lze aplikovat podobná pravidla jako na klasický sexuální kanibalismus jako například velikostní výhoda, vliv hladu či kvality jedince.

V experimentech byli použiti pavouci *M. sociabilis*, u kterých se vyskytuje reversní sexuální dimorfismus, který může tvořit předpoklad pro výskyt sledovaného chování. Při

pokusech někteří samci vybraného druhu opravdu vykazovali kanibalistické chování. Všichni tito samci byly větší než jejich oběti, nebyla však potvrzená hypotéza, že budou preferovat větší samice, neboť rozměry zabitých samic byly velmi variabilní a ve většině případů se nejednalo o nejmenší nabídnuté samice. Během experimentů byla zjištěna přítomnost násilné kopulace u sledovaného druhu.

V diplomové práci bych v rámci zkoumání reversního sexuálního kanibalismu ráda zjistila, zda se samci *M. sociabilis* chovají rozdílně k dosud nespářeným samicím oproti samicím, které se již pářily. Rovněž bych se chtěla blíže zabývat násilnou kopulací u tohoto druhu.

2.6. POUŽITÁ LITERATURA

- AISENBERG A., VIERA C. & COSTA F.G. 2007: Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 29-35.
- AISENBERG A., GONZÁLEZ M., LABORDA A., POSTIGLIONI R. & SIMÓ M. 2009: Reversed cannibalism, foraging and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders. *Journal of Arachnology* (in press).
- ANDRADE M.C.B. 1996: Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science* 271: 70-73.
- ANDRADE M.C.B. 1998: Female hunger can explain variation in cannibalistic behavior despite male sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology* 9: 35-42.
- ARNQVIST G. & HENRIKSSON S. 1997: Sexual cannibalism in fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evolutionary Ecology* 11: 255-273.
- BONDURIANSKY R. 2001: The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews* 76: 305-339.
- CLUTTON-BROCK T.H. & PARKER G.A. 1995: Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49: 1345-1365.
- CROSS F.R., JACKSON R.R. & POLLARD S.D. 2007: Male and female mate-choice decisions by *Evarcha culicivora*, an east African jumping spider. *Ethology* 113: 901-908.
- DANIELSON-FRANCOIS A.M. & BUKOWSKI T.C. 2005: Female mating history influences copulation behavior but not sperm release in the orb-weaving spider *Tetragnatha versicolor* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Insect Behavior* 18: 131-148.
- DICK J.T.A. 1995: The cannibalistic behaviour of two *Gammarus* species (Crustacea, Amphipoda). *Journal of Zoology* 236: 697-706.

- EBERHARD W.G., GUZMAN-GOMEZ S. & CATLEY K.M. 1993: Correlation between spermathecal morphology and mating systems in spiders. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 197-209.
- ELGAR M.A. 1992: Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. In: M.A. ELGAR & B.J. CRESPI (eds.): *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. Oxford University Press, Oxford, pp. 128-155.
- ELGAR M.A. & FAHEY B.F. 1996: Sexual cannibalism, competition and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes* Latreille (Araneae: Araneoidea). *Behavioral Ecology* 7: 195-198.
- FOELIX R.F. 1996: *Biology of Spiders*. Oxford University Press, New York.
- FOELLMER M.W. & FAIRBAIRN D.J. 2003: Spontaneous male death during copulation in an orb-weaving spider. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: S183-S185.
- FROMHAGE L. & SCHNEIDER J.M. 2005: Safer sex with feeding females: sexual conflict in a cannibalistic spider. *Behavioral Ecology* 16: 377-382.
- GOULD S. J. 1984: Only his wings remained. *Natural History* 93(9): 10-18.
- HADDON M. 1995: Avoidance of post-coital cannibalism in the brachyurid paddle crab *Ovalipes catharus*. *Oecologia* 104: 256-258.
- HERBERSTEIN M.E., GASKETT A.C., SCHNEIDER J.M., VELLA N.G.F. & ELGAR M.A. 2005: Limits to male copulation frequency: sexual cannibalism and sterility in St. Andrew's cross spiders (Araneae, Araneidae). *Ethology* 111: 1050-1061.
- JOHNSON J.C. 2001: Sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): an evaluation of two explanations for female aggression towards potential mates. *Animal Behaviour* 61: 905-914.

- KNOFLACH B. & VAN HARTEN A. 2001: *Tidarren argo* sp. nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. *Journal of Zoology* 254: 449-459.
- MILLER J. 2007: Repeated evolution of male sacrifice behavior in spiders correlated with genital mutilation. *Evolution* 61(6): 1301-1315.
- MOYA-LARAÑO J., HALAJ J., WISE D.W. 2002: Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56(2): 420-425.
- NISHIMURA K. & ISODA Y. 2004: Evolution of cannibalism: referring to costs of cannibalism. *Journal of Theoretical Biology* 226: 293-302.
- PARRI S., ALATALO R.V., KOTIAHO J. & MAPPE S. 1997: Female choice for male drumming in the wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Animal Behaviour* 53: 305-312.
- PETŘÁKOVÁ L. 2006: *Interakce mezi mravenci druhů Liometopum microcephalum a Lasius fuliginosus*. Bakalářská práce, Masarykova univerzita, Brno.
- POLIS G.A. 1981: The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 225-251.
- PRENTER J., MACNEIL C. & ELWOOD R.W. 2006: Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour* 71: 481-490.
- RICE W.R. 2000: Dangerous liaisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 12953-12955.
- SCHNEIDER J.M. & LUBIN Y. 1998: Intersexual conflict in spiders. *Oikos* 83: 496-506.
- SCHNEIDER J.M., GILBERG S., FROMHAGE L. & UHL G. 2006: Sexual conflict over copulation duration in a cannibalistic spider. *Animal Behaviour* 71: 781-788.

- SCHÜTZ D. & TABORSKY M. 2005: Mate choice and sexual conflict in the size dimorphic water spider *Argyroneta aquatica* (Araneae, Argyronetidae). *Journal of Arachnology* 33: 767-775.
- SCHÜTZ D. & TABORSKY M. 2003: Adaptations to an aquatic life may be responsible for the reversed sexual size dimorphism in the water spider, *Argyroneta aquatica*. *Evolutionary Ecology Research* 5: 105-117.
- STOLTZ J.A., MCNEIL J.N. & ANDRADE M.C.B. 2007: Male assess chemical signals to discriminate just-mated females from virgins in redback spiders. *Animal Behaviour* 74: 1669-1674.
- TSAI M.L. & DAI C.F. 2003: Cannibalism within mating pairs of the parasitic isopod, *Ichthyoxenus fushanensis*. *Journal of Crustacean Biology* 23: 662-668.
- VAGNER V.A. 1901: On coloration and mimicry in animals. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obschectva jestestvoispyt* 31(2): 1-76.