

Česká zemědělská univerzita v Praze  
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů  
Katedra zoologie a rybářství



Epigamní chování, páření a péče o potomstvo u  
pavouků (Araneae)  
Bakalářská práce

Autor práce: Milada Šimáňová  
Vedoucí práce: Ing. Štěpán Kubík, Ph.D.

### **Čestné prohlášení**

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

V Praze dne 17.4.2015

.....

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Štěpánu Kubíkovi, Ph.D. za pomoc, cenné rady a odborné vedení mé bakalářské práce.

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b>	<b>6</b>
<b>2</b>	<b>Cíl</b>	<b>7</b>
<b>3</b>	<b>Přehled literatury</b>	<b>8</b>
3.1	Charakteristika a taxonomie pavouků . . . . .	8
3.2	Pohlavní orgány pavouků . . . . .	9
3.2.1	Samčí pohlavní orgány . . . . .	9
3.2.2	Samičí pohlavní orgány . . . . .	10
3.3	Epigamní chování a páření . . . . .	11
3.3.1	Mygalomorphae (sklípkaři) . . . . .	11
3.3.2	Pholcoidea (třesavky) . . . . .	13
3.3.3	Dysderoidea (šestiočky) . . . . .	14
3.3.4	Eresoidea (stepníci) . . . . .	15
3.3.5	Araneoidea (křížáci) . . . . .	16
3.3.6	Lycosoidea (slíďáci) . . . . .	24
3.3.7	Agelenoidea (pokoutníci) . . . . .	28
3.3.8	Dictynoidea (cedivečky) . . . . .	29
3.3.9	Clubionoidea (zápředníci) . . . . .	30
3.3.10	Thomisoidea (běžníci) . . . . .	31
3.3.11	Salticoidea (skákavky) . . . . .	32
3.4	Sexuální kanibalismus . . . . .	34
3.5	Péče o potomstvo . . . . .	37
3.5.1	Péče o kokony a jejich tvorba . . . . .	37
3.5.2	Péče o mláďata . . . . .	39
<b>4</b>	<b>Závěr</b>	<b>42</b>
<b>5</b>	<b>Seznam literatury</b>	<b>43</b>

## Epigamní chování, páření a péče o potomstvo u pavouků (Araneae)

### Souhrn

Bakalářská práce je psána formou literární rešerše a zabývá se epigamním chováním, pářením a péčí o mláďata u pavouků. Samci jsou menší než samice a často jim hrozí, že se během rozmnožování stanou kořistí samic, proto se u nich vyvinulo ritualizované chování v podobě námluv. Cílem samce je přesvědčit samici, že jde o potencionálního partnera, se kterým by měla zplodit potomky a vyhnout se tak kanibalismu. Pavoučí námluvy jsou druhově specifické skládající se z taktilních, chemických, akustických a vizuálních signálů. Námluvy mohou být velmi jednoduché, kdy samci používají k ujištění samic o svém úmyslu jen taktilní signály, až po složité trvající i několik hodin s využitím všech typů signálů. Samice všech druhů pavouků mají vyvinutou nějakou podobu mateřské péče. Po naklazení vajíček samice vytvoří ochranný kokon, o který zpravidla pečují a střeží ho. Samice několika čeledí kokon nosí všude s sebou buď v chelicích nebo připevněný k snovacím bradavkám. U některých skupin pavouků samice pečují o mláďata i po jejich vylíhnutí. Malé pavoučky hlídají a krmí je celou kořistí, natrávenou potravou nebo nakladou dodatečnou snůšku vajec, kterými se mláďata živí. Samice lovčků upředou speciální pavučinové hnízdo, které potomkům poskytuje úkryt. Extrémní mateřskou péčí je matrifágie, kdy je samice zkonsumována mláďaty. Vyskytuje se u nemnoho druhů pavouků.

**Klíčová slova:** Araneae, sexuální kanibalismus, epigamní chování

## **Courtship behaviour, mating and parental care of spiders (Araneae)**

### **Summary**

This bachelor's thesis is written in the form of a literature review discussing courtship behaviour, mating and care of young spiders. Male spiders are smaller in size than their female counterparts and are often in danger of falling prey to the female during mating. Due to this spiders have developed ritualized courtship behaviour. The male's goal is to convince the female spider of his suitability to produce offspring in hopes to avoid cannibalism. Spider courting is species specific consisting of tactile, chemical, acoustic and visual signals. Courtship behaviour ranges from simple, where males resort to using just tactile signals, to complex rituals lasting several hours using all available signals. All female spiders of any species have developed some kind of maternal care for young spiders. After laying eggs, female spider creates a protective cocoon around them and mostly guards the eggs. Females of some families carry their cocoon everywhere with them either in chelicera or attached to spinnerets. Some females care for their offspring even after hatching. Spiderlings are fed with whole prey, predigested food or the female spiders lays extra eggs for feeding purposes. Nursery web spider females weave special web nest to provide safety for offspring. An example of extreme maternal care is matrophagy where the female lets herself to be consumed by her own young spiders. Matrophagy is common in only a few species of spiders.

**Keywords:** Araneae, sexual cannibalism, courtship behaviour

# 1 Úvod

Pavouci jsou bezobratlí živočichové s velkou rozmaností druhů, obývající téměř každé přírodní stanoviště. Vyvinuly se v období karbonu před více než 320 milióny let a některé druhy pavouků se zachovali v téměř nezměněné podobě do dnešní doby. Dokázali se postupně přizpůsobovat změnám životního prostředí a zdokonalovat strategie důležité pro přežití.

Pavouci jsou velmi užiteční, protože jako draví živočichové živí se hmyzem a dalšími členovci, likvidují populace škůdců a přenašeče různých nemocí. Kořist loví pomocí rozmanitých typů sítí, pastí, rychlosti a nenápadnosti a k její ochromení nebo usmrcení slouží pavoukům jed, který vstříkují do oběti svými klepítky. Pravděpodobně je to jeden z důvodů, proč má spousta lidí z pavouků strach. Kousnutí pavoukem není většinou pro člověka nebezpečné, protože většina druhů ani nedokáže prokousnout lidskou pokožku, nebo nemají dost silný jed. Z desetitisíců druhů pavouků jich jsou pouze desítky, kteří dokáží způsobit člověku otravu nebo smrt.

Mezi jedinečné životní projevy samců pavouků můžeme zařadit epigamní chování. Jediným cílem dospělého samce je najít vhodnou samici a zplodit potomky. Svůj úmysl musí dát samici najevo vhodným způsobem, nebo se jinak může stát obětí pohlavního kanibalismu ze strany samice. U druhů s výraznějším pohlavním dimorfismem, kdy jsou samci o dost menší než samice, jsou projevy námluv nejnápaditější.

U pavouků se vyvinula i péče o potomstvo. Od jednoduché, kdy samice obalí snesená vajíčka pavučinovým kokonem a víc se nestará, po složitější péči zahrnující hlídání kokonu, krmení a opatrování malých pavoučků.

## 2 Cíl

Cílem práce je na základě dostupné literatury utřídit různé způsoby reprodukčního chování pavouků.



## 3 Přehled literatury

### 3.1 Charakteristika a taxonomie pavouků

**Říše:** živočichové (Animalia)

**Kmen:** členovci (Arthropoda)

**Třída:** pavoukovci (Arachnida)

**Řád:** pavouci (Araneae)

Pavouci jsou rozšířeni po celém světě kromě Antarktidy a obývají všechny druhy ekosystémů mimo vzduchu a otevřeného moře (Foelix, 2011). V tropickém podnebném pásu žije většina druhů a směrem k pólům jich rychle ubývá (Buchar a Kůrka, 1998).

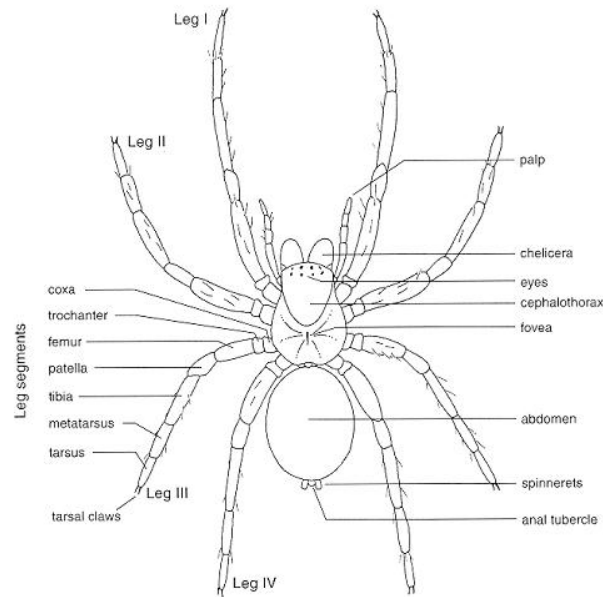
V současné době je známo 44 906 druhů pavouků seřazených do 114 čeledí. Nejpočetnější je čeleď skákavkovití (Salticidae) s 5755 popsányými druhy (Platník, 2014). V České republice žije kolem 70 druhů skákavkovitých (Buchar a Kůrka, 1998). Jen po jednom popsáném druhu mají čeledi Huttoniidae, Sinopimoidae a Trogloraptoridae (Platník, 2014).

Pavouci jsou predátoři a k usmrcení své kořisti používají jed (Foelix, 2011) kromě čeledi pakřížákovití (Uloboridae), kteří nemají jedovou žlázu (Buchar a Kůrka, 1998). Pavouci svou kořist chytají pomocí sítě, nebo ji loví aktivně. Hlavní složku potravy představuje hmyz a další druhy členovců. Kořisti některých druhů pavouků se můžou stát i drobní obratlovci. Rostlinnou stravou se živí druh *Bagheera kiplingi* Peckham & Peckham, 1896 ze Střední Ameriky. Je to jediný býložravý druh pavouka (Foelix, 2011).

Tělo pavouků se člení na hlavohruď (cephalothorax) a zadeček (abdomen), vzájemně propojené tenkou stopkou, kterou prochází trávicí trubice, nervy, hlavová tepna. Stopkou protéká i krevomíza. Z hlavohrudi vyrůstá šest párů článkovaných končetin. Prvním párem jsou dvoučlánkové klepítka (chelicery), jejichž poslední článek má vzhled drápku a probíhá jím jedová žláza. Původním typem jsou chelicery plagiognátní, jejichž základní články míří dopředu a dráčky šikmo k sobě. Od tohoto typu jsou odvozeny chelicery ortognátní a labidognátní. Ortognátní chelicery mají také základní články namířené dopředu, ale dráčky směřují vodorovně dozadu. U labidognátních chelicer základní články směřují dolů a dráčky proti sobě. Druhým párem jsou makadla (pedipalpy), které mají o jeden článek méně, než nohy. U samců je poslední článek opatřen váčkovitým útvarem, který se nazývá bulbus a samec jím během kopulace předává sperma do zásobních váček samice. Třetím až šestým párem jsou nohy, skládající se ze sedmi článků, které se nazývají kyčel (koxa), příkyčlí (trochanter), stehno (femur), koleno (patela), holeň (tibia) a dvoučlánkové chodidlo (metatarsus a tarsus). Na posledním článku se nachází dva až tři dráčky. Hřbetní strana hlavohrudi je pokrytá karapaxem, který je tvořen vrstvou kutikuly. Na přední vyvýšené části karapaxu jsou umístěny oči. Většina pavouků má osm očí a jejich uspořádání je pro každou čeleď typické. Ve střední části hlavohrudi se kutikula

zanořuje dovnitř, kde tvoří podélnou rýžku (fovea), která slouží k uchycení svalů svého žaludku. Na břišní straně zadečku se nachází dva až čtyři páry snovacích bradavek (Obr. 1). Smyslovými orgány pavouků jsou chloupky, otvůrky v kutikule a oči. (Buchar a Kůrka, 1998).

Většina pavouků dosahuje délky těla 2–10 mm, ale některé druhy z podřádu sklípkanů (Mygalomorphae) můžou být velcí 80–90 mm. U většiny druhů dosahují samice větší velikosti než samci a žijí déle (Foelix, 2011).



Obrázek 1: Vnější stavba těla pavouka (Jocque and Dippenaar-Schoeman, 2006)

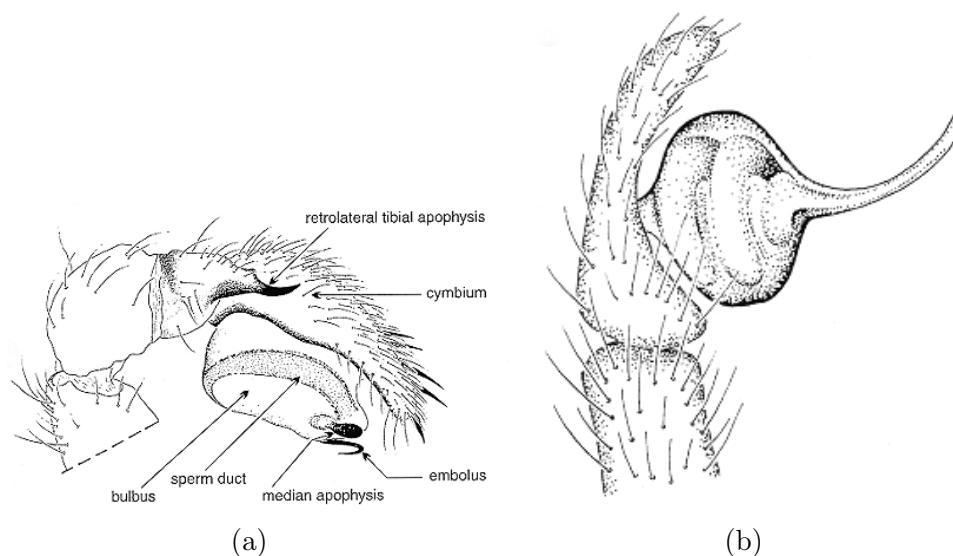
## 3.2 Pohlavní orgány pavouků

Pavouci jsou gonochorističtí živočichové, což znamená, že mají oddělené pohlaví. Pohlavní ústrojí samců a samic má specifické utváření, sloužící k rozpoznání druhů, kteří jsou si blízce příbuzní. Tento vztah lze charakterizovat na principu zámku a klíče (Foelix, 2011; Buchar a Kůrka, 1998).

### 3.2.1 Samčí pohlavní orgány

Samci pavouků nemají primární kopulační orgány. Pro páření mají speciálně upravený tarzální článek pedipalp (cymbium) nesoucí bulbus, který slouží ke skladování a přenosu spermií. Z bulbu vybíhá tenký špičatý útvar embolus, jenž samec při páření zavádí do spermatéky samice. Takováto proměna samčích pedipalp je u členovců naprosto výjimečná. U haplogynních pavouků je bulbus jednoduchý a má tvar hrušky. Spermie jsou vylučovány pomocí žlázových sekretů. Bulbus entelegynních pavouků má složitější strukturu. Skládá se z pevných sklerotizovaných částí (skleritů) a měkké části (hematodochy). Obě mohou

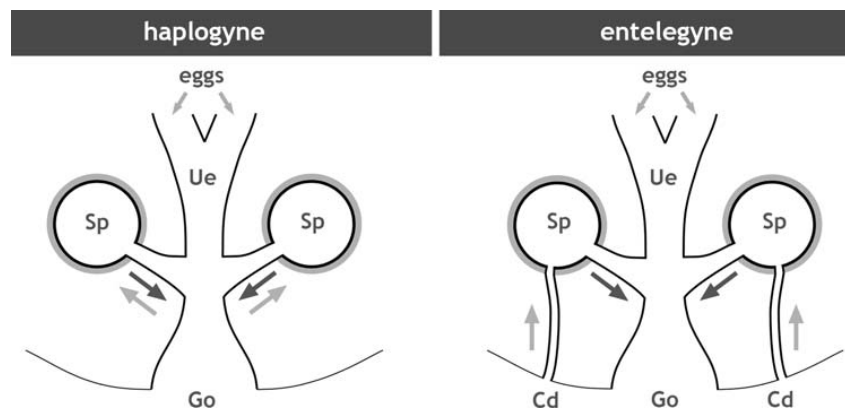
nést speciální výstupky (apofýzy), které jsou důležité při páření. Spermie jsou vylučovány tlakem hemolymfy, jež rozšíří hematodochu a změní prostorové uspořádání bulbu, což je předpoklad pro bezpečnou vazbu s epigynou samice. V klidu je bulbus složený, aby chránil křehký embolus před mechanickým poškozením (Obr. 2). Varlata samců jsou párová a nacházejí se v břišní části zadečku. Můžou mít tvar rovných nebo spleťových trubíc. Chámovody se spojují v nepárový chámomet, který vede ven mezi průduchy plicních vaků. Zralé spermie samec vypouští na speciální pavučinu, jež má obvykle trojúhelníkový tvar. Poté samec střídavě přečerpává spermie do svých embolů. Přečerpání spermatu je dlouhá záležitost a může trvat i víc než hodinu. Spermie chrání proteinový obal, aby se při skladování a přepravě nepoškodily (Foelix, 2011).



Obrázek 2: Porovnání bulbů entelegynních (a) a haplogynních (b) pavouků (Jocque and Dippenaar-Schoeman, 2006)

### 3.2.2 Samičí pohlavní orgány

Vaječníky samic pavouků jsou párové orgány protáhlé struktury. Nachází se v břišní části zadečku. Vajíčka (oocyty) jsou připojeny k epitelu vaječníků krátkým stonkem. Jak se vaječné buňky uvolňují není dosud stále jasné. Vejcovody se spojují v nepárovou dělohu (uterus), která ústí ven mezi průduchy plicních vaků. U entelegynních pavouků jsou pohlavní orgány samice složitější a jsou kryté sklerotizovanou destičkou (epigynou). Mimo primárního genitálního otvoru (gonoporu) mají pohlavní orgány ještě dva kopulační kanály, kterými samec proniká svými emboly a předává spermie do postranních kanálků (spermatéky) samice. Oplodněná vajíčka opouští tělo samice genitálním otvorem a jejich počet i velikost se u různých druhů pavouků velmi liší. Kanálky jsou spojené s dělohou prostřednictvím fertilizačních chodbiček. U haplogynních pavouků slouží ke kopulaci a oplodnění jen jeden genitální otvor s jedním kanálkem (Obr. 3) (Foelix, 2011).



Obrázek 3: Pohlavní orgány samičích pohlavních orgánů haplogynných a entelegynných pavouků. Světlé šipky znázorňují pohyb spermií po ejakulaci, černé zobrazují pohyb spermií po oplození (Uhl et al., 2010)

### 3.3 Epigamní chování a páření

Většina samců po posledním svlékání opouští své pavučiny a úkryty. Zpravidla přestávají lovit potravu, přečerpají spermie do pedipalpů a hledají vhodné samice k páření. U pavouků se vyvinulo jedinečné chování před pářením, kterým dávají samicím najevo, že nepřichází kořist, ale potenciální sexuální partner. Námluvy bývají druhově specifické a zajišťují zabránění hybridizace. Samci žijí krátce a mnoho z nich umírá brzy po páření. Oproti tomu samice žijí déle, protože kladou vajíčka, budují kokon a některé druhy pečují o vylíhlá mláďata (Foelix, 2011).

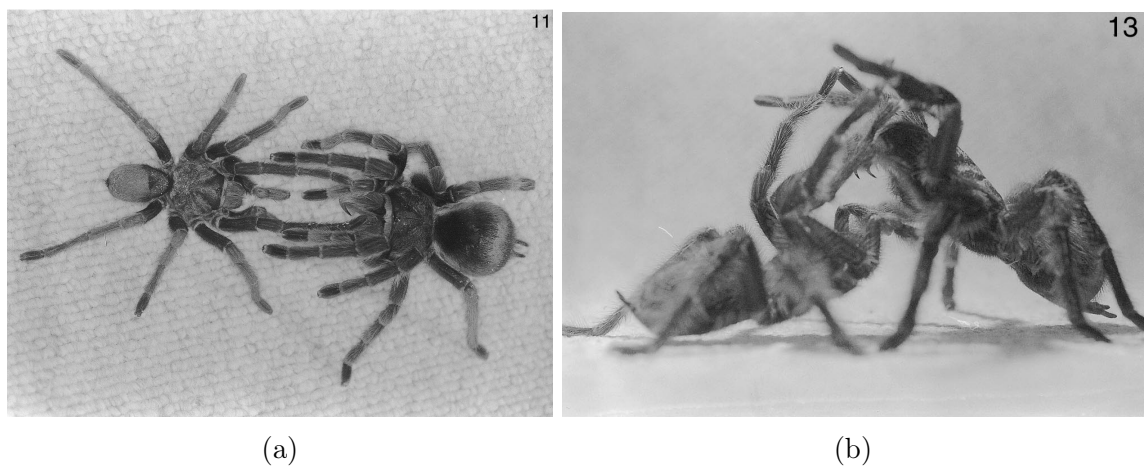
#### 3.3.1 Mygalomorphae (sklípkani)

Sklípkani patří mezi největší a nejdéle žijící pavouky, kteří jsou rozšířeni v tropických a subtropických oblastech. Jejich biologie je dosud málo známá a studie epigamního chování sklípkanů je omezeno jen na několik druhů, hlavně z čeledi sklípkanovití (Theraphosidae) (Costa et Pérez-Miles, 2002), kterých je známo 953 druhů (Platnick, 2014).

Komunikace sklípkanů při pohlavním chování se skládá z chemických, vibračních a taktilních signálů (Pérez-Miles et al., 2007). Jejich reprodukční strategie jsou podobné (Costa et Pérez-Miles, 2002).

Samci zahajují námluvy po styku s pavučinovým vláknem samice napuštěným samičím sexuální feromonem, který usnadňuje pavoukovi poznat, jestli se jedná o samici stejného druhu a zda je ochotná se pářit. Samci klepou energicky pedipalpy do substrátu. Některé druhy komunikují i klepáním předníma nohama, nebo vytváří vibrace pomocí pohybů těla a třetím párem nohou (Costa et Péres-Miles, 20002). Tyto stridulační vibrace může samice vnímat na substrátu až do vzdálenosti 1,2 m (Prentice, 1992). Samice některých druhů reagují na samčí signály rychlým klepáním prvním párem nohou. Toto chování bylo popsáno u druhu *Grammostola schulzei* (Schmidt, 1994) (Ferretti et Ferrero, 2008) a u tří druhů rodu *Aphonopelma* Pocock, 1901 (Prentice, 1992). Samice druhů *Eupalaestrus*

*weijenberghi* (Thorell, 1894) a *Acanthoscurria suina* Pocock, 1903 ťukáním předními končetinami reagují na samčí námluvy zevnitř svých nor, čímž informují samce o ochotě k páření. Klepáním také pomáhají samci se zorientovat a najít vchod do nory (Quirici et Costa, 2005). Pokud se samec přiblíží k samici klepne jí nataženými předními nohama a snaží se dostat svým tělem pod její tělo (Obr. 4a). Samice odpoví nadzvednutím hlavy a hrudi, rozšířením pedipalpů, zdvihnutím předních nohou a rozevřením chelicer. Samec zareaguje sevřením jejích chelicer pomocí tibiálních výrůstků umístěných na prvním páru nohou, čímž samici nadzvedne a zlepší tak i bezpečnost během páření (Obr. 4b). Samec vloží jen jeden pedipalp, nebo střídavě oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice. Pasivita samice je udržována dotýkáním pedipalpů samce na ventrální straně samice během páření (Costa et Péres-Miles, 2002).



Obrázek 4: Samec (vlevo) poklepává samici předními nohama (a), kopulační pozice sklípkanů (b) (Costa et Pérez-Miles, 2002)

U druhu *G. schulzei* samec během páření přerušovaně ťuká druhým párem nohou na hlavohruď samice. Toto plynulé poplácávání se u jiných Theraphosidae nevyskytuje (Ferretti et Ferrero, 2008). Podobné chování bylo pozorováno u druhu *Brachypelma klaasi* (Schmidt & Krause, 1994). Samec střídavě udeří pedipalpy samici do hrudní kosti. Údery zřejmě udržují samici v pasivním stavu (Yanez et al., 1999).

Bertani et al. (2008) zjistili, že samci druhu *Sickius longibulbi* Soares & Camargo, 1948 vykazují rozdílné chování během námluv a páření. Samec se snaží srazit samici na záda, aby se nad ní mohl umístit pod 90° úhlem. Důvodem je zřejmě úspěšnější přenos spermií, protože samci mají velmi dlouhé emboly. V této poloze můžou uložit více spermií do vejcovodu samice, což je místo, kde se spermie uchovávají, protože samice nemají spermatéku. Samci někdy během námluv samici kousnout, čímž jí na několik minut znehybní. Použitím jedu se samec pravděpodobně snaží samici uklidnit.

U druhů žijících v norách probíhá páření vždy u vchodu. Důvodem je pravděpodobně malý prostor v noře samice a také se tím snižuje riziko sexuálního kanibalismu pro samce. Dalším minimalizováním rizika kanibalismu je krátká doba páření (Costa et Péres-Miles,

2002).

Pavouci čeledi sklípčankovití (*Atypidae*) mají velké chelicery, které směřují rovnoběžně dopředu. Tělo je válcovité, nohy krátké a mohutné, uzpůsobené k pohybu v noře. Samcům se v dospělosti nohy prodlouží, aby snadněji vyhledali noru samice. Sklípčanci si staví nory s trubicovým vývodem, který splývá s okolím. Velikost těla se pohybuje od 10 do 26 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Na světě je známo 50 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

Dospělí samci opouští své nory. Samičí nory se vydávají hledat v noci. Orientují se zřejmě pomocí samičích feromonů. Námluvy zahajují ťukáním na lapací trubici samice. Páření probíhá uvnitř nory a trvá několik hodin. Samci uhynou krátce po kopulaci, zatímco samice mohou žít 8 až 10 let (Kůrka a kol., 2015).

### 3.3.2 *Pholcoidea* (třesavky)

Nápadným znakem pavouků čeledi třesavkovití (*Pholcidae*) jsou velmi dlouhé nohy a menší velikost těla, která se pohybuje od 3 do 15 mm. Jejich tarzy mají nepravidelné článkování, které umožňuje ohýbání chodidel (Buchar a Kůrka, 1998). Popsáno je 1416 druhů této čeledi (Platnick, 2014). Třesavkovití jsou haplogynní pavouci, samice nemají spermatéku a spermie se uchovávají ve sliznici vejcovodu (Uhl, 1998).

Dospělí samci třesavky kulovité (*Physocyclus globosus* (Taczanowski, 1874)) žijí krátkou dobu společně s různými vývojovými stádii samic, včetně samic s vaječnými kokony. Samec zahajuje námluvy klepáním na pavučinová vlákna druhým párem nohou a v menší míře i prvním párem nohou. Výrazně kroutí a otáčí pedipalpy a občas krátce vibruje tělem. Tímto chováním se snaží přinutit samici, aby se k němu přiblížila. Před pářením se samec přiblíží k samici tak, aby své chelicery mohl zapojit do sklerotizovaného vyboulení nad její epigynou. Samec vloží oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice současně. Zatímco obě embolie zůstávají vloženy po celou dobu páření, pedipalpy samec rytmicky pohybuje krouživými a mačkovými pohyby, které jsou na začátku páření častější a pravidelnější. Kopulace se spářeními samicemi vede k vytlačování spermií z pohlavních orgánů samic už během kopulace, nebo několik minut po kopulaci. U nespářených samic k vytlačování spermií nedochází (Huber et Eberhard, 1997). Samice během páření komunikují se samci stridulací. Rychlými pohyby pedipalpů o chelicery vydávají skřípavé zvuky. Chelicery mají na boku řadu rýhování a stehenní kost pedipalpů má ostré hřebeny. Stridulací se pokouší přimět samce, aby přerušil genitální stlačování. Když samec stlačuje delší dobu, samičí stridulace je častější, ale pokud samec uvolní stlačování, samice přestává stridulovat. Samice také stridulaci využívají k odmítnutí samců (Peretti et al., 2006).

Třesavka velká (*Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775)) je kosmopolitní druh pavouka hojně se vyskytující v lidských obydlích, kde si staví řídké sítě na stropěch a v rozích. Průběh námluv a kopulace probíhá jako u druhu *P. Globosus*. Samci preferují velké samice, ale už neupřednostňují, jestli jsou před nebo po snášce vajec a vyhledávají samice, bez ohledu na jejich reprodukční stav, což je v rozporu s hypotézou u haplogynních pavouků

o prioritě spermií posledního samce (Uhl, 1998). Samice jsou schopné regulovat délku kopulace tím, že vzpírají své nohy o nohy samce a snaží se přetočit na bok a odpojit tak samčí chelicery z epigyny. Samice většinou ukončí druhé páření dříve, protože v prvním páření získají dostatek spermií na oplodnění vajíček (Schäfer et Uhl, 2002).

### 3.3.3 Dysderoidea (šestiočky)

Charakteristickým znakem šestioček je snížený počet očí. Většinou mají šest očí, ale u některých druhů čeledi šestiočkovití (Dysderidae) žijících v jeskyních dochází k úplné redukci očí. Dalším společným znakem je jednoduchý bulbus u samců a u samic nevyvinutá pohlavní destička. Zadeček je podlouhlého oválného tvaru a velikost těla se pohybuje od 1 do 20 mm. Výrazným znakem čeledi vzokanovití (Oonopidae) je velmi malá velikost těla (do 3mm) a výskyt kutikulárních destiček (skleritů) na zadečku. Pavouci čeledi šestiočkovití se přes den zdržují v pavučinovém hnízdě a v noci se vydávají lovit. Pavouci čeledi segestrovití (Segestriidae) trvale obývají pavučinovou rourku, kde číhají na kořist a v klidové poloze směřují dopředu první tři páry nohou (Buchar a Kůrka, 1998). Popsáno je 529 druhů čeledi Dysderidae, 1484 druhů Oonopidae a 119 druhů Segestriidae (Platnick, 2014).

Burger et al. (2010) ve své práci popisují námluvy a páření druhu *Orchestina sp.* z čeledi Oonopidae. Pokud samec narazí na vlákna samičí sítě, začíná ji ihned hledat. Obvykle několikrát přechází přes síť a samice se k němu natáčí. Samec se postupně přibližuje k samici, až se navzájem dotýkají předními nohama. Samec zaujme kopulační pozici nasunutím se pod hlavohruď samice. V této poloze vloží současně oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice a pohybuje jimi po celou dobu kopulace. Po páření zůstává samec v blízkosti samičí sítě. Samice *Orchestina sp.* se páří s více samci a uvnitř spermatéky může docházet k míchání spermií různých samců. Pohlavní výběr se vyskytuje ve formě kompetice spermií, prostřednictvím jejich míchání a mohl by být ovlivněn partnerským hlídáním po kopulaci.

Samci druhu *Unicorn catleyi* Platnick & Brescovit, 1995 z čeledi Oonopidae se snaží snížit kompetici spermií způsobem, který je pro haplogynní druhy neobvyklý. Samec během páření zlomí část embolu v pohlavním orgánu samice. Toto chování je zřejmě spíše strategií zaručující jejich otcovství, než útěk před kanibalismem, protože nejsou žádné rozdíly ve velikosti těla obou pohlaví a nebylo pozorováno agresivní chování ze strany samic (Izquierdo et Rubio, 2011).

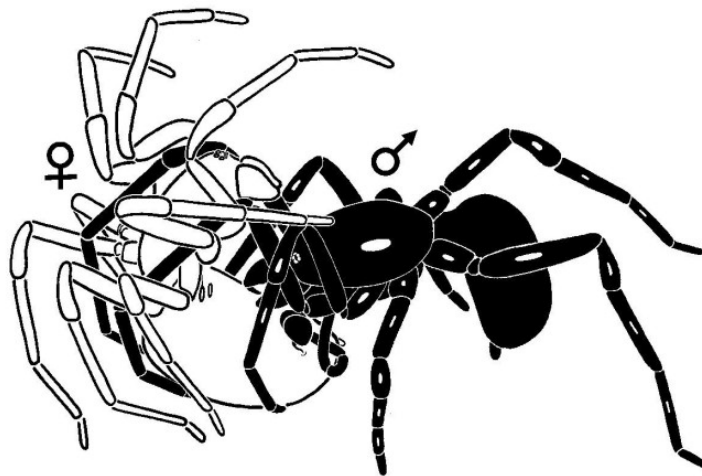
Samice druhu *Silhouettella loricatula* (Roewer, 1942) z čeledi Oonopidae dokáže zpracovat samčí spermie velmi zvláštním způsobem. Samčí ejakulát se skládá ze spermií a kulovité sekrece, který je uzavřen v sekrečním vaku. Proces obalení spermií je proveden ve spermatéce samice, protože ejakulát obklopený vakem se nenachází v bulbu pedipalpu samce. Sekrece tvořící vak vyrábí žlázy sousedící se spermatékou. Sekreční vak tak zabraňuje míchání spermií různých samců a také umožňuje samici zbavit se ejakulátu samce.

Sekrece vaku spermií aktuálního samce probíhá v průběhu páření, protože všechny oplodněné samice, které se zbavily vaku, měly nový vak obsahující spermie (Burger, 2007).

Pavouci čeledi Segestriidae kopulují uvnitř samičí pavučinové trubice a samec zavádí oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice současně (Kůrka a kol., 2015).

Samci čeledi Dysderidae přistupují čelem k samici, podlezu její hlavohruď a předníma nohama obejmou její zadeček. V této poloze samci zasunují oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice najednou. Někteří samci této čeledi zavádí pedipalpy střídavě a odstraňují sperma od předešlého samce ze semenného kanálku samice (např. *Dasumia carpatica* (Kulczyński, 1882)). Pavouci druhu *Dysdera hungarica* Kulczyński, 1897 se rozmnožují thelytokní partenogenezí (z neoplozeného vajíčka se vyvíjí jen samice), což jim umožňuje úspěšné šíření (Kůrka a kol., 2015).

Neobvyklým způsobem rozmnožování se vyznačují pavouci druhu šestiočky sadistické (*Harpactea sadistica* Řezáč, 2008) z čeledi Dysderidae. Samice *H. sadistica* mají zakrnělý pohlavní orgán. Samec zahájí námluvy klepnutím a sevřením samice prvním párem nohou. Poté se klepítka zakousne do spodní části zadečku samice a vbodne postupně oba pedipalpy, podobající se injekční jehle, přímo do tělní dutiny (Obr. 5). Tento způsob kopulace se nazývá traumatická inseminace a je poprvé popsána u pavouků. Pro samce tato strategie páření může představovat výhodu otcovství, protože vajíčka budou rychleji oplozena (Řezáč, 2009).



Obrázek 5: Pavouci *H. sadistica* během kopulace (Řezáč, 2009)

### 3.3.4 Eresoidea (stepníci)

Pavouci čeledi stepníkovití (Eresidae) obývají podzemní nory, nebo si budují sítě na vegetaci. Jsou to velcí pavouci s mohutně vyvinutou hlavovou částí hlavohruď. Před snovacími bradavkami mají kribelum. Je to příčná destička, na kterou vyúsťuje velké množství jemných snovacích žláz produkujících extrémně tenká vlákna s dokonalou přilnavostí, která umožňují znehybnění kořisti. Pavouk je vyčesává hřebínkovitým útvarem na metatarzech



čtvrtého páru nohou, který se nazývá kalamistrum. Samci druhů žijících v norách mají pestřejší zbarvení, aby při vyhledávání samicích nor byli chráněni před napadením predátory. Velikost těla se pohybuje od 10 do 25 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 96 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

Kopulace probíhá v samicí noře a samec zavádí střídavě pedipalpy do pohlavního otvoru samice. Samci zalepují epigynu samice tuhnoucí viskózní hmotou, nebo zlomí svůj embolus v kopulačním kanálku. Po páření bývá samec samicí zkonsumován (Kůrka a kol., 2015). Pohlavní zátky vytvořené sekrecí, nebo zlomením části pohlavního orgánu v kopulačním otvoru samic, se převážně vyskytují u entelegynních pavouků. Samice mají oddělené otvory pro kopulaci a vypuzování vajíček při kladení. Na rozdíl od samic haplogynních pavouků, které mají jen jeden pohlavní otvor. Samci produkcí pohlavních zátek snižují vícenásobné páření samic a zabraňují konkurenci spermií, čímž si zajišťují otcovství (Uhl et al., 2010).

Samci stepníka čárového (*Stegodyphus lineatus* (Latreille, 1817)) vyvinuli reprodukční strategii, která je však pro samice vysoce nákladná. Samec zlikviduje vaječný kokon samice a tím ji donutí k páření, aby mohla zničenou snůšku nahradit. Infaticida samců stepníka je zřejmě prvním případem tohoto chování u bezobratlých živočichů. Samice se snaží vaječný kokon bránit, ale vzhledem k malému rozdílu ve velikosti těla obou pohlaví se jí to ne vždy podaří. Samice, které přijdou o kokon, se vzhledem k věku nebudou schopny postarat o malé pavoučky do stádia rozptýlení. Druhá snůška bývá výrazně menší než první, což pro samice představuje dvojí reprodukční náklady (Schneider et Lubin, 1997).

### 3.3.5 Araneoidea (křížáci)

U pavouků, kteří si staví síť je riziko kanibalismu nejvýraznější, protože samci musí vstoupit na síť samic. Samice mají velmi dobrou vibrační citlivost, ale špatný zrak, kterým vizuálně nerozliší potenciálního partnera od kořisti. Samci proto vytváří výrazné vibrační signály, které oddalují samicí agresivní chování, a tím snižují nebezpečí napadení v průběhu první nejrizikovější fáze námluv (Wignall et Herberstein, 2013).

Pavouci čeledi křížákovití (Araneidae) mají mohutné chelicery. Zadeček je vejčitého až kulovitěho tvaru a zpravidla bývá větší, než hlavohruď. Velikost těla se pohybuje od 2 do 38 mm. Pavouci předou charakteristické dvojrozměrné kolové síť. Pavouk sedí v jejím středu nebo je schovaný v úkrytu nacházejícím se v blízkosti sítě (Buchar a Kůrka, 1998). Je známo 3045 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

Epigamní chování pavouků čeledi Araneidae bývá podobné. Dospělí samci křížáka obecného (*Araneus diadematus* Clerk, 1757) přestávají budovat síť a lovit. Potulují se po okolí a hledají samici vhodnou k páření. Energii doplňují požíváním vláken ze sítě samic, kterým se dvoří. Byl i zaznamenán případ, kdy se samec *A. diadematus* živil na chycené kořisti menších druhů pavouků (Elgar et Nash, 1988).

Po objevení sítě dospělé samice, upřede samec k jejímu okraji speciální vlákno, které

nejdříve poslouží jako signální a později jako pářící vlákno. Samec se pomalu pohybuje po vlákně a současně jím škuje. Dává tak samici signál, že není kořist, ale potenciální partner. Také se jí snaží přesvědčit, aby opustila střed sítě a přesunula se na pářící vlákno. Samice většinou nejprve rychle vyrazí za domnělou kořistí, takže samec musí ustoupit do bezpečí a opakovat pokus o sblížení. V některých případech musí samec vytrvale signalizovat i několik hodin. Pokud je samice konečně svolná k páření, přejde na pářící vlákno a zaujme vhodnou polohu. Zavěsí se hlavou dolů za třetí a čtvrtý pár nohou, ostatní si přitáhne k tělu a břišní stranou se otočí směrem k samci. V tento moment musí samec rychle vniknout pod samici a vložit jeden pedipalp do pohlavního otvoru samice (Obr. 6). Po ukončení páření se samec spustí na bezpečnostním vlákně, co nejdál od samice. Za několik minut samec opakuje celý postup námluv, aby mohl vložit druhý pedipalp. Další pokus o sblížení trvá kratší dobu, protože samice bývá svolná okamžitě. Samice může zabít a zkonsumovat samce v jakékoli fázi námluv a páření. Konzumací samce zvětší svou hmotnost, což má vliv na zvýšení její plodnosti, protože samec má všechny nutriční požadavky nezbytné k produkci vajec (Elgar et Nash, 1988).



Obrázek 6: Samec (vpravo) a samice (vlevo) křížáka rodu *Araneus* Clerck, 1757 během námluv (a) a páření (b) (<http://toulky.kolas.cz/2005/krizaci.htm>)

Samec druhu *Argiope keyserlingi* Karsch, 1887 postupuje po síti samice ke středu za neustálého chvění rychlými pohyby končetin, které generují výrazné vibrace sítě. Čím víc se blíží ke středu sítě, tím jsou vibrace rychlejší. Po dosažení středu prorazí v síti díru, přes kterou horizontálně protáhne pářící vlákno. Samec škuje vláknem dokud samice nezaujme vhodnou polohu k páření. Samec ihned skočí na samici a vloží jeden pedipalp do pohlavního otvoru samice a zároveň stáčí tělo tak, aby byl z dosahu jejích chelicer. Někdy samci nepostupují po síti do jejího středu, ale upředou si pářící vlákno mimo síť samice (Herberstein et al., 2002). Tento druh pavouka je velmi sexuálně dimorfní s vysokým výskytem sexuálního kanibalismu. Samice ovlivňují délku kopulace pomocí kanibalismu po páření, čímž se prodlouží délka kopulace a samci tak mají možnost oplodnit více vajíček (Elgar et al, 2000). Samice už spárené napadají samce před pářením častěji, než

nespárené, čímž ovlivňují samčí chování. Samci proto raději cestují na síti neoplozených samic. Vyhnou se tak útokům ze strany samice, ale také získají vyšší šanci na její úspěšné oplodnění (Herberstein et al., 2002).

Samci křížáka pruhovaného (*Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772)) nepředou pářící vlákno, ale postupují po síti samice směrem k ní za stálých cukavých pohybů předních nohou. Když je samec na dosah samice, začne ji předníma nohama poklepávat na hřbetní i břišní straně a na nohách. Samice tohoto druhu bývají vnímavější a nenapadají samce před pářením. Pokud je samice ochotná se pářit, nadzvedne tělo ze sítě do pravého úhlu. Samec vlez do prostoru mezi samicí a sítí do polohy, při které je jeho spodní strana naproti břišní straně samice a zavede jeden pedipalp do jejího pohlavního otvoru. Samice ihned po vložení samce napadne a snaží se ho zabalit do pavučiny (Schneider et Lesmono, 2009). Obvykle se samci pokouší o útěk, ale většinou jich je mezi 70 až 80 % chyceno. Během páření si samci *A. bruennichi* poškozují své pohlavní orgány tak, že zanechají část svého pedipalpu uvnitř pohlavního orgánu samice. Je to zřejmě funkce proti zabránění konkurenci spermií, protože zabrání následnému páření jiným samcem, nebo aspoň zkrátí dobu páření (Nessler et al., 2007). Samec zkrátí nebo vynechá námluvy, pokud se na síti objeví konkurenční samec. Důvodem je snaha o rychlé vložení pedipalpu do epigyny samice a tím zajištění asi 50% pravděpodobnosti otcovství, protože soupeř nemusí dokázat využít prázdný kopulační kanálek (Schneider et Lesmono, 2009).

Zajímavé chování před a během páření vykazují samci křížáka zlatitého (*Argiope aurantia* Lucas, 1833). Samci žijí společně na síti samice před jejím posledním svlékáním a čekají až dosáhne pohlavní dospělosti. Samci se snaží pářit se samicí během posledního svlékání, kdy se nemůže bránit. Tato strategie páření je označována jako oportunní páření (Foellmer et Fairbairn, 2005). Samci se vždy snaží dosáhnou obou vložení pedipalpů do pohlavního otvoru stejné samice (Foellmer et Fairbairn, 2004). Unikátní vlastností samců *A. aurantia* je schopnost okamžitě po páření zemřít. Smrt samce se spouští ihned po vložení druhého pedipalpu, kdy přestane reagovat a umírá během několika minut (Foellmer et Fairbairn, 2003). Samci na síti samice mezi sebou bojují o přístup k samicí a často útočí i na samce, kterému se už podařilo dosáhnout kopulace (Foellmer et Fairbairn, 2005). Pokud se nějakému samci podařilo vložení obou pedipalpů, ostatní se snaží mrtvého samce odtáhnout stranou (Foellmer et Fairbairn, 2003). Někteří samci během bojů ztratí alespoň jednu nohu, zřejmě z důvodu odvrhnutí (autotomie) v sebeobraně (Foellmer et Fairbairn, 2005).

Wignall et Herberstein (2013) ve své práci uvádějí výsledek pokusů se dvěma druhy pavouků *A. keyserlingi* a *Argiope aetherea* (Walckenaer, 1842) týkající se vibračních signálů. Samicím vložili do sítě cvrčky a přehrávali jim vibrační signály samce druhu *A. keyserlingi*. Obě samice reagovali pomaleji, což nasvědčuje tomu, že vibrační signály při námluvách jsou vysoce konzervativní. Výsledek pokusu může naznačovat, že prvotní signály jsou spíše komunikací se samicí o vhodném neagresivním chování, než o identifikaci

druhu.

*Nephila plumipes* (Latreille, 1804) a *Nephila edulis* (Labillardière, 1799) jsou druhy pavouků běžně se vyskytující v Austrálii a Indonésii s výrazným pohlavním dimorfismem (Obr.7). Samci jsou často obětí kanibalismu před a během páření. Mnohdy se snaží vyhnout kanibalismu za cenu ztráty nejméně jedné nohy, což pro samce představuje vysoké náklady na páření (Elgar et Fahey, 1996; Schneider et Elgar, 2001). Samice budují velké trvalé sítě, které mohou tvořit shluky až deseti pavučin. Samci dospívají v blízkosti samičích sítí buď na své vlastní síti nebo přímo na síti samice a někdy se živí kořistí, které se zde zachytí. V době páření se usazují na okrajích sítí samic a čekají na vhodnou příležitost k páření, která nastává v okamžiku, kdy samice zachytí kořist a živí se na ní. Samci používají dvě taktiky páření. Menší samci přistupují k samici ze stejné strany sítě, na které samice sedí. Vylezou na hřbetní stranu zadečku samice a postupují dokud nedosáhnou vhodné polohy pro vložení pedipalpu do pohlavního otvoru samice. Větší samci se k samici přibližují z druhé strany sítě, takže rovnou dosáhnou spodní strany zadečku samice a páří se otvorem v síti (Schneider et al., 2000; Kasumovic et al., 2006). Samice útočí na malé samce podstatně méně často než na větší samce. Důvodem může být malá výživná hodnota, nebo neschopnost samic odhalit malé samce, protože velmi malí samci se mohou po síti pohybovat bez zjištělných vibrací, což pro samce může být výhodou při pokusu o dosažení páření. Na druhou stranu jsou ale vytlačováni ze sítí samic většími samci (Elgar et Fahey, 1996).



Obrázek 7: Samec a samice rodu *Nephila* Leach, 1815, je zde vidět výrazný rozdíl ve velikosti ([https://frank.itlab.us/photo\\_essays/wrapper.php?jan\\_21\\_2007\\_nephila.html](https://frank.itlab.us/photo_essays/wrapper.php?jan_21_2007_nephila.html))

Pavouci čeledi snovačkovití (Theridiidae) se vyznačují typickým znakem, kterým je řada pilovitých brv na spodní straně chodidlových článků posledního páru nohou. Brvami stírají lepkavý sekret ze snovacích bradavek a vrhají jej na vlákna sítě nebo přímo na

chycenou kořist. Zadeček je kulovitý a nasedá na malou plochou hlavohrud'. U některých druhů je vyvinuto stridulační ústrojí, které se nachází v oblasti napojení zadečku na hlavohrud'. Pavouci si staví trojrozměrné sítě, jejichž vlákna jsou napjata nejrůznějšími směry. Velikost snovaček se pohybuje od 1 do 14 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Čeleď Theridiidae zahrnuje přes 2420 popsaných druhů (Platnick, 2014).

První část sekvence námluv rodu *Latrodectus* Walckenaer, 1805 je až do polohy kopulační podobná (např. vibraace, přidávání pavučinových vláken, řezání a svazkování sítě samic, stání na samičím zadečku a její svazování vláknou) (Segoli et al., 2008). Samci jsou výrazně menší než samice a většinu svého dospělého života tráví vyhledáváním vhodné samice k páření. Často potom žijí společně na síti samice, pravděpodobně za účelem partnerského hlídání a samčích soubojů (Segoli et al., 2006). Samci nachází vhodné samice pomocí druhově specifických feromonů vypouštěných do vzduchu ze sítí samic (Kasumovic et Andrade, 2004). Samci během páření většinou odlamují část embolu v pohlavním ústrojí samic (Segoli et al., 2006).



Obrázek 8: Samec *L. geometricus* během námluv (<http://www.pybio.org/11331/theridiidae/>)

Snovačka hnědá (*Latrodectus geometricus* C. L. Koch, 1841) a snovačka Hasseltova (*Latrodectus hasselti* Thorell, 1870) jsou dva druhy tohoto rodu, u kterých je oproti ostatním druhům odlišné samotné páření. Samec zahajuje námluvy vibracemi na vlákna samičí sítě, dodává vlákna, řeže a svazkuje části sítě samice. Toto chování několikrát opakuje, dokud nevstoupí do hnízda samice. Uvnitř pokračuje s námluvami. Další fáze námluv zahrnuje vibrace, dodávání vláken do úkrytu a pokrývání samice vlákny, zatímco stojí na jejím zadečku (Obr. 8). Samec aktivity s přestávkami opakuje, dokud samice nesestoupí k otvoru hnízda, aby se mohl přesunout do pářící polohy. Během páření stojí samec na ventrální straně zadečku samice a oba směřují stejným směrem. Samec vloží jeden ze svých pedipalpů do jednoho z pohlavních otvorů samice. V této pozici samec nadzvedne zadeček směrem k hlavohrudí samice a provede salto, kterým svůj zadeček přiloží před

samičí chelicery. Samice zpravidla začne žvýkat zadeček samce a často ho tím zraní. Samec několik minut pokračuje v páření a poté odchází. Samice neprojevuje agresi, ani se nepokouší samce pronásledovat. Samec po chvíli pokračuje s námluvami, aby dosáhl druhého vložení pedipalpu, při kterém opět udělá salto. V určitém okamžiku během salta samice samce zabalí do pavučinového vlákna a buď ho nechá zabaleného, nebo se jím začne živit. Pokud samice projeví agresi v některé z fází námluv, samec uteče z hnízda a námluvy obnovuje později (Segoli et al., 2008; Forster, 1992). Sebeobětování je pro samce přínosem, protože může snížit samičí vnímavost vůči jiným samcům. Sebeobětováním také zvýší podíl oplodněných vajíček vzhledem k ostatním soupeřícím samcům (Andrade, 1996). Jestli samice zkonsumuje samce, záleží na jejím stavu nasycení. Hladové samice ve většině případech zkonsumují samce, než nasycené samice (Andrade, 1998). U samců není pravděpodobné, že by se během svého života mohli pářit více než jednou. Je u nich i vysoký výskyt úmrtnosti (80 % až 92 %). Na přežití samců nemá vliv stav, velikost nebo hmotnost samce (Andrade, 2003).

Samice snovačky kalifornské (*Latrodectus hesperus* Chamberlin & Ivie, 1935) vyvěšují ve své síti napůl zkonsumovanou kořist. Prostřednictvím tohoto chování komunikují se samci o svém stavu nasycení. Pokud samice v síti rozvěsí více částečně spotřebované potravy, přilákají k sobě více samců ochotných se dvořit (Trubl et al., 2010).



Obrázek 9: Samec rodu *Tidarren* právě odlomil pedipalp (šipka) (Knoflach et Van Harten, 2001)

Rod *Tidarren* Chamberlin a Ivie, 1934 je mezi pavouky výjimečný přítomností jednoho pedipalpu. Druhý si samci amputují v nedospělé fázi několik hodin po předposledním svlékáním (Knoflach et Van Harten, 2000). Samice jsou během námluv velice aktivní. Vnímavost signalizují brnkáním druhým párem nohou na pavučinová vlákna a vibracemi těla. Samec nejdříve chodí opatrně kolem samice, spřádá pářící vlákno a občas se jí dotkne. Když dokončí pářící vlákno, intenzivně na něj zabrnká. Tento signál přiměje samici vlézt na vlákno a zaujmout polohu vhodnou k páření. Po vložení pedipalpu dojde k jeho odlomení mezi tibií a tarzem za pomoci krouživých pohybů samice, což má za následek

okamžitou smrt samce (Obr.9). Oddělený orgán zůstává připojen k epigyně samice a nadále funguje samostatně. Samice obvykle odstraní pedipalp po konzumaci samce (Knoflach et Van Harten, 2001). Námluvy a páření pavouka druhu *Tidarren sisyphoides* (Walckenaer, 1842) se od ostatních studovaných druhů s jedním pedipalpem liší tím, že samci nespřádají pářící vlákno, nenastává sexuální kanibalismus a samice nejsou při námluvách aktivní. Samice po páření vytáhne mrtvého samce z epigyny a odstraní ho ze sítě, aniž by ho zkonsumovala (Knoflach et al., 2003).

Pavouci čeledi temnomilovití (Nesticidae) jsou blízce příbuzní snovačkovitým. Zadeček má kulovitý tvar. Nohy jsou dlouhé, opatřené ozubenými brvami ke stírání lepu ze snovacích bradavek. Sítě staví trojrozměrné s nepravidelnou spleť vláken. Chelicery mají větší množství zoubků. Vyskytují se především na vlhkých stinných místech a v jeskyních (Buchar a Kůrka, 1998). Je známo 223 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

Samec temnomila sklepního (*Nesticus cellulanus* (Clerck, 1757)) po kontaktu se samičí sítí zahájí námluvy klepáním pedipalpy na vlákna sítě a cukáním zadečku. Intenzita těchto pohybů se zvyšuje. V některých případech se námluvy skládají z mávání předních končetin, nebo částečného zničení samičí sítě samcem. Samice svolná k páření, se otočí směrem k samci a zavěsí se do svislé polohy. Samec se k ní přibližuje za silného klepání pedipalpů, které potom natáčí do správné pozice, ve které je může vložit do pohlavního otvoru samice. Druhé vložení trvá delší dobu a nedochází k němu pokaždé (Huber, 1993).

U pavouků čeledi plachetnatkovití (Linyphiidae) se vyskytuje vzájemná tolerance mezi samicí a samcem. Velikost těla se pohybuje od 0,8 do 12 mm a rozměry mezi délkou hlavohruďi a zadečku jsou téměř vyrovnané. Na vnějším boku základního článku chelicer se nachází příčné rýžky stridulačního ústrojí, přes které pavouk přejíždí hrotem umístěným na stehnu pedipalpu. Budují si síť, jejíž základem je vodorovná plechetka, na které je pavouk zavěšen hřbetem dolů (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 4490 druhů této čeledi (Platnick, 2014).

Dospělé a nespářené samice plachetnatky keřové (*Linyphia triangularis* (Clerck, 1757)) vypouští na své sítě feromony, které pomáhají samci nelézt jejich sítě a vyvolávají u něho zvláštní chování. Samec začne síť samice redukovat na malé kuličky nebo proužky, aby zabránil ostatním samcům najít samici, protože tímto způsobem odstraňuje feromony ze samičí sítě (Watson, 1986). Někteří samci se zdržují v síti nedospělé samice a čekají na její poslední svlékání. Mezitím mezi sebou bojují pomocí velkých chelicer. Samotnému páření předchází první fáze kopulace bez přenosu spermií (pseudokopulace), protože samec ještě nepřecherpal spermie do pedipalpů. Po pseudokopulaci samec přeलेze na okraj sítě a upřede si malou trojúhelníkovitou síťku, na kterou vypustí kapku spermatu a přecherpá ji do obou pedipalpů. Samec se vrátí k samici a vkládá střídavě oba pedipalpy do pohlavního otvoru samice. První přenos pomocí 10–15 vložení trvá jen několik minut. Potom samec provede přecherpání druhé kapky spermatu a opět střídavě vkládá oba pedipalpy. Druhý přenos spermií může trvat déle než hodinu a obsahuje až 100 vložení. Po celé této kompletní

sekvenční kopulaci samec páření ukončí a odchází ze sítě. Samice bývá po celou dobu páření klidná (Weldingh, 2011).

Samci pavučenky hrbaté (*Oedothorax gibbosus* (Blackwall, 1841)) se vyznačují pohlavním dimorfismem v podobě zvýšené hlavohrudi ve foveální oblasti, která vytváří hrbolek. Mezi tímto výrůstkem a oblastí očí je uprostřed příčná drážka vyplněna dlouhými černými chlupy. Výrůstek obsahuje žlázy vylučující výživnou látku. Námluvy zahajuje samec hýbáním zadečku nahoru a dolů. Pohybuje se v kruzích, až nakonec přistoupí k samici a nechá si její klepítka vložit do vlasaté drážky. Jde o tzv. „gustatorial courtship“, neboli svatební krmení. Vylučování výživné látky umožňuje samici uchopit samce klepítky, což samci usnadňuje dostat se pedipalpy do pohlavního otvoru samice. Během páření samice odstraní klepítka z drážky samce (Vanacker et al., 2003).

Pavouci čeledi čelistnatkovití (Tetragnathidae) mají mohutné chelicery s velkým počtem zubů a dlouhé čelistní výběžky, které vyrůstají z kyčlí pedipalpů. U samic četných rodů druhotně zanikla pohlavní destička. Pavouci předou kolové sítě a někteří žijí v těsné blízkosti stojatých vod. Pavouci některých rodů mají dlouhé štíhlé tělo a nohy. Velikost těla se pohybuje od 2 do 25 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 967 druhů této čeledi (Platnick, 2014).

U samců rodu *Tetragnatha* Latreille, 1804 chybí fáze námluv. Páření zahajují bezprostředně po kontaktu se samicí, při kterém drží samec chelicery samice svými chelicery. Frekvence páření bývá vysoká. Neobvyklým znakem u pavouků tohoto rodu je konstantní poměr pohlaví po celou dobu rozmnožovacího období, což může mít souvislost s absencí agresivity samic vůči samcům, hlídání samic samci a soubojů mezi samci (West et Toft, 1999).

Naproti tomu u pavouků druhu *Leucauge mariana* (Taczanowski, 1881) jsou námluvy složité a vysoce variabilní. Skládají se z prudkého trhnutí pavučinovým vláknem předníma nohama. Pokřování a natahování čtvrtého páru nohou, které vede ke kolébání těla pavouka. Ohýbání zadečku, tření pedipalp o chelicery, brnknutí nohou na vlákno sítě, pod kterým se pohybuje a dotek samice předním párem nohou. Samice reaguje otočením k samci, otevíráním a zavíráním chelicer a zaujmutím vhodné polohy k páření. V první fázi páření samci vloží zapouzdržené spermie do vnější komory spermatéky samice pomocí pedipalpů a ve druhé fázi ukládají sekret na epigynu samice, který vytvoří zátku (Eberhard et Huber, 1998).

Velké samice druhu mety podzimní (*Metellina segmentata* (Clerck, 1757)) se vyskytují na kvalitních stanovištích, kde si budují sítě tvořící shluky, zatímco malé samice žijí osaměle v méně kvalitních oblastech (Rubenstein, 1987). Samci vyhledávají receptivní samice detekcí feromonu na sítích samic (Prenter et al., 1994b). Když takovou vhodnou samici najdou, čekají na okraji sítě, dokud se zde nezachytí moucha, ke které se rychle rozběhnou. Nejrychlejší samec zabalí mouchu do pavučinového vlákna a předává ji samici. Zatímco se samice živí mouchou, samec zahajuje námluvy. Upřede pářící vlákno, které



protáhne otvorem v síti, jenž zde vykousal. Samec cuká třetím párem nohou a současně tahá za pářící i další vlákna sítě prvním párem nohou. Než dojde k páření oba pavouci se pohybují po síti. Pohyb střídají s fází nečinnosti. Pokud samice konečně zaujme na pářícím vlákně polohu vhodnou ke kopulaci zavěšením se za třetí pár nohou, samec k ní přistoupí a vloží pedipalp do její epigyny (Prenter et al., 1994a). Při čekání na vhodný okamžik k páření, samci mezi sebou bojují o přístup k samici. Malí samci jsou vytlačováni ze sítí samic velkými samci a mohou být v těchto soubojích zraněni nebo zabiti. Malí samci se také spíše stávají obětí kanibalismu ze strany samic než velcí samci (Rubenstein, 1987). Samci během vyhledávání a střežení samic nepřijímají potravu, čímž se snižují jejich energetické rezervy, takže na konci rozmnožovacího období jsou v poměrně špatném stavu. Větší samci lépe uplatňují náklady spojené se vzájemnými souboji a mají schopnost si zachovat příznivější energetické bilance při nižším energetickém výdaji spojeném s hlídáním samic, při kterém jsou většinu času bez pohybu. Na rozdíl od malých samců vyhnaných ze sítí samic, kteří musí aktivně vyhledávat další samice. Malí samci jsou více znevýhodněni možnostmi se pářit a oplodnit samice buď tím, že mají omezený přístup k samicím, nebo jejich nižší tělesná kondice snižuje čas k úspěšné reprodukci, protože dříve umírají (Prenter et al., 2003).

### 3.3.6 Lycosoidea (slíďáci)

Charakteristickým znakem pavouků čeledi slíďákovití (Lycosidae) je uspořádání očí do tří zřetelných, příčných řad. Nohy jsou silné, na tarzu mezi drápky mají skopulu, což je hustě ochlupená plocha sloužící k uchopení kořisti. Na tibiích, metatarzech a tarzech se nachází četné trichobotrie, které slouží k zaznamenání vibrací. Některé druhy obývají nory, nebo si předou síť, ale většina druhů si nebuduje žádný pavučinový úkryt. Velikost těla se pohybuje od 2 do 30 mm (Buchar a Kůrka, 1998). U této čeledi je známo 2391 druhů (Platnick, 2014).

Nejvíce studovaným rodem jsou pravděpodobně pavouci rodu *Schizocosa* Chamberlin, 1904, protože samci mají složité epigamní chování a sekundární znaky, jako jsou dekorativní chomáčky chlupů, nebo pigmentace (Vaccaro, et al., 2010).

Hebets (2005) ve své práci o druhu *Schizocosa uetzi* Stratton, 1997 uvádí, že vizuální a seismické signály spolu vzájemně působí. Samec začíná námluvy vibračními signály a poskytuje informace o směru. Samice zareagují tím, že nasměrují zorné pole směrem k samci a začínají vnímat vizuální signál, který je informuje o kvalitě samce. Vibrační a vizuální signály nefungují navzájem jako záložní při změně prostředí. Pokud je samice v prostředí, kde je odstraněn vibrační signál a může samce vnímat jen vizuálně, na samce nereaguje.

Prvním signálem, který spustí samčí námluvy je nalezení pavučinového vlákna, které za sebou zanechává samice. Z vlákna se uvolňují feromony, které samec zachytí a pomocí pedipalpů vlákno sleduje, dokud nedojde až k samici. Samci některých druhů jsou schopni

pomocí feromonů rozpoznat reprodukční stav a potencionální věk samic, což je pro samce výhodou, protože oplodněné samice jsou více agresivní (Roberts et Uetz, 2005).

Seismické signály druhu *Schizocosa stridulans* Stratton, 1984 se skládají z rychlých úderů předních končetin o podklad (perkuse), pohybem zadečku, kterým naráží do podkladu (tremulace) a flexí holenního kloubu pedipalp (stridulace) (Elias et al., 2006). Je to jeden z mála druhů, u kterého převládají seismické signály nad vizuálními, které tvoří mávání předních končetin. Pokud je izolován seismický signál, samice jsou méně vnímavé a frekvence páření je nižší, ale když je izolován vizuální signál, frekvence páření je naopak vyšší (Hebets, 2008).

Receptivní samice slíďáků se přikrčí k zemi a nohy stáhne k sobě, čímž samci umožní, aby jí vylezl na záda. Samec se pak spustí po straně na její zadeček a zavede jeden pedipalp do pohlavního otvoru samice. Poté přežene na druhou stranu a zavede druhý pedipalp (Vaccaro et al., 2010).

Pavouci druhu *Tricca lutetiana* (Simon 1876) žijí v podzemních norách a jejich biologie pro skrytý způsob života není moc známá. Samci po vyhledání samičí nory zahajují námluvy bubnováním prvním a druhým párem nohou proti podkladu a vibrováním zadečku. Samice prorazí otvor do nory a oba se kontaktují předními nohama. Samec zaujímá kopulační polohu, během které hladí prvním párem nohou zadeček samice a druhým párem nohou hladí třetí pár nohou samice. Toto chování je zcela jedinečné, protože u žádného jiného pavouka čeledi Lycosidae nebylo pozorováno. K páření dochází uvnitř nory, kterou samice nikdy neopouští. Jediným způsobem komunikace jsou proto vibrace, dotýkání a pravděpodobně i chemické podněty, které samice zřejmě neustále vylučuje v noře, protože žádná pavučinová vlákna se na povrchu neobjevují (Dolejš et al., 2010).

Pavouci čeledi lovčíkovití (Pisauridae) mají poměrně silné a dlouhé nohy. Samci mají na holeních pedipalpů vyvinuté pomocné výrůstky (apofýzy), které pomáhají při kopulaci. Jsou to pavouci s větším rozměrem těla, které se pohybuje od 12 do 28 mm. Samice lovčíka vodního (*Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757)) dokáží ulovit i drobné vodní obratlovce (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 336 druhů této čeledi (Platnick, 2014).

Samec druhu *D. fibrantus* po fyzickém kontaktu s pavučinovým vláknem samice zahájí námluvy vibračními a vizuálními signály. Vibrační signály vytváří samec na vodě i pevném podkladu mírným zvýšením těla, následovaným rychlým trhnutím zadečku. Během vibračních přestávek samec zvedne a mává prvním párem nohou. Střídá pravou a levou nohu a mávání často kombinuje s rychlým klepnutím nohama o podklad. Samice zůstává buď pasivní, nebo na samce zaútočí. Pokud samice reaguje pasivitou, samec ji energicky klepne s prvním a druhým párem nohou na zadeček a nohy, načež okamžitě vyleze zezadu na její zadeček. Otočí se tak, že směřuje opačným směrem než samice a posune se na bok, aby pedipalpy dosáhl na její epigynu (Arnqvist, 1992). U pavouků druhu *D. fibrantus* a *Dolomedes triton* (Walckenaer, 1837) je vysoký výskyt sexuálního kanibalismu před kopulací, který je možný vysvětlit hypotézou agresivního přelétávání

(Johson et Sih, 2005).

Pavouci druhu lovčíka severoamerického (*Pisaurina mira* (Walckenaer, 1837)) se páří v pozici, při které jsou zavěšeni na pavučinovém vlákně. Samec sleduje samičí vlákno pomocí pedipalpů, dokud ho nedovede k samici, kterou kontaktuje dotykem jejích zadních končetin a hřbetní části hlavohruď svým prvním a druhým párem nohou. Pokud je samice vnímavá, zůstává zavěšena na vlákně v klidovém stavu. Samec sestoupí na svém pavučinovém vlákně pod samici, kterou pomocí pedipalpů a prvními dvěma páry nohou otáčí. Současně s tímto pohybem ji vláknem svazuje ohnutý první a druhý pár nohou. Samec vkládá střídavě vždy jeden pedipalp do epigyny samice. Pokud samice během páření začíná projevovat aktivitu, samec ji opět sváže vláknem. Chování samce, při kterém znehybní samici svázáním pavučinovým vláknem je pravděpodobně strategií ke snížení sexuálního kanibalismu (Bruce et Carico, 1988).

Epigamní chování některých druhů pavouků nadčeledi Lycosoidea se dá považovat za nejpracovanější strategii, protože samci nesou samici svatební dar v podobě zabalené kořisti. Hypotézy pro evoluční původ svatebních darů jsou vysvětlovány samčí investicí do jeho potomků, pářicím úsilím a obranou proti kanibalismu (Stalhandske, 2001).

Samec druhu lovčíka hajního (*Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757)) v první fázi námluv uloví a usmrtí kořist, kterou zabalí do husté pavučiny. S tímto svatebním darem se vydává hledat samici vhodnou k páření. Orientuje se pravděpodobně pomocí pavučinových vláken dospělých samic. Když takovou vhodnou partnerku najde, prezentuje jí dárek držící v chelicerách zdviháním hlavohruď, zvednutými pedipalpy a široce roztaženými předními nohama (Obr. 10)(Stalhandske, 2001). V této části námluv samice někdy samce napadne. Na samičí útok má samec připravenou obrannou strategii v podobě předstírání smrti (thanatózy). Zhrouť se na zem, rozšíří nohy dozadu a zůstane zcela bez pohybu, zatímco stále drží dárek v chelicerách. Když se samice začne dárkem živit, samec ožije a zahájí páření (Bilde et al., 2006). Samec pustí dárek a vlezte po straně pod zadeček samice. Mírně ji nadzvedne a vloží jeden pedipalp do jejího pohlavního otvoru. Během páření jsou k sobě pavouci otočeni břišními stranami a hlavohruď míří směrem nahoru. Před vložením druhého pedipalpu samec pokročí do počáteční pozice i s uchopením dárku. Přítomnost a velikost svatebního daru ovlivňuje délku kopulace i větší šanci úspěšného páření (Stalhandske, 2001). U hladových samic je mnohem pravděpodobnější, že přijmou dar a budou se pářit než u nasycených samic, což může mít velký vliv na úspěšné páření samců. Často se také samice pokouší ukrást dárek a utéci s ním, aby se mohla nakrmit bez páření (Bilde et al., 2007). Bylo také pozorováno darování bezcenných dáreků, které obsahovaly části rostlin, prázdné exoskelety členovců, nebo kamínky. Samci s těmito bezcennými dárky mají stejný pářicí úspěch jako samci s nutričním dárkem, ale samice ukončí páření dříve. Pro samce to znamená, že náklad na podvod a tím způsobené kratší páření, vede ke snížení přenosu spermií, což ho znevýhodňuje v kompetici spermií (Albo, et al., 2011).



Obrázek 10: Samec (vlevo) a samice (vpravo) lovcíka hajního během námluv (<http://www.bbc.co.uk/nature/16987410>)

Costa-Schmidt et al. (2008) ve své práci poprvé uvádějí výskyt svatebních darů i u dalších druhů pavouků. *Paratrechalea azul*, Carico 2005 a *Paratrechalea ornata* (Mello-Leitão, 1943) jsou pavouci čeledi Trechaleidae žijící v Jižní Americe. Nedospělí pavouci obývají břehy vodních toků, zatímco dospělí žijí na skalách podél těchto toků. U obou druhů se vyskytuje mírný pohlavní dimorfismus v podobě více robustních a načervenalých chelicer u samců. Dospělý samec opustí své útočiště ve skalách a na vodní hladině uloví hmyz, který obalí pavučinovým vláknem. Dárek uchopí do chelicer a vydává se hledat samici. Svatební dar vnímavé samici předvádí podobně jako samec *P. mirabilis*. Zvedá hlavohruď, pedipalpy a roztahuje přední končetiny, zatímco dárek drží v chelicerách. Před kopulací spolu oba pavouci komunikují, zatímco stojí proti sobě. Samice pomalu mává prvním párem nohou a oba navzájem se dotýkají pedipalpy. Samec se předními nohama dotýká hřbetní strany zadečku samice, která jej následně natočí tím směrem, kde se jí samec dotkl a vystaví tak svojí epigynu, aby samec mohl vložit pedipal. Na stejné straně nasedá samec na samici mezi jejím prvním a druhým párem nohou. Samec stále udržuje kontakt se svatebním darem třetím párem nohou, zatímco ho samice drží v chelicerách a krmí se jím. Samec během kopulace strany střídá a celkem provede čtyři vložení pedipalpů, před kterými se vždy vrátí do čelní pozice se samicí a na chvíli uvolní dar. Přítomnost svatebních darů u *P. ornata* zvyšují samčí pářící úspěch, protože samci, kteří nesli zabalenou kořist samici, dosáhli delší kopulace a více vložení pedipalp, což může poskytnout výhody v kompetici spermií, než samcům bez kořisti. Absence dárku nezvyšuje výskyt sexuálního kanibalismus, ale dojde ke zkrácení doby páření ze strany samice (Albo et Costa, 2010).

Pavouci čeledi Ctenidae žijí převážně v tropických oblastech, kde obvykle obývají spodní a střední patra pralesní vegetace. Jsou to středně velcí až velcí pavouci, kteří si nestaví stálé úkryty. Rod *Phoneutria*, Perty, 1833 se skládá z osmi druhů velkých pavouků, z nichž největší může dosáhnout velikosti těla až 6 cm (Hazzi, 2014). Pavouci tohoto rodu jsou považováni za nejjedovatější druhy, bývají dost agresivní a jejich neurotoxický jed

může být nebezpečný i pro člověka (Foelix, 2011).

Samec *Phoneutria boliviensis*, (FOP-Cambridge 1897) vyhledává samice pomocí pavučinových vláken. Pedipalpy stále udržuje kontakt s vláknem a pomalu klepe různými směry s prvním párem nohou, dokud nedorazí k samici. Předníma nohama se jí rychle dotkne a pokud je svolná k páření, vyleze jí přes hlavohruď na zadeček. Samice přitáhne nohy k tělu a samec se natočí buď na levou nebo pravou stranu, aby mohl vložit pedipalp do pohlavního otvoru samice (Hazzi, 2014).

Epigamní chování samců rodu *Cupiennius* Simon, 1891 se skládá z chemické, vibrační a taktilní fáze. Vzhledem k jejich noční aktivitě nejsou přítomny vizuální signály. Námluvy se odehrávají na rostlinách, kde pavouci loví. Rostlina slouží pro přenos vibračního signálu, který se v noci lépe šíří. Když samec narazí na pavučinové vlákno samice obsahující feromon, prozkoumá ho pedipalpy a nepatrně zdvihne tělo. Následuje bubnování pedipalpů a kmitání zadečku nahoru a dolů, což vyvolává vibrace šířící se po rostlině až k samici, která vyšle vlastní signál. Samec se vydává směrem k samici a několikrát opakuje pohyby pedipalpů a zadečku. Jakmile je v dosahu samice, dotýká se předníma nohama jejích nohou. Samci některých druhů zahajují námluvy i po kontaktu s vláknem samice jiného druhu, což nasvědčuje tomu, že feromony vázané na samičí pavučinové vlákno mají funkci uvolňovací, ve smyslu přesvědčit samce, aby zahájil fázi námluv (Barth, 2002). Samci palovčíka červeného (*Cupiennius coccineus* F. O. P.-Cambridge, 1901) během námluv používají mimo uvedených vibračních signálů svazování samičích nohou pavučinovými vlákny (Schmitt, 1992).

### 3.3.7 Agelenoidea (pokoutníci)

Charakteristickým znakem čeledi pokoutníkovití (Agelenidae) je tvar zadních snovacích bradavek, které jsou dvoučlánekové a bývají delší než bradavky předního páru. Pokoutníci mají mohutnou hlavohruď, která je skoro stejně dlouhá jako vejčitý zadeček. Na tarzálních člancích dlouhých nohou mají četné trichobotrie. Budují si vodorovnou hustou plachetkovitou síť, která přechází v rourku sloužící jako úkryt nebo úniková cesta. Velikost těla se pohybuje od 5 do 18 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Na světě je známo 1157 druhů pavouků čeledi Agelenidae (Platnick, 2014).

V době páření samec vyhledává síť samic a svůj příchod oznamuje klepáním pedipalpy a máváním předníma nohama. Samice zareaguje tím, že přitáhne nohy k tělu a znehybní. Samec vlez do nálevkovité části sítě, uchopí samici za poslední pár nohou a odtáhne ji do jiné části nálevky. Samec otočí samici na bok a vloží do epigyny samice jeden pedipalp. Po prvním vložení odtáhne samici na jiné místo a vloží druhý pedipalp (Fraser, 1987). Samci rodu *Tegenaria* Latreille, 1804 vyhledávají samice pomocí feromonů, který samice vylučují na své síti a jsou podle nich schopni určit, jestli jde o samici stejného druhu (Roland, 1983).

### 3.3.8 Dictynoidea (cedivečky)

Pavouci čeledi cedivečkovití (Dictynidae) jsou drobní s velikostí těla od 1 do 5 mm s přítomností kribela. Zadeček je oválného tvaru, většinou s kresbou. Pavučinový úkryt, ze kterého vybíhá drobná lapací síť tvořená množstvím vláken vybíhajících různými směry, si budují na rostlinách, zemi nebo pod kameny (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 578 druhů čeledi Dictynidae (Platnick, 2014).

Samec druhu *Dictyna volucripes* Keyserling, 1881 zahájí námluvy po nalezení samičí sítě cukáním zadečku a střídavým vztyčováním pedipalpů. Trhavými pohyby leze po vnější straně sítě, což většinou vyprovokuje samici k vyběhnutí z pavučinového úkrytu. Samice se za chvíli vrací do hnízda, zatímco samec pokračuje s námluvami, až nakonec vleze dovnitř za samici. Samec přidává pavučinová vlákna v hnízdě a omotává jimi i samici. V poslední fázi námluv stojí oba proti sobě a samec hladí zadeček samice pedipalpy a předními nohama, dokud nenadzvedne její tělo tak, aby mohlo dojít ke kopulaci. Před druhým vložením buď samec opakuje námluvy, páření probíhá bez námluv, nebo oba zůstávají neaktivní a k páření dochází až další den. Po kopulaci oba pavouci tráví společně nějaký čas na jedné síti (Starr, 1988).

Pavouci čeledi stínomilovití (Cybaeidae) obývají vlhká a stinná místa v lesních horských údolích, nejčastěji pod kameny, padlými kmeny nebo v pařezech. Netvoří nápadné sítě. Velikost těla se pohybuje od 4 do 21 mm (Buchar a Kůrka, 1998). Na světě je známo 178 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).



Obrázek 11: Samice (vlevo) a samec (vpravo) vodoucha stříbřitého ( *A. aquatica*) ([http://commons.wikimedia.org/wiki/Argyroneta\\_aquatica](http://commons.wikimedia.org/wiki/Argyroneta_aquatica))

Vodouch stříbřitý (*Argyroneta aquatica* (Clerck, 1758)) je jediný druh pavouka, který tráví většinu života pod vodní hladinou a jeden z mála druhů, u kterého jsou samci větší než samice (Obr.11). V době páření samec vyhledá samičí pavučinový zvon pod vodní

hladinou. Vleze dovnitř a donutí samici opustit zvon. Nějakou dobu oba pavouci plavou okolo zvonu, dokud se opět nesetkají uvnitř, kde probíhá páření. Přenos spermií trvá několik vteřin, po které jsou pavouci v zapletené poloze. Kopulace se několikrát opakuje. Pavouci zůstávají po páření ve zvonu několik minut společně. U toho druhu může dojít ke kanibalismu ze strany samce (Schütz et Taborsky, 2005).

### 3.3.9 Clubionoidea (zápředníci)

Pavouci čeledi zápředníkovití (Clubionidae) mají protáhlé tělo, zpravidla žluté nebo hnědé barvy, dosahující velikosti od 2 do 13 mm. Většinou žijí na vegetaci, kde si budují pavučinový úkryt, obvykle v ohnutém listu vegetace, který upravují pomocí pavučinových vláken. Na lov se vydávají zpravidla v noci (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 577 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

V literatuře je obvykle uváděno, že u zápředníků probíhá páření bez námluv. U pavouka druhu *Clubiona cambridgei* L. Koch, 1873 byly pozorovány výrazné námluvy předcházející páření. Pavouci žijí na keřích novozélandského lenovníku, kde si samci vybudují hnízdo sousedící s hnízdem nedospělé samice a čekají na její poslední svlékání. Před vstupem do samičího hnízda samec zahájí námluvy škubáním zadečku a průzkumem pavučinových vláken samičího hnízda pomocí prvního a druhého páru nohou. Když samec vstoupí dovnitř hnízda, do kterého si pomocí chelicer vytvořil otvor, přibližuje se k samici a kontaktuje ji předními končetinami. Pedipalpy se dotýká zadečku samice, dokud se nenatočí tak, aby mohl vložit jeden pedipalp do její epigyny. Samci jsou schopni rozlišit hnízda dospělých a nedospělých samic zřejmě za pomoci přítomností feromonů na pavučinových vláčkách (Pollard et Jackson, 1982).

Typickým znakem pavouků čeledi skálovkovití (Gnaphosidae) je uspořádání snovacích bradavek předního páru, které jsou mohutné, válcovité a jsou od sebe vzdáleny nejméně o svou šířku. Tělo je ploché, většinou tmavě zbarvené, dosahující délky od 2 do 24 mm. Hlavohruď mají velikou a oválný zadeček je jen o něco menší. Většinou obývají prostředí na povrchu půdy. Zpravidla jsou to pavouci s noční aktivitou. Přes den jsou schovaní v pavučinovém zámotku pod kameny, spadáným listím a dřevem (Buchar a Kůrka, 1998). Na světě je známo 2161 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

Dospělý samec hledá pavučinový zámotek nedospělé samice, kde čeká na její poslední svlékání. K páření dochází ihned po svlékání, kdy se samice ještě není schopna bránit (Buchar a Kůrka, 1998). U druhu mikárie pospolité (*Micaria sociabilis* Kulczyński, 1897) dochází k páření krátce po prvním kontaktu pavouků. Samec většinou pronásleduje samici a snaží se na ni vylézt, zatímco se samice brání. Kopulace probíhá, jakmile se samci podaří vylézt samici na zadeček a z boční strany vložit pedipalp do pohlavního otvoru samice. Kopulace končí, když se samice důrazněji brání a setřese samce ze svého těla. Před pářením někdy dochází ke kanibalismu ze strany samce (Sentenská et Pekár, 2013). Samci mají vyvinutou strategii k zajištění otcovství v podobě vytvoření zátky, kterou zacpou

pohlavní orgán samice. Hmota je produkována žlázou v pedipalpu během kopulace. Žláza má zvláštní vývod, který se otevírá nezávisle na přenosu spermií (Sentenská et al., 2015).

Čeď Homalonychidae zastupují jen tři druhy pavouků. *Homalonychus selonopoides* Marx, 1891 a *Homalonychus theologus* Chamberlin, 1924 jsou dva druhy obývající pouze jihozápad USA a severozápad Mexika. Samci dosahují velikosti těla od 6 do 9 mm a samice od 7 do 13 mm. Jsou to pavouci s noční aktivitou, vyskytující se v písku, zemině, pod kameny a dřevem. Subadultní jedinci a dospělé samice se pokrývají částicemi půdy, které na jejich těle drží pomocí specializovaných štětín, což jim umožňuje dokonalé maskování. V období rozmnožování vyhledává samec dospělé samice. Svůj příchod oznamuje bubnováním pedipalpů o substrát a zdviháním prvními dvěma páry nohou nahoru a dolu s mírným klepnutím o zem. Pokud je samice vnímavá, zůstane nehybně stát. Samec se vyšplhá na samici, kterou opakovaně poklepává pedipalpy na těle a prvním párem nohou na spodní straně zadečku. Samice přitáhne nohy k tělu tak, že se téměř nad hlavohrudí dotýká kolena. Samec začne ihned omotávat pavučinovým vláknem kolena a holeně samice. Pedipalpy do pohlavního otvoru samice vkládá samec opakovaně a po každém vložení přidává vlákna na nohy samice. Po páření se samec rychle vzdálí, zatímco samice zůstane několik vteřin bez hnutí a poté se osvobodí z pavučinových pout (Dominguez et Jimenez, 2005; Alvarado-Castro et Jimenez, 2011).

Pavouci čeledi hlavounovití (Corinidae) mají hlavohruď a zadeček oválného tvaru. Nohy jsou štíhlé, dlouhé a bez trnů. Jsou to volně žijící pozemní pavouci, které lze většinou nalézt v lesní hrabance. Některé druhy tvarem těla a pohyby napodobují mravence nebo vosy z čeledi kodulkovití (Mutillidae). Velikost těla je od 3 do 10 mm (Jocque et Dippenaar-Schoeman, 2006). Je popsáno 657 druhů pavouků této čeledi (Platnick, 2014).

U samců záředky žlutohého (*Liophrurillus flavitarsis* (Lucas, 1846)) a záředky obecné (*Phrurolithus festivus* (C. L. Koch, 1835)) probíhá páření bez námluv. Samec zpravidla ihned vlezle samici na zadeček přes hlavohruď a z boční strany vkládá pedipalp do jejího pohlavního otvoru. K páření dochází většinou na zemi v hrabance nebo ve štěrbinách kůry a pod kameny (Pekár et Jarab, 2011).

*Suppuna picta* (L. Koch, 1873) je druh pavouka vyskytující se pouze v Austrálii a na Novém Zélandě. Samec po kontaktu s pavučinovými vlákny samice zahajuje námluvy vibracemi zadečku a bubnováním pedipalpy spolu s prvním i druhým párem nohou. Trhavou chůzí se po síti přiblíží k samici a poklepává její končetiny svými nohami. Páření probíhá v pozici, ve které samec stojí nad samicí. Jeho spodní strana těla směřuje k vrchní straně těla samice a hlavohrudí jsou v opačném směru (Jackson et Poulsen, 1990).

### 3.3.10 Thomisoidea (běžníci)

Běžníci připomínají svým zevnějškem kraby. Tělo mají dlouhé od 3 do 13 mm, většinou široké a ploché s nohami směřujícími do stran. Pomocí prvních dvou párů delších nohou pavouci zachycují kořist. Zadní dva páry nohou jsou kratší a slouží k přidržování



se podkladu. Zbarvení těla bývá zpravidla pestré, u některých druhů byla zaznamenána schopnost barvoměny. Většinou žijí na vegetaci nebo na povrchu půdy. K lovu nepoužívají pavučiny, ale čekají až, se k nim kořist přiblíží (Buchar a Kůrka, 1998). Je popsáno 2159 druhů běžníků (Platnick, 2014).

Samci běžníků mají velmi skromné námluvy. Obvykle samec vyleze samici na zadeček (Foelix, 2011), který obejmě pomocí předních dlouhých nohou a zůstává zavěšen na jeho spodní straně. Samci rodu *Xysticus* C. L. Koch, 1835 mají zajímavější námluvy. Když se vyšplhají na hlavohruď samice, omotávají pavučinovými vlákny její nohy, dokud nejsou vlákna natažena z jedné strany těla na druhou. Samec se poté přesune na zadeček samice a zaujme polohu jako u ostatních běžníků. Nepřidrží se však zadečku samice, ale vláken kterými ji spoutal (Obr.12) (Buchar a Kůrka, 1998). Samci běžníka zeleného (*Diaea dorsata* (Fabricius, 1777)) provozují během reprodukčního období bojové tance, při kterých proti sobě natahují první pár nohou. Samice se před pářením zavěsí za pavučinové vlákno a upadá do strnulého stavu (Kůrka a kol., 2015).



Obrázek 12: Samec a samice pavouků rodu *Xysticus* během páření, samice je svázaná pavučinovými vlákny (<http://www.sichr.net/picture.php?/4317/category/thomisidae-xysticus>)

### 3.3.11 Salticoidea (skákavky)

Salticidae (skákavkovití) tvoří jedinou čeleď této nadčeledi. Charakteristickým znakem je uspořádání očí do tří řad. Čtyři největší oči jsou umístěné v první řadě a dva páry malých očí tvoří druhou a třetí řadu. Tělo mají většinou protáhlé dosahující velikosti od 2 do 18 mm. Poslední dva páry krátkých a silných nohou slouží ke skákání. Samci bývají o něco menší než samice, mají pestřejší zbarvení a větší chelicery. Skákavky jsou pavouci s denní aktivitou. Kořist, ke které se opatrně přibližují, jsou schopné zaregistrovat ze vzdálenosti 25 cm. Posledních 15 mm překonávají skokem, při kterém se jistí vláknem přilepeným k podkladu (Buchar a Kůrka, 1998). V této nejpočetnější čeledi je popsáno 5755 druhů (Platnick, 2014).

Jakmile dospělý samec zaregistruje samici, postupuje směrem k ní za současného předvádění zásrubního tance, skládajícího se s úskoků z místa na místo. Současně zvedá přední nohy, mává pedipalpy nebo vibruje zadečkem. Samice bývá spíše pasivní, ale samce upřeně sleduje. U některých druhů samice reaguje vibrováním svými pedipalpy. Skákavky některých druhů používají k signalizaci i třetí pár nohou. V této fázi námluv je cílem samce identifikovat se jako partner. Pokud je samice svolná, zaujme klidný a příkrčený postoj. Těsně před pářením samec natahuje rovnoběžně přední nohy a dotýká se jimi samice. Páření probíhá tak, že samec vlez samici na záda a z boční strany vkládá střídavě pedipalpy do pohlavního otvoru samice (Foelix, 2001).

Samci některých druhů rodu *Habronattus* F. O. P.-Cambridge, 1901 mají velmi propracovaný projev epigamního chování, který kombinuje vícesložkové vibrace přenášené substrátem, koordinované tance a vizuální signály. Někteří samci mohou mít až 18 různých ozdobných prvků, jako jsou rozmanité barevné útvary chlupů na končetinách, se kterými předvádějí nepřeborné množství pohybů. Samci jsou schopni předvést až 20 vibračních signálů. Námluvy, které mohou trvat i několik hodin, se nedají popsat jednoduše, protože projevy samců se v průběhu času mění přidáváním nových typů a kombinací vizuálních a seismických signálů (Elias et al., 2012).

Taylor a McGraw (2013) publikovali výsledky svých pokusů s pavouky druhu *Habronattus pyrrithrix* (Chamberlin, 1924), ve kterých se zaměřili na závislosti červeného zbarvení tváře a zeleného zbarvení nohou samců během námluv. Při umělém osvětlení v laboratorních podmínkách blokování jedné z barev nemělo vliv na úspěšné páření a jeho délku, nebo větší agresivitu a kanibalismus ze strany samic. Větší šanci dosáhnout páření měli větší samci v lepší fyzické kondici. Podobných výsledků bylo dosaženo i při pokusech v přírodním prostředí ve stínu, ale na slunečním světle byli samci bez zablokované červené tváře úspěšnější. Výsledky pokusů naznačují, že barva může hrát různé role v námluvách, které závisí na environmentálních podmínkách.

Pavouci druhu skákavky jasně (*Phidippus clarus* Keyserling, 1885) si staví na listech rostlin pavučinové úkryty sloužící k přezimování, do kterých se vrací po celou dobu svého života. Během období rozmnožování dospělí samci hledají hnízda nedospělých samic, ve kterém pak společně žijí. Samec dává přednost větším, neoplozeným a mladším samicím. V hnízdě čeká na dosažení dospělosti samice, aby se s ní pokusil spářit. Po celou dobu samici brání a opakovaně soupeří o přístup do hnízda s ostatními konkurenty. Samci se o agresivní motivaci a ochoty vystupňovat souboje informují pomocí vibračních signálů. Samci žijí krátce, a proto úspěšná ostražina samice má zásadní význam při reprodukčním úspěchu (Elias et al., 2008). Samci investují velké úsilí do námluv, protože vibrace přenášené přes substrát sdělují jeho velikost a jsou důležité pro dosažení úspěšné kopulace, neboť spárené i nespárené samice dávají přednost velkým samcům (Sivalingham et al., 2010).

*Maratus volans* (O. P.-Cambridge, 1874) je endemický druh pavouka žijící ve východ-

ních oblastech Austrálie. Samci jsou velmi pestře zbarveni a jejich námluvy jsou jedny z nejpozoruhodnějších mezi členovci. Během námluv samci rozevírají velmi výrazně zbarvené klapky (Obr. 13), které jsou v klidu sklopené na zadečku (Hill, 2009). Dalšími projevy, kterými se snaží upoutat samici je kmitání pedipalpů, rychlý pohyb zadečku nahoru a dolů, mávání třetím párem nohou a taneční pohyb ze strany na stranu s rozevřenými klapkami (Girard et al., 2011).



Obrázek 13: Samec *M. volans* během námluv (<http://www.easyoops.com/tag/maratus-volans>)

Námluvy skákavky pavoukožravé (*Portia fimbriata* (Doleschall, 1859)) probíhají stejně jako u ostatních druhů skákavek. Samice si na rozdíl od většiny druhů skákavek budují síť, ve kterých žijí společně se subadultními a dospělými samci před svým posledním svlékáním. Páření probíhá na síti, nebo v její blízkosti (Jackson, 1982). Samice k lovu kořisti využívají různé strategie. Jednou z nich je velmi zajímavé chování. Samice napodobuje námluvy samců skákavky rodu *Euryattus* Thorell, 1881. Třesou stočeným uschlým listem, ve kterém se samice rodu *Eurattus* skrývají a vylákají ji tak ven z úkrytu (Jackson et Wilcox, 1990).

### 3.4 Sexuální kanibalismus

U pavouků se vyskytuje pohlavní dimorfismus, kdy jsou samci menší než samice, což má často za následek výskyt kanibalismu ze strany samic. Sexuální kanibalismus je definován jako predace zvířat stejného druhu opačného pohlaví v určité fázi během námluv a páření (Polis, 1981). U pavouků je běžný, ale vyskytuje se i u dalších bezobratlých (Schneider et Elgar, 2002).

Reprodukční strategie samců a samic se často liší, což má za následek rozdílné náklady na reprodukci obou pohlaví a následný konflikt mezi pohlavími, který může vrcholit právě sexuálním kanibalismem. Je to extrémní forma sexuálního konfliktu, kdy samice získává nutriční výhody ze samců, ale samci naproti tomu žádné výhody nezískávají (Schneider et Lubin, 1998).

Většina výzkumů zabývajících se zkoumáním sexuálního kanibalismu byla prováděna u pavoukoců. U pavouků má kanibalismus různé formy s ohledem na roli a chování samců a samic, potencionální přínos pro samce a samice a načasování námluv (Andradle, 1998).

Výskyt sexuálního kanibalismu je vysvětlován několika hypotézami. Ekonomický model, který naznačuje, že samice adaptivně zvažují hodnotu dvořícího se samce jako partnera, proti jeho hodnotě jako potravy. Je výsledkem potravního chování a samice většinou útočí na samce před kopulací. Toto chování se vyskytuje i u samic, které nebyly dosud spářené, proto hrozí možnost, že u nich nedojde k dalšímu páření a samice nezplodí potomky. Pokud je samců nadbytek, kanibalismus se vyskytuje častěji, než když je samců málo (Newman et Elgar, 1991).

Další hypotézou sexuálního kanibalismu je agresivní chování juvenilních jedinců přenesené do dospělosti. Vysoká úroveň agresivity je výhodná strategie juvenilních jedinců, pokud je málo dostupné kořisti. Více agresivní juvenilové více útočí a spotřebují více kořisti a tím získají větší velikost těla (Johson et Sih, 2005). Agresivita se přenesení do dospělosti a samice budou více agresivní. Můžou útočit nejen na kořist jiného druhu, ale i na samce svého druhu, i když to může mít za následek, že zůstanou neoplozené. Tento model sexuálního kanibalismu je neadaptivní v tom smyslu, že není prospěšný jak pro samce, tak i pro samice (Arnqvist et Henriksson, 1997). Tyto dvě hypotézy se vzájemně nevylučují a mohly by vysvětlovat kanibalismus v různých fázích páření (Johson, 2001).

Sklon ke kanibalismu může zvýšit i soužití juvenilních samic s dospělými samci. Nespářené samice, které se vyvíjely ve společnosti dospělých samců, častěji vykazují před kopulační kanibalismus než samice nespářené, u kterých se během vývinu samci nevyskytovali (Johson, 2005).

Výsledkem sexuálního kanibalismu může být také přímá a nepřímá volba partnera. Samice si vybírá potencionálního partnera podle velikosti, která vzájemně souvisí s fitness vlastnostmi. Nepřímá volba partnera zahrnuje ostatní chování nebo vlastnosti, které omezují partnery určité samice, ale bez aktivní volby samice nebo diskriminace ze strany samice. Mělo by se rozlišovat mezi velikostí absolutní a relativní, protože to může být rozhodující při stanovení přímé a nepřímé volby. Pokud samice důsledně útočí na samce určité velikosti a s ostatními se páří, tak absolutní velikost samce určuje výsledek vzájemného působení námluv, který můžeme vysvětlit přímou volbou. Když se sexuální kanibalismus liší podle relativní velikosti spolupůsobení samce a samice, pak výsledek interakcí námluv je určen relativní zranitelností samců od větších samic (Prenter et al., 2006).

U některých druhů pavouků může mít přesto výhodu menší velikost těla. Například samci druhu *N. plumipes* dosahují jen jednu desetinu velikosti samice. Velmi malí samci mohou být úspěšnější v přístupu k samici a pářit se bez povšimnutí, protože je samice nemusí zaregistrovat, nebo je jako potravu ignoruje. Na druhou stranu jsou menší samci v nevýhodném postavení před většími samci, když bojují na síti o přístup k samici, protože jsou většími samci vytlačeni. Strategií samců tohoto druhu pro snížení kanibalismu je

pokus o páření se samicí, která chytila a krmí se kořistí (Elgar et Fahey, 1996). U druhu *N. edulis* se menší samci páří déle než větší samci, a tak oplodní více vajíček, protože větší samci potřebují více pokusů k dosažení úspěšného páření, než malí samci (Schneider et al., 2000).

U několika málo druhů pavouků byl pozorován reverzní sexuální kanibalismus, což je situace, kdy se obětí kanibalismu stávají samice. K reverznímu kanibalismu dochází zejména u druhů, u nichž jsou samci větší než samice (Prenter et al., 2006). *A. aquatica* je jedním z mála druhů pavouků, u kterých jsou samci větší než samice (Schütz et Taborsky, 2003). Samice si často vybírají větší samce jako partnery k páření, i když se k nim chovají prozíravěji. Samci nedávají přednost samicím určité velikosti, ale k malým samicím se někdy chovají kanibalisticky. Agrese mezi samci je tak vysoká, že má někdy za následek i smrt menších samců. Toto chování je zřejmě závislé na velikostním rozdílu projevujícím se tím, že větší jedinci zabíjejí menší jedince (Schütz et Taborsky, 2005).

U dvou druhů pavouků z Jižní Ameriky *Allocosa brasiliensis* (Petrunkevitch, 1910) a *Allocosa alticeps* (Mello-Leitão, 1944) byl zaznamenán výskyt reversního sexuálního kanibalismu i sexuální obrácení rolí. Samice vyhledávají samčí nory a zahajují námluvy. Nakloní se do doupěte a střídavě mávají prvním a druhým párem nohou, až nakonec vstoupí dovnitř, kde dochází k páření. Poté samci opustí svou noru, kterou uzavřou. Samice zůstává uvnitř a je tak chráněná před napadením predátory. Na rozdíl od samce, který je vystaven nebezpečí, dokud si nepostaví novou noru, což pro samce představuje velkou otcovskou investici (Aisenberg et al., 2007). Na druhou stranu toto chování nepřináší pro samce riziko otcovství, protože samice se kterou se pářil, zůstává uvnitř nory do vylihnutí pavoučků (Aisenberg et al., 2009). U *A. brasiliensis* byl pozorován kanibalismus u samců po páření a před stavbou nového doupěte. Pavouci těchto druhů obývají písčité duny jihoamerického pobřeží, kde výskyt kořisti a úkrytů je proměnlivá a závislá na povětrnostních podmínkách. Tyto faktory by mohly být důsledkem obratu pohlavních rolí (Aisenberg et al., 2007).

*Evarcha culicivora* Wesolowska & Jackson, 2003 je dalším druhem pavouka s výskytem reversního sexuálního kanibalismu. Samec častěji zabije samici než naopak, proto jsou větší samci pro samice nebezpečnější. Samice jsou jen o něco málo větší než samci a během námluv jsou aktivní obě pohlaví. Samice, které se dosud nepářily dávají přednost větším samcům, ale již spářené samice preferují menší samce. Zřejmě po špatné zkušenosti s velkým samcem už nechtějí riskovat. Samci dávají vždy přednost větší velikosti těla potencionální partnerky. U tohoto druhu je výrazný výskyt vzájemné partnerské volby (Cross et al., 2007).

Poslední druhem pavouka, u kterého byl zaznamenán výskyt reverzního sexuálního kanibalismu je *M. sociabilis*. Samci z letní generace jsou podstatně větší než samice a samci z jarní generace. Jsou také podstatně agresivnější. K nejvyšší četnosti kanibalismu dochází v době, kdy jedinci z letní generace potkají samice z jarní generace, což nasvědčuje

tomu, že samci si vybírají potencionální partnery podle věku (Sentenská et al., 2013).

### 3.5 Péče o potomstvo

Během několika týdnů po kopulaci je samice připravena naklást vajíčka, obalit je pavučinovými vlákny a vytvořit kokon. K oplodnění vajíček dochází až v průběhu jejich kladení. Po kopulaci jsou spermie uloženy ve spermetékách samic, z nichž jsou spolu s kladenými vajíčky vypuzovány do dělohy pomocí sekretu vylučovaného žlázami. Vajíčka jsou k sobě slepena viskózní tekutinou, která po krátké době schne. Snáška trvá několik minut i při vysokém počtu vajíček (Foelix, 2011).

S rostoucí velikostí těla samice se zvyšuje velikost snůšky. Samice můžou naklást méně větších vajec, nebo více menších vajec, přičemž je omezena maximální hmotnost snůšky a minimální velikost vajec. Pavouci jsou zřejmě selektováni tak, aby maximalizovali velikost snůšky, ale bez nákladů na snížení velikosti vajec a jsou proto nuceni k dosažení optimální velikosti snůšky (Marshall et Gittleman, 1994). Zatímco samice rodu *Araneus* může naklást téměř tisíc vajíček, samice čeledi Oonopidae naklade jen dvě větší vajíčka (Kůrka a kol., 2015). Samice druhu *Monoblemma muchmorei* Shear 1978, jejíž velikost těla je do 1 mm, naklade pouze jedno vejce v každém kokonu. Vylíhlé mládě je relativně velké, po týdnu už dosahuje velikosti kolem 0,4 mm (Edwards et Edwards, 2006).

#### 3.5.1 Péče o kokony a jejich tvorba

Hlavní funkcí kokonů je ochrana vajíček před vlivy vnějšího prostředí a vytvoření příznivých podmínek pro jejich vývin. Kokony vytváří tepelnou izolaci a mechanickou bariéru proti predátorům a parazitům vajíček. Stavba kokonu probíhá u některých druhů pavouků zpravidla podobně. Nejprve samice vytvoří bazální desku, na kterou napředě válcovitou stěnu. Dovnitř naklade vajíčka, stěnu i s vajíčky obalí jemnými pavučinovými vlákny a uzavře ji krycí deskou. Samice nakonec vše opředě pevnějšími pavučinovými vlákny do kulovitěho tvaru. Složitost stavby kokonu závisí na délce vývoje mláďat uvnitř vajíček. Druhy, které mají kratší embryonální vývoj budují jednoduché kokony. Druhy s delším embryonálním vývojem, jejichž vajíčka musí přečkat zimu, zhotovují složitější a vícevrstevné kokony (Foelix, 2011).

Samice čeledí čelistnatkovití (Tetragnathidae), pakřížákovití (Uloboridae) a křížákovití (Araneidae) připevňují kokony na větvičky stromů a listy nebo stonky rostlin v blízkosti sítě. Některé druhy kokon několik dní hlídají. Samice čeledí anapovití (Anapidae) a zorovití (Zoridae) kolem připevněného kokonu upředou síťku a střeží jej. Samice čeledí zápřednicovití (Miturgidae), cedivkovití (Amaurobiidae), zápředníkovití (Clubionidae), skálovkovití (Gnaphosidae), vzokanovití (Oonopidae), šestiočkovití (Dysderidae) a skákavkovití (Salticidae) vytvářejí pro sebe a kokon pavučinový zámotek. Po celou dobu, dokud se nevylíhnou mláďata, kokon střeží a v případě napadení jej i aktivně brání. Pa-

vučínové vaky si staví v trávě, na listech stromů a bylin, pod kůrou, v jehličí, pod kameny a ve štěrbinách skal, v květenstvích a na vrcholcích bylin. Některé druhy pavouků vytváří zámotky za pomoci různě stočených nebo přetnutých listů. Snovačkovití (Theridiidae) kokony ukrývají do mechu, pod kameny, do svinutých listů, na keře a byliny v blízkosti hnízda, nebo jej ukládají dovnitř hnízda. Kokony maskují kousky detritu a do vylíhnutí mláďat ho střeží. Maloočkovití (Sparassidae) k sobě spředou listy a do vzniklého úkrytu nakladou vajíčka, kokon uzavrou a hlídají jej. Listovníkovití (Philodromidae) kokon připevňují ke kmeni nebo listu a pro posílení ochrany spředou k sobě ještě další listy. Kokon střeží. Běžníkovití (Thomisidae) ukládají kokony do srolovaného listu a hlídají jej, nebo kokon ukrývají do štěrbin v zemi a na byliny. Samice pokoutníka rodu *Aglena* Amycet & serville, 1843 připevňují kokon k okraji sítě a maskují ho hlínou. V norách o kokon pečují samice čeledí sklípkánkovití (Atypidae), stepníkovití (Eresidae) a slíďákovití (Lycosidae) rodu *Alopecosa* Simon, 1885 a *Xerolycosa* Dahl, 1908 (Kůrka a kol., 2015). Jeden kokon umísťují do nory, zahřívají jej a hlídají, dokud se nevylíhnou mláďata, samice sklípkánovitých (Theraphosidae) (Costa et Pérez-Miles, 2002). Jeden z nejzajímavějších kokonů přede samice záředky zvonečkovité (*Agroeca brunnea* Blackwall, 1833)) z čeledi záředkovitých (Liocranidae). Kokon, který má tvar zvonečku, zavěšují na byliny. Během noci nebo druhý den jej obalí zrnky zeminy a vytvoří dokonalé maskování (Obr. 14). Kokon má dvě komory, nahoře jsou nakladena vajíčka a vespod vylíhnutá mláďata (Foelix, 2011). Samice *A. aquatica* buduje a střeží kokon v pavučinovém zvonu pod vodou (Schütz et Taborsky, 2003).



(a)

(b)

Obrázek 14: Kokon samice *A. brunnea*, první den po předení (a) druhý den po obalení zrnky zeminy (b) (<http://www.naturabohemica.cz/agroeca-brunnea/>)

Samice některých druhů pavouků nosí kokon neustále s sebou. V chelicerách kokon nosí lovcíkovití (Pisauridae), lepkovití (Scytodidae) a třesavkovití (Pholcidae). Na snovacích

bradavkách nosí připředený kokon slídákovití (Lycosidae) a temnomilovití (Nesticidae) (Kůrka a kol., 2015). Samice *T. lutetiana* z čeledi Lycosidae má na spodní straně opistosoma hákovitě zahnuté chlupy, které pomáhají držet kokon na snovacích bradavkách (Dolejš et al., 2010).

### 3.5.2 Péče o mláďata

Mateřská péče hlídáním kokonů u samic některých druhů pavouků nekončí, ale pokračuje starostí o vylíhnuté pavoučky. Během líhnutí mají mláďata schopnost rozpouštět vnitřní vrstvu stěny kokonu enzymy proteázami. Vnější silnější vrstvu roztáhnou a vytvoří otvor, ze kterého vylézájí ven (Foelix, 2011).

Než malý pavouček opustí kokon, prochází několika vývojovými stádii. Emryonální vývoj trvá do chvíle, kdy drobný pavouček protrhne vaječný obal pomocí vaječného zubu nacházejícího se na kořeni pedipalpů. Po vylíhnutí se z embrya stává prelarva, která ještě nemá vyvinuty chelicerové a chodidlové drápky, článkování končetin a chlupy. Dalším stádiem je larva, která již má vyvinuty chelicerové a chodidlové drápky, chlupy a článkování končetin, ale nemá ještě snovací a jedové žlázy. U pavouků s dobrým zrakem se okolo očí tvoří pigmentace. Larva dosud nepřijímá potravu, živiny čerpá z vaječného žloutku a je málo pohyblivá. Po několika dnech nastává nymfální stádium. Malí pavoučci se už podobají dospělým pavoukům, opouštějí vaječný kokon, mají vyvinuté snovací a jedové žlázy, přijímají potravu a jsou schopni samostatného života. Nymfy prochází několika instary, před kterými u nich dochází ke svlékání staré kutikuly (ekdyze). Samice dospívají zpravidla po pěti až deseti instarech, samcům stačí k dosažení dospělosti o dva instary méně. Trvání jednoho instaru bývá několik týdnů (Foelix, 2011).



Obrázek 15: Samice slídáka s malými pavoučky na zádech (<http://fotoblog.in/clanek/262>)

Samice lovcíků vytváří pro vylíhlá mláďata na vegetaci speciální pavučinový úkryt, ve kterém pavoučky střeží, dokud se nerozptýlí po okolí (Johnson, 2001). Samice slídáků pomáhá mláďatům během líhnutí pomocí chelicer otevřít kokon. Pavoučci okamžitě vylezou matce na hřbetní stranu zadečku (Obr. 15), kde sedí ve více vrstvách po dobu jednoho



týdne a jsou živi z vaječného žloutku (Foelix, 2011). Samice slíďáka *Aglaoctenus lagotis* (Holmberg, 1876) krmí pavoučky natrávenou potravou během doby, kdy je vozí na zadečku (Stefani et al., 2011).

Aktivní mateřská péče zahrnující krmení potomků se vyskytuje jen u několika málo druhů pavouků (Foelix, 2011). Samice *Diadea ergandros* Evans, 1995 z čeledi Thomisidae žijící v Austrálii, buduje z eukalptových listů pro sebe a své potomky pavučinový úkryt. Mláďata střeží, snáší dodatečnou snůšku vajec, která poskytuje pavoučkům potravu a loví pro ně kořist (Evans, 1998a). Samice jsou schopny rozpoznat své potomky. Sice ochotně tolerují cizí mláďata, ale kořist pro ně neuloví. Vlastní potomstvo tak roste rychleji než přijaté (Evans, 1998b). Krmení mláďat ulovenou kořistí je vyvinuto i u snovaček rodu *Theridion* Walckenaer, 1805 a *Achaearanea* Strand, 1929. Matka ke krmení mláďata svolává jemným chvěním vláken sítě. Rychlé škubání s vláknů sítě naopak znamená varování před nebezpečím (Foelix, 2011). Starostlivou péči poskytuje svému potomstvu i samice punčoškáře zemního (*Coelotes terrestris* (Wider, 1834)). Mláďata zůstávají po vylíhnutí v noře společně s matkou, které je chrání proti predátorům, poskytuje jim potravu v podobě dodatečné snůšky vajec a krmí je vyvrhnutou změkčenou potravou z ústního ústrojí. Když matka uloví kořist, mláďata o ni žebrají dotýkáním se matčiných chelicer pomocí pedipalpů nebo nohou. Samice dokáže rozlišit vibrace potomků od vibrací predátorů nebo kořisti, přesto je často kontroluje dotykem jednoho pedipalpu (Gundermann, 1997).

U několika druhů pavouků rodu *Theridion* a *Stegodyphus* Simon, 1873 se vyvinula ještě dokonalejší péče o potomky. Samice krmí svá mláďata výměškem ze svého ústního ústrojí, který se skládá z natrávené potravy a rozpadajícími se střevními buňkami (Foelix, 2011; Salamon, 2011).



Obrázek 16: Matrifágie - mláďata stepníka druhu *S. lineatus* vysávají svoji matku (<http://animalworld.tumblr.com/post/9894517185/social-spider-moms-make-the-ultimate-sacrifice-for>)

Extrémní forma mateřské péče, kdy je tělo samice zkonsumováno potomky, se nazývá matrifágie (Obr. 16). Mláďata nejdříve sají hemolymfu z kloubů na končetinách matky a

postupně ji zcela pozřou. Mezi několik málo druhů samic pavouků, u kterých byla matri-fágie zaznamenána, se řadí *D. ergandros* (Evans, 1998a), cedivka domovní (*Amaurobius ferox* (Walckenaer, 1830)) (Kim et Horel, 1998), zápřednice japonská (*Cheiracanthium japonicum* Bösenberg & Strnad, 1906) z východní Asie ( Toyama, 1999) a stepník čárový (*S. lineatus*) (Schneider et Lubin, 1997).

Mateřská péče, kdy jsou mláďata krmena a společně se dělí o potravu se nazývá subsocialita. Společné soužití potlačuje agresivitu a kanibalismus u sourozenců a většinou končí dosažením pohlavní dospělosti mláďat. Subsocalita může představovat předstupeň k sociálnímu způsobu života (Yip et Rayor, 2014).

Většina pavoučích nymf se ihned po vylíhnutí rozbíhá po okolí. Menší druhy pavoučků využívají k šíření pavučinová vlákna. Vylezou na vyvýšené místo, zvednou zadeček a z bradavek začnou vypouštět do vzduchu vlákna. Vzdušný proud nakonec strhne pavoučka a odnáší jej i s vláknem. Mláďata se takto mohou šířit až stovky kilometrů. Pro plachtění vzduchem pomocí vlákna se používá anglický výraz ballooning a šíří se takto i malé druhy dospělých pavouků (Buchar a Kůrka, 1998; Kůrka a kol., 2015).

## 4 Závěr

Cílem práce bylo popsat reprodukční chování pavouků, které se skládá z epigamního chování, páření, péči o kokon a potomstvo.

Pavouci jsou zdatní predátoři útočící na jakoukoliv pohybující se kořist. Samcům během období rozmnožování hrozí, že se můžou stát potravou samic, proto se u nich vyvinulo epigamní chování. Cílem samčích námluv není jen ochrana před sexuálním kanibalismem, ale také snaha přesvědčit samici, že se jedná o dokonalého příslušníka stejného druhu, se kterým by měla zplodit potomky. Samci některých skupin pavouků mají jednoduché námluvy. Samicím nedávají složitě najevo svůj příchod a o vnímavosti samice se ujistí dotykem předních končetin. Samci druhů, kteří si staví sítě, signalizují samici svůj úmysl se pářit škubáním za vlákna její sítě pomocí pedipalpů nebo nohou. Samci křížáků upředou speciální vlákno, na které brnkají, dokud samici nepřesvědčí, aby ze své sítě přelezla na vlákno, na kterém dochází k páření. Mimo taktilních signálů některé skupiny pavouků využívají vibrační signály, které samci vyluzují údery předních končetin a zadečku o podklad nebo stridulací. Samci druhů s dobrým zrakem používají i vizuální signály. Mávají rytmicky pedipalpy a nohama, které bývají výrazněji zbarvené, nebo vibrují zadečkem. Samci druhů *P. mirabilis*, *P. ornata* a *P. azul* mají asi nejlépe propracovaný způsob námluv. Samicím přináší svatební dar v podobě ulovené a do pavučiny zabalené kořisti. Vedle taktilních, vibračních a vizuálních signálů se během námluv u některých skupin pavouků uplatňují i chemické signály. Samice zanechávají na svých vláknech feromony, pomocí kterých jsou samci schopni samice nalézt, popřípadě rozpoznat, zda jde o samici již spářenou.

Samice všech druhů pavouků poskytují nějaký druh mateřské péče. Všechny samice pro svá vajíčka budují pavučinový kokon, který střeží buď krátce po naklazení vajíček v jeho blízkosti, nebo v pavučinovém úkrytu dokud se nevylíhnou mláďata. Samice několika druhů nosí kokon neustále s sebou v chelicích nebo připředený ke snovacím bradavkám. Samice některých skupin pavouků pokračují v péči i po vylíhnutí pavoučků z kokonu. Samice střeží malé pavoučky v úkrytech, nebo pro ně upředou speciální pavučinové hnízdo. Mláďata krmí natrávenou kořistí, loví pro ně potravu, nebo nakladou dodatečnou snůšku vajec. U několika málo druhů pavouků se samice nechá potomky zkonzumovat. Tento druh extrémní mateřské péče se nazývá matrifágie.

## 5 Seznam literatury

- Aisenberg, A., Gonzáles, M., Laborda, Á., Postiglioni, R., Simó, M. 2009. Reversed cannibalism, foraging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*. 37 (2). 135-138
- 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 (1). 29-35
- Albo, M. J., Costa, F. G. 2010. Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*. 79 (5). 1031-1036
- Albo, M. J., Winther, G., Tuní, C., Toft, S., Bilde, T. 2011. Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. *BMC Evolutionary Biology*. 329 (11). 1471-2148
- Alvarado-Castro, J. A., Jimenez, M. L. 2011. Reproductive behavior of *Homalonychus selenopoides* (Araneae: Homalonychidae). *Journal of Arachnology*. 39 (1). 118-127
- Andrade, M. C. B. 1996. Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science*. 271 (5245). 70-72
- Andrade, M. C. B. 1998. Female hunger can explain variation in cannibalistic behavior despite male sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology*. 9 (1). 33-42
- Andrade, M. C. B. 2003. Risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology*. 14 (4). 531-538
- Arnqvist, G. 1992. Courtship behavior and sexual cannibalism in the semiaquatic fishing spider, *Dolomedes fimbriatus* (Clerck)(Araneae, Pisauridae). 20 (3). 222-226
- 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 (32). 255-273
- Barth, F. G. 2002. A spider's world: Senses and Behavior. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg. p. 394. ISBN: 9783642075575

- Bertani, B., Fukushima, C. S., da Silva Junior, P. I. 2008. Mating behavior of *Sickius longibulbi* (Araneae, Theraphosidae, Ischnocolinae), a spider that lacks spermathecae. *Journal of Arachnology*. 36 (2). 331-335
- Bilde, T., Tuni, C., Elsayed, R., Pekar, S., Toft, S. 2006. Death feigning in the face of sexual cannibalism. *Biology Letters*. 2 (1). 23-25
- Bilde, T., Tuni, C., Elsayed, R., Pekar, S., Toft, S. 2007. Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Animal Behaviour*. 73 (2). 267-273
- Bruce, J. A., Carico, J. E. 1988. Silk use during mating in *Pisaurina-Mira* (Walckenaer) (Araneae, Pisauridae). *Journal of Arachnology*. 16 (1). 1-4
- Buchar, J., Kůrka, A. 1998. *Naši pavouci*. Academia. Praha. s. 154. ISBN: 8020003312
- Burger, M. 2007. Sperm dumping in a haplogyne spider. *Journal of Zoology*. 273 (1). 74-81
- Burger, M., Izquierdo, M., Carrera, P. 2010. Female genital morphology and mating behavior of *Orchestina* (Arachnida: Araneae: Oonopidae). *Zoology*. 113 (2). 100-109
- Costa, F. G., Pérez-Miles, F. 2002. Reproductive biology of Uruguayan Theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology*. 30 (3). 571-587
- Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., de Araújo, A. M. 2008. Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*. 95 (8). 731-739
- 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 (9). 901-908
- Dolejš, P., Kubcová, L., Buchar, J. 2010. Courtship, mating, and cocoon maintenance of *Tricca lutetiana* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*. 38 (3). 504-510
- Dominguez, K., Jimenez, M.L. 2005. Mating and self-burying behavior of *Homalonychus theologus* Chamberlin (Araneae, Homalonychidae) in Baja California Sur. *Journal of Arachnology*. 33 (1). 167-174

- Eberhard, W. G., Huber, B. A. 1998. Courtship, copulation, and sperm transfer in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification. *Journal of Arachnology*. 26 (3). 342-368
- Edwards, R. L., Edwards, A. D. 2006. Life history and ecology of the armored spider *Monoblemma muchmorei* (Araneae, Tetrablemmidae). *Journal of Arachnology*. 34 (3). 599-609
- 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 (2). 195-198
- Elgar, M. A., Nash, D. R. 1988. Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus*. *Animal Behaviour*. 36 (5). 1511-1517
- Elgar, M. A., Schneider, J. M., Herberstein, M. E. 2000. Female control of paternity in the sexually cannibalistic spider *Argiope keyserlingi*. *Proceedings of the royal society B-Biological sciences*. 267 (1460). 2439-2443
- Elias, D. O., Kasumovic, M. M., Punzalan, D., Andrade, M. C. B., Mason, A. C. 2008. Assessment during aggressive contests between male jumping spider. *Animal Behaviour*. 76 (3). 901-910
- Elias, D. O., Lee, N., Hebets, E. A., Mason, A.C. 2006. Seismic signal production in a wolf spider: parallel versus serial multi-component signals. *Journal of Experimental Biology*. 209 (6). 1074-1084
- Elias, D. O., Maddison, W. P., Peckmezian, C., Girard, M. B., Mason, A. C. 2012. Orchestrating the score: complex multimodal courtship in the *Habronattus coecatus* group of *Habronattus* jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 105 (3). 522-547
- Evans, T. A. 1998a. Factors influencing the evolution of social behaviour in Australian crab spiders (Araneae: Thomisidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 63 (2). 205-219
- Evans, T. A. 1998b. Offspring recognition by mother crab spiders with extreme maternal care. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 265 (1391). 129-134

- Ferretti, N. A., Ferrero, A. A. 2008. Courtship and mating behavior of *Grammostola schulzei* (Schmidt 1994) (Araneae, Theraphosidae), a burrowing tarantula from Argentina. *Journal of Arachnology*. 36 (2). 480-483
- Foelix, R. F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford university press. New York. p. 419. ISBN: 9780199734825
- Foellmer, M. W., Fairbairn, D. J. 2003. Spontaneous male death during copulation in an orb-weaving spider. *Proceedings of the royal society B-Biological sciences*. 270 (2). 183-185
- Foellmer, M. W., Fairbairn, D. J. 2004. Males under attack: sexual cannibalism and its consequences for male morphology and behaviour in an orb-weaving spider. *Evolutionary Ecology Research*. 6 (2). 163-181
- Foellmer, M. W., Fairbairn, D. J. 2005. Competing dwarf males: sexual selection in an orb-weaving spider. *Journal of Evolutionary Biology*. 19 (5). 629-641
- Forster, L. M. 1992. The stereotyped behavior of sexual cannibalism in *Latrodectus hasselti* Thorell (Araneae, Theridiidae), the Australian Redback spider. *Australian journal of zoology*. 40(1), 1-11
- Fraser, J. B. 1987. Courtship and copulatory - behavior of the funnel – web spider, *Hololena adnexa* (Araneae, Aglelenidae). *Journal of Arachnology*. 15 (2). 257-262
- Girard, M. B., Kasumovic, M. M., Elias, D. O. 2011. Multi-Modal Courtship in the Peacock Spider, *Maratus volans* (OP-Cambridge, 1874). *Plos One*. 6 (9). 1-10.
- Gundermann, J. L., Horel, A., Roland, C. 1997. Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology*. 103 (11). 915-925
- Hazzi, N. A. 2014. Natural history of *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae): habitats, reproductive behavior, postembryonic development and prey-wrapping. *Journal of Arachnology*. 42 (3). 303-310
- Hebets, E. A. 2005. Attention-altering signal interactions in the multimodal courtship display of the wolf spider *Schizocosa uetzi*. *Behavioral Ecology*. 16 (1). 75-82
- Hebets, E. A. 2008. Seismic signal dominance in the multimodal courtship display of

- the wolf spider *Schizocosa stridulans* Stratton 1991. Behavioral Ecology. 19 (6). 1250-1257
- Herberstein, M. E., Schneider, J. M., Elgar, M. A. 2002. Costs of courtship and mating in a sexually cannibalistic orb-web spider: female mating strategies and their consequences for males. Behavioral Ecology and Sociobiology. 51 (5). 440-446
- Hill, D. 2009. Euophryine jumping spiders that extend their third legs during courtship (Araneae: Salticidae: Euophryinae: Maratus, Saitis). Peckhamia. 74.1. 1-27.
- Huber, B. A. 1993. Genital mechanics and sexual selection in the spider *Nesticus cellulanus* (Araneae: Nesticidae). Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie. 71 (12). 2437-2447
- Huber, B. A., Eberhard, W. G. 1997. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie. 75 (6). 905-91
- 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
- Jackson, R. R. 1982. The biology of *Portia fimbriata*, a web-building jumping spider (Araneae, Salticidae) from Queensland: intraspecific interactions. Journal of zoology. 196 (2). 295-305
- Jackson, R. R., Poulsen, B. A. 1990. Predatory versatility and intraspecific interactions of *Supunna picta* (Araneae: Clubionidae). New Zealand Journal of Zoology. 17 (2). 196-184
- Jackson, R. R., Wilcox, R. S. 1990. Aggressive mimicry, prey-specific predatory behaviour and predator-recognition in the predator-prey interactions of *Portia fimbriata* and *Euryattus sp.*, jumping spiders from Queensland. Behavioral Ecology and Sociobiology. 26 (2). 111-119
- Jocque, R., Dippenaar-Schoeman, A. S. 2006. Spider families of the world. Royal Museum for Central Africa. p. 336. ISBN: 9075894856
- Johnson, J. Ch. 2001. Sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): an evaluation of two explanations for female aggression towards potential mates. Animal Behaviour. 61 (5). 905-914



- Johnson, J. Ch. 2005. Cohabitation of juvenile females with mature males promotes sexual cannibalism in fishing spiders. *Behavioral Ecology*. 16 (1). 269-273
- Johnson, J. Ch., Sih, A. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58 (4). 390-396
- Kasumovic, M. M., Andrade, M. C. B. 2004. Discrimination of airborne pheromones by mate-searching male western black widow spiders (*Latrodectus hesperus*): species- and population-specific responses. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*. 82 (7). 1027-1034
- Kasumovic, M. M., Bruce, M. J., Herberstein, M. E., Andrade, M. C. B. 2006. Risky mate search and mate preference in the golden orb-web spider (*Nephila plumipes*). *Behavioral Ecology*. 18 (1). 189-195
- Kim, K. W., Horel, A. 1998. Matrophagy in the spider *Amaurobius ferox* (Araneidae, Amaurobiidae): an example of mother-offspring interactions. *Ethology*. 104 (12). 1021-1037
- Knoflach, B., Benjamin, S. O. 2003. Mating without sexual cannibalism in *Tidarren sisyphoides* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*. 31 (3). 445-448
- Knoflach, B., Van Harten, A. 2000. Palpal loss, single palp copulation and obligatory mate consumption in *Tidarren cuneolatum* (Tullgren, 1910) (Araneae, Theridiid). *Journal of Natural History*. 34 (8). 1639-1659
- 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 (4). 449-459
- Kůrka, A., Řezáč, M., Macek, R., Dolanský, J. 2015. Pavouci České republiky. Academia. Praha. s. 621. ISBN: 9788020023841
- Marshall, S. D., Gittleman, J. L. 1994. Clutch size in spiders - is more better. *Functional Ecology*. 8 (1). 118-124
- Nessler, S. H., Uhl, G., Schneider, J. M. 2007. Genital damage in the orb-web spider *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae) increases paternity success. *Behavioral Ecology*.

18 (1). 174-181

Newman, J. A., Elgar, M. A. 1991. Sexual cannibalism in orb-weaving spiders: an economic model. *American Naturalist*. 138 (6). 1372-1395

Pekár, S., Jarab, M. 2011. Life-history constraints in inaccurate Batesian myrmecomorphic spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae). *European Journal of Entomology*. 108 (2). 255-260

Peretti, A., Eberhard, W. G., Briceno, R. D. 2006. Copulatory dialogue: female spiders sing during copulation to influence male genitalic movements. *Animal Behaviour*. 72 (3). 413-421

Pérez-Miles, F., Postiglioni, R., Montes-de-Oca, L., Baruffaldi, L., Costa, F. G. 2007. Mating system in the tarantula spider *Eupalaestrus weijenberghi* (Thorell, 1894): Evidence of monandry and polygyny. *Zoology*. 110 (4). 253 – 260

Platnik, N. I. 2014. The world spider catalog, version 15. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html> DOI: 10.5531/db.iz.0001.

Pollard, S. D., Jackson, R. R. 1982. The biology of *Clubiona cambridgei* (Aranea, Clubionidae): Intraspecific interactions. *New Zealand Journal of Ecology*. 5. 44-50

Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12. 225-251

Prenter, J., Elwood, R. W., Colgan, S. 1994a. The influence of prey and female reproductive state on the courtship of the autumn spider *Metellina segmentata*. *Animal Behaviour*. 47 (2). 449-456

Prenter, J., Elwood, R. W., Montgomery, W. I. 1994b. Assessments and decisions in *Metellina segmentata* (Araneae: Metida) evidence of a pheromone involved in mate guarding. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 35 (1). 39-43

Prenter, J., Elwood, R. W., Montgomery, W. I. 2003. Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*. 66 (6). 1053-1058

- Prenter, J., MacNeil, C., Elwood, R. W. 2006. Sexual cannibalism and mate choice. *Animal Behaviour*. 71 (3). 481-490
- Prentice, T. R. 1992. A new species of North-American Tarantula, *Aphonopelma paloma* (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*. 20 (3). 189-199
- Quirici, V., Costa, F. G. 2005. Seismic communication during courtship in two burrowing tarantula spiders: An experimental study on *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina*. *View Journal Information*. 33 (1). 159-166
- Roberts, J. A., Uetz, G. W. 2005. Information content of female chemical signals in the wolf spider, *Schizocosa ocreata*: male discrimination of reproductive state and receptivity. *Animal Behaviour*. 70 (1). 217-223
- Roland, C. 1983. Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). *Journal of Arachnology*. 11 (3). 309-314
- Rubenstein, D. I. 1987. Alternative reproductive tactics in the spider *Meta segmentata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20 (4). 229-237
- Řezáč, M. 2009. The spider *Harpactea sadistica*: co-evolution of traumatic insemination and complex female genital morphology in spiders. *Proceedings of the royal society B-Biological sciences*. 276 (1668). 2697-2701
- Salomon, M., Mayntz, M., Toft, S., Lubin, Y. 2011. Maternal nutrition affects offspring performance via maternal care in a subsocial spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65 (6). 1191-1202
- 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
- Segoli, M., Harari, A. R., Lubin, Y. 2006. Limited mating opportunities and male monogamy: a field study of white widow spiders, *Latrodectus pallidus* (Theridiidae). *Animal Behaviour*. 72 (3). 635-642
- Sentenská, L., Pekár, S. 2013. Mate with the young, kill the old: reversed sexual cannibalism and male mate choice in the spider *Micaria sociabilis* (Araneae: Gnaphosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 67 (7). 1131-1139

- Sentenská, L., Pekár, S., Lipke, E., Michalik, P., Uhl, G. 2015. Female control of mate plugging in a female-cannibalistic spider (*Micaria sociabilis*). BMC Evolutionary Biology. 18 (15). 1-12
- Schäfer, M. A., Uhl, G. 2002. Determinants of paternity success in the spider *Pholcus phalangoides* (Pholcidae : Araneae): the role of male and female mating behaviour. Behavioral Ecology and Sociobiology. 51 (4). 368-377
- Schmitt, A. 1992. Conjectures on the origins and functions of a bridal veil spun by the males of *Cupiennius-coccineus* (Araneae, Ctenidae). Journal of Arachnology. 20 (1). 67-68
- Schneider, J., Elgar, M. A. 2001. Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneoidea): female and male perspectives. Behavioral Ecology. 12 (5). 547-552
- Schneider, J. M., Elgar, M. A. 2002. Sexual cannibalism in *Nephila plumipes* as a consequence of female life history strategies. Journal of Evolutionary Biology. 15 (1). 84-91
- Schneider, J. M., Lesmono, K. 2009. Courtship raises male fertilization success through post-mating sexual selection in a spider. Proceedings of the royal society B-Biological sciences. 276 (1670). 3105-3111
- Schneider, J. M., Lubin, Y. 1997. Infanticide by males in a spider with suicidal maternal care, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). Animal Behaviour. 54 (2). 305-312
- Schneider, J. M., Lubin, Y. 1998. Intersexual conflict in spiders. Oikos. 83 (3). 496-506
- Schneider, J. M., Herberstein, M. E., De Crespigny, F. E. C., Ramamurthy, S., Elgar, M. A. 2000. Sperm competition and small size advantage for males of the golden orb-web spider *Nephila edulis*. Journal of Evolutionary Biology. 13 (6). 939-946
- 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 (1). 105-117
- Schütz, D., Taborsky, M. 2005. Mate choice and sexual conflict in the size dimorphic water spider *Argyroneta aquatica* (Araneae, Argyronetidae). Journal of Arachnology. 33 (3). 767-775

- Sivalinghem, S., Kasumovic, M. M., Mason, A. C., Andrade, M. C. B., Elias, D. O. 2010. Vibratory communication in the jumping spider *Phidippus clarus*: polyandry, male courtship signals, and mating success. *Behavioral Ecology*. 21 (6). 1308-1314
- Stalhandske, P. 2001. Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. *Behavioral Ecology*. 12 (6). 691-697
- Starr, C. K. 1988. Sexual behavior in *Dictyna volucripes* (Araneae, Dictynidae). *Journal of Arachnology*. 16 (3). 321-330
- Stefani, V., Del-Claro, K., Silva, L. A., Guimarães, B., Tizo-Pedroso, E. 2011. Mating behaviour and maternal care in the tropical savanna funnel-web spider *Aglaoctenus lagotis* Holmberg (Araneae: Lycosidae). *Journal of Natural History*. 45 (17-18). 1119-1129
- Taylor, R. A., McGraw, K. J. 2013. Male ornamental coloration improves courtship success in a jumping spider, but only in the sun. *Behavioral Ecology*. 24 (4). 955-967
- Toyama, M. 1999. Adaptive advantages of maternal care and matrophagy in a foliage spider, *Chiracanthium japonicum* (Araneae : Clubionidae). *Journal of Ethology*. 17 (1). 33-39
- Trubl, P., Blackmore, V., Johnson, J. C. 2010. Wasteful killing in urban black widows: gluttony in response to food abundance. *Ethology*. 117 (3). 236-245
- Uhl, G. 1998. Mating behaviour in the cellar spider, *Pholcus phalangioides*, indicates sperm mixing. *Animal Behaviour*. 56 (5). 1155-1159
- 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
- Vaccaro, R., Uetz, G. W., Roberts, J. A. 2010. Courtship and mating behavior of the wolf spider *Schizocosa bilineata* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*. 38 (3). 452-459
- Vanacker, D., Maes, L., Pardo, S., Hendrickx, Maelfait, J. P. 2003. Is the hairy groove in the gibbosus male morph of *Oedothorax gibbosus* (Blackwall 1841) a nuptial feeding device? *Journal of Arachnology*. 31 (2). 309-315

- Watson, P. J. 1986. Transmission of a female pheromone thwarted by males in the spider *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Science*. 233 (4760). 219-221
- Weldingh, D. T., Toft, S., Larsen, O. N. 2011. Mating duration and sperm precedence in the spider *Linyphia triangularis*. *Journal of Ethology*. 29 (1). 143-152
- West, H. P., Toft, S. 1999. Last-male sperm priority and the mating system of the haplogyne spider *Tetragnatha extensa* (Araneae : Tetragnathidae). *Journal of Insect Behavior*. 12 (4). 433-450
- Wignall, A. E., Herberstein, M. E. 2013. Male courtship vibrations delay predatory behaviour in female spiders. *Scientific Reports*. 3557 (3).
- Yanez, M., Locht, A., Macias-Ordonez, R. 1999. Courtship and mating behavior of *Brachypelma klaasi* (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*. 27 (1). 165-170
- Yip, E. C., Rayor, L. S. 2014. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. *Biological Reviews*. 89 (2). 427-449