

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA  
V PRAZE  
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ  
KATEDRA EKOLOGIE

Potravní specializace a diverzifikace  
karyotypů u pavouků šestioček rodu  
*Dysdera* (Araneae: Dysderidae)  
z Kanárského souostroví

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.  
Diplomant: Bc. Jana Hrdličková

2012

## PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně s použitím pramenů uvedených v seznamu literatury.

V Praze dne 24.4.2012

## PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému vedoucímu práce Doc. RNDr. Pavlovi Saskovi, Ph.D. a především RNDr. Milanu Řezáčovi, Ph.D. za vedení během práce a cenné rady. Dále bych ráda poděkovala RNDr. Jiřímu Královi, Ph.D. a celému kolektivu Laboratoře cytogenetiky pavoukoců PřF UK za pomoc při karyologické analýze.

## ABSTRAKT

Tato práce se zabývá studiem karyotypů, metabolické adaptace a lovecké techniky pavouků rodu *Dysdera* z Kanárských ostrovů. Pavouci rodu *Dysdera*, jako jedni z mála pavoukovců, loví pozemní korýše. Některé práce dokonce ukazují, že by se mohlo jednat, alespoň u některých druhů, o obligátní specialisty na tuto potravu (Řežač & Pekár 2007). Zkoumané druhy pocházejí z ostrovů La Golera a Tenerife, kde se zdá, že žijí ze značné části v sympatrii. Zkoumáním uvedených aspektů jsem se pokusila nalézt mechanismy, které by mohly sympatrické soužití těchto druhů umožnit. Metabolické ani behaviorální pokusy neprokázaly specializaci na některé ze skupin pozemních korýšů. Ani karyologická analýza neukázala rozdíl v počtech chromozomů u studovaných druhů ( $2n=13$ ).

**Klíčová slova:** speciace, holokinetické chromozomy, oniskofágie

## ABSTRACT

The aim of this thesis is research of karyotypes, diet adaptation and capturing tactics of the spiders genus *Dysdera* from Canary Islands. This genus, as one of only few arachnids, prey on woodlice. In some papers, *Dysdera*, or at least some of its species, are even considered to be diet specialists on woodlice (Řežač & Pekár 2007). Surveyed specimens come from La Gomera and Tenerife islands, where they seem to occur mostly in sympatry. I tried to find interspecific mechanisms that could explain their sympatric coexistence by **researched** aspects. However diet and behavior adaptation to woodlice has not been proven and the karyotype analysis showed the same number of chromosomes ( $2n=13$ ).

**Key words:** speciation, holokinetic chromosomes, oniscophagy

# Obsah

<b>Úvod</b> .....	1
<b>Cíle práce</b> .....	1
<b>Charakteristika rodu <i>Dysdera</i></b> .....	2
Potravní specializace rodu <i>Dysdera</i> .....	2
Lovecká technika .....	3
Metabolická adptace .....	5
Karyotyp rodu <i>Dysdera</i> .....	5
<b>Rod <i>Dysdera</i> na Kanárských ostrovech</b> .....	8
<b>Metodika</b> .....	12
Sběr materiálu.....	12
Etologické pokusy .....	14
Metabolický pokus .....	14
Karyologická analýza .....	15
<b>Výsledky</b> .....	17
Etologické pokusy .....	17
Metabolický pokus .....	22
Karyologická analýza .....	26
<b>Diskuze</b> .....	28
<b>Závěr</b> .....	30
<b>Lieteratura</b> .....	31

# Úvod

Oceánské ostrovy jsou hojně využívány jako modely ke studiu speciace, ne jinak je tomu u Kanárského souostroví. Tyto ostrovy byly zřejmě kolonizovány ze dvou pevninských oblastí, byla to především severní Afrika a také Pyrenejský poloostrov (Juan et al. 2003). Pavouci rodu *Dysdera* osidlují celé souostroví s výjimkou nehostinných míst nedávno přelitých lávou a písečných dun. Část tohoto rodu pavouků se zde například přizpůsobila životu pod zemí (Macíaz-Henández et al. 2008). Významným rysem Kanárských šestioček je soužití v sympatrii. Studie troglobiotních druhů těchto ostrovů ukázala, že druhy žijící v sympatrii se od sebe liší velikostí těla a modifikací chelicer, to naznačuje specializaci na různé druhy kořisti (Arnedo et al. 2007). Pavouci rodu *Dysdera* jsou již dlouhou dobu podezřelí ze specializace na lov stínek. Dosud dostupné práce na toto téma však zatím zcela nepotvrdily teorii, že šestiočky patří mezi úzce stenofágní lovce suchozemských stejnonožců (Pollard et al. 1995, Řezáč & Pekár 2007).

Významnou úlohu při diferenciaci druhů mohla také sehrát chromozomová speciace. Karyotyp rodu *Dysdera* je totiž složený z takzvaných holokinetických chromozomů (Rieger et al. 1991). Z vlastností těchto chromozomů vyplývá větší tolerance k fúzím, rozpadu i dalším chromozomovým aberacím.

## Cíle práce

Ve své diplomové práci jsem se zaměřila na zkoumání potravní specializace a karyotypu šestioček na Kanárských ostrovech. A to zaprvé pomocí etologických pokusů zaměřených na strategii lovu a její úspěšnost při predaci různých ekomorfologických skupin pozemních korýšů. Zadruhé, prostřednictvím metabolických pokusů ověřit adaptaci šestioček na tuto potravu. Dále jsem zkoumala karyologickou variabilitu u vybraných druhů těchto ostrovů. Cílem mé práce tedy je:

- zjistit vliv složení potravy (prostřednictvím tří odlišných diet) na přírůstek hmotnosti a mortalitu juvenilů vybraných druhů. A potvrdit nebo vyvrátit tak předpoklad metabolické adaptace na pozemní korýše.
- zjistit preferovanou techniku lovu zkoumaných druhů
- zjistit, zda technika lovu je ovlivněna druhem nebo velikostí kořisti
- určit počet chromozomů a ověřit determinaci pohlaví u vybraných druhů

## Charakteristika rodu *Dysdera*

Rod *Dysdera* (Araneae: Dysderidae) se skládá z téměř 250 popsaných druhů rozšířených zejména v oblasti kolem Středozevního moře (Platnick 2011). Pavouci rodu *Dysdera* jsou terestrické druhy, obvykle se vyskytují na mírně vlhkých, ale teplých stanovištích. Jsou to noční predátoři, přes den ukryti v zámotcích pod kameny, kůrou nebo v hrabance (Arnedo et al 1999, Roberts 1995). Některé druhy žijí v jeskyních, kde vznikají i troglomorfní formy (Rybera 1993, Arnedo et al. 2007). Právě tendence připevňovat svoje zámotky k větším objektům ležícím na zemi zřejmě způsobila, že se tyto pavouci snadno šíří pomocí člověka. Takovéto šíření je časté především u synantropně žijících druhů jako je například *D. crocata*. Původní oblastí tohoto druhu je zřejmě jižní Mediteran, dnes je kosmopolitně rozšířen (Řezáč et al 2008).

U *D. hungarica* byla prokázána neobvyklá ekologická plasticita umožněná schopností partenogeneze u tohoto druhu. Tento způsob rozmnožování je dvakrát rychlejší, než bisexuální reprodukce (Suomalainen et al. 1987). Tyto klony přežijí i v suboptimálních stanovištích, kde není možné dosáhnout dostatečné abundance potřebné pro pohlavní rozmnožování (Řezáč et al 2008).

Pavouci rodu *Dysdera* jsou noční lovci používající k ulovení kořisti nápadně dlouhé chelicery. Tvar chelicer spolu s velikostí těla hraje pravděpodobně klíčovou roli při rozdělování zdrojů potravy u sympatricky žijících druhů. Rod *Dysdera* je často popisován jako specialista na lov pozemních korýšů (Cooke 1965), studie potravní preference na druhu *D. crocata* ale tuto hypotézu nepotvrdila (Pollard et al. 1995).

## Potravní specializace rodu *Dysdera*

Obvykle za specialisty považujeme druhy, které se živí pouze malým počtem taxonů ze široké škály dostupné potravy, nebo pokud využívají zdroj kořisti, jejíž vlastnosti vyžadují charakteristické fyziologické či morfologické přispůsobení (Ferry-Grahman et al. 2002). Z výše uvedeného vyplývá, že pojem specializace je úzce spojen s pojmem adaptace a biologové někdy interpretují vysoký stupeň adaptace jako důkaz pro specializaci. V některých případech ale autoři ukázali, že specializace s adaptací nemusí vždy souviset (Aigner 2001). Potravní specializace může vzniknout zvýšením dostupnosti úzkého spektra kořisti, které by mělo vést k zvýšení

potravní specializace jednotlivce. To je způsobeno tím, že čas potřebný k nalezení a ulovení kořisti klesá, když je kořist hojná. V závislosti na zvýšení výskytu kořisti by mělo dojít i k nárůstu celkového počtu specialistů (Schoener 1971).

Zdroje generalistů jsou méně omezeny než zdroje specialistů, přesto existuje velké množství druhů živících se pouze zlomkem dostupné potravy (Futuyma & Moreno 1988). Proč tedy specialisté vůbec existují? Nespornou výhodou specialistů je menší konkurenční tlak při získávání potravy (Partridge & Green 1985). Diskutovanou otázkou je, jestli specializace není evoluční pastí. Rozdílná potravní specializace často umožňuje koexistenci více druhů ve společném biotopu. Futuyma a Moreno (1988) vyslovili hypotézu, že specializace sama o sobě vytváří (nebo alespoň podporuje) speciaci.

## Lovecká technika

U většiny pavouků pracují chelicery synchronně proti sobě, slouží nejen k manipulaci s kořistí či k obraně, ale mohou hrát roli také při námľuvách nebo stavbě nory. Morfologie chelicer je u většiny pavouků podobná, což zřejmě vychází ze skutečnosti, že většina pavouků jsou polyfágními predátory (Wilder 2011). Jejich ústní ústrojí pak musí být nespecifické, aby byli schopni lovit široké spektrum kořisti. U pavouků čeledi *Araneidae* se ale prokázala jistá morfologická diverzifikace chelicer (a kráčivých končetin), která je zřejmě reakcí na preferenci odlišného druhu kořisti (Olive 1980).

Šestiočky jsou charakteristické morfologickou variabilitou svých chelicer. U pavouků se chelicery skládají z robustního bazálního segmentu, na který navazuje pohyblivé klepítko, které má tvar dutého trnu. Poblíž špičky klepítka je otvor, kudy ústí jedová žláa. S tvarem a velikostí chelicer je zřejmě spojena i lovecká technika, kterou se pavouci specializovali na lov stínek (Řezáč & Pekár 2007, Řezáč et al. 2008).

Na základě pozorování predačního chování stanovili Řezáč et al. (2007) u pavouků rodu *Dysdera* tři techniky lovu stínek závislých na morfologii chelicer.

**„Pincers tactic“:** tuto techniku používají druhy s protáhlými chelicerami (jako je například *Dysdera erythrina*). Pavouk se ke kořisti přiblíží velmi blízko a pomalu, natočí hlavohruď, což mu umožní proniknout jednou chelicerou do měkké ventrální strany stínky, a vstříknout jed, zatímco druhá chelicera přidržuje kořist na dorzální straně (obr.č.1). K probodnutí používají pavouci pravou cheliceru stejně jako levou. Po přiblížení pavouka ke kořisti je útok zpravidla rychlý, takže stínka nemá možnost obrany svinutím do kuličky. Pokud se kořisti podaří svinout, pavouk nehnutě čeká s chelicerami připravenými k útoku nebo kořist otáčí mezi předními kráčivými



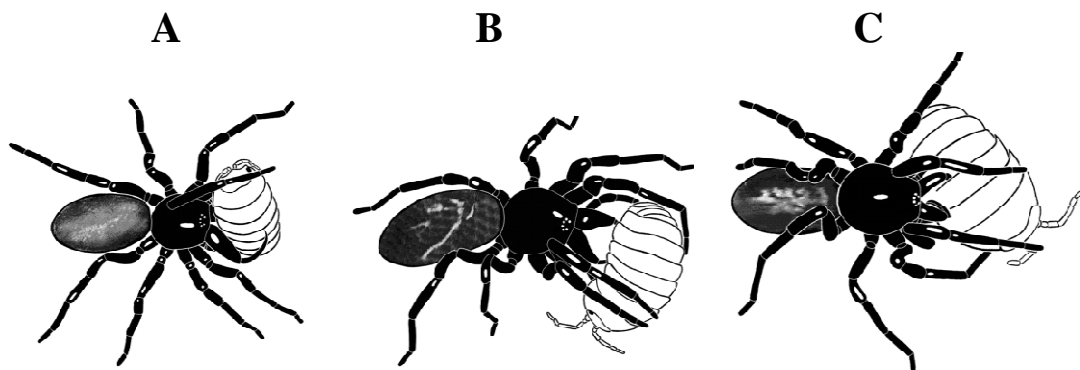
končetinami a pedipalpy a aktivně hledá mezeru mezi sklerity. Toto uchopení připomíná uchopení kleštěmi (Řezáč et al. 2007).

**„Fork tactic“:** Tuto techniku používají šestiočky s konkávními chelicerami (například *D. spinicrus*). Pavouk se pomalu přiblíží ke kořisti a rychlým pohybem vsune obě chelicery pod stínku, kde perforuje měkkou břišní stranu a vstříkne jed (obr.č.1). Konkávní tvar bazálního článku chelicer mu umožňuje efektivnější „podebrání“ kořisti. Tato technika se podobá nabrání na vidličku (Řezáč et al. 2007).

**„Key tactic“:** Tato technika je používána u druhů se zploštělým chelicerovým drápkem (například u *D. dubrovninii*). Po přiblížení ke stínce pavouk jednou chelicerou hledá mezeru mezi destičkami karapaxu, poté vsune drápek mezi sklerit a vstříkne jed (obr.č.1). To je umožněno díky zploštění a dorzoventrální elasticitě drápku. Tato technika je účinná i po svinutí suchozemského stejnonožce stejně tak jako při jeho přitisknutí k podkladu. Popsanou techniku lze přirovnat k otevírání sejfy pakličem, proto klíčová strategie (Řezáč et al. 2007).

U druhů s nemodifikovanými chelicerami byla pozorována technika lovu připomínající běžný lov pavouka, kdy byla kořist polapena shora synchronně oběma chelicerami. Tyto druhy jsou zřejmě pouze fakultativní specialisté, případně predátoři-generalisté v závislosti na stupni modifikace ústního ústrojí (Řezáč et al. 2007). Z výše uvedeného vyplývá, že znalost modifikace chelicer můžeme využít k předpovězení potravní preference a lovecké taktiky u nově nalezených druhů (Řezáč & Pekár 2007).

**Obr.1** Používané lovecké strategie rodem *Dysdera* (Řezáč et al. 2007). A-pincers; B-fork; C-key.  
©Řezáč



## Metabolická adaptace

Zdroj potravy je základ přežití pro všechny živočichy. Typ konzumované potravy má zásadní vliv na růst, reprodukci a přežití jedince (Raubenheimer and Simpson 1997, Raubenheimer et al 2009). Přestože pavouci jsou obecně především polyfágní, náhodný výběr potravy pro ně není ideální, protože kořist se značně liší v kvalitě, složení živin nebo toxicitě. Aktivní výběr kořisti sleduje tři hlavní cíle: maximalizovat příjem energie, vyvážit nutriční složení a minimalizovat spotřebu toxinů (Toft 1999). Proto je pro potravní specialisty zásadní podmínkou metabolická adaptace na preferovaný druh potravy, takové přizpůsobení je nutné, protože specialista musí z omezeného spektra kořisti získat všechny potřebné živiny k přežití. Uniformní strava tedy vyžaduje metabolickou adaptaci (Toft & Wise 1999). Z tohoto důvodu jsou také metabolické pokusy silnějším důkazem o potravní specializaci než pokusy etologické (zaměřené například na preference lovu), které mohou být zatíženy větší chybou způsobenou laboratorními podmínkami (Li & Jackson 1997).

Již dříve byly šestiočky v přírodě pozorovány při konzumaci stínek (Bristowe 1958, Hopkin & Martin, 1985), stejně jako byly nalezeny zbytky suchozemských koryšů v jejich úkrytech (Cooke 1965). Tyto nálezy naznačily, že se šestiočky stínkami živí. Na druhou stranu při laboratorních pokusech byly schopny ulovit jakoukoli dostatečně malou a pomalu se pohybující kořist (Cooke 1965, Pollard et al. 1995). Specializace rodu *Dysdera* na tuto kořist tedy zůstává otázkou. Ve své práci se Řezáč & Pekár (2007) zaměřili na zkoumání míry specializace u druhu *Dysdera hungarica* pomocí metabolického pokusu. Sledovali vliv tří různých diet na vývoj juvenilů během prvního instaru. První dieta byla složena ze suchozemských koryšů (*Oniscus asellus* a *Armadillidium vulgare*), druhá dieta z mouchy *Drosophila melanogaster* a třetí dieta byla kombinovaná z obou předchozích. Jedinci signifikantně lépe prospívali na dietě obsahující stínky než na dietě z much a to jak s ohledem na přírůstek váhy tak i dobu trvání instaru. Výsledek tak podpořil hypotézu, že *D. hungarica* je nutričním specialistou na pozemní koryše.

## Karyotyp rodu *Dysdera*

Schopnost sympatrického soužití několika blízce příbuzných druhů nepodporuje pouze teorie potravní specializace, ale také karyotyp složený z tzv. holokinetických

(nebo též holocentrických) chromozomů, které snadněji vytvářejí nové “životaschopné” karyotypy a mohou tak způsobit vznik reprodukčních bariér (Král 1994).

Mezi pavouky převažuje ojedinělá determinace pohlaví  $X_1X_2/X_1X_1X_2X_2$  (zjednodušeněji zapisován jako  $X_1X_20$ ). V některých rodech byl tento systém nahrazen systémem  $X_1X_2X_30$  nebo výjimečně  $X_1X_2X_3X_40$ , tato změna byla zřejmě způsobena nondisjunkcí\* (Brum-Zorrilla & Postiglioni 1981). Pro rod *Dysdera* je charakteristický systém  $X0$ , způsobený centrickou fúzí (Hackman 1948) nebo tandemovou fúzí (Bole-Gowda 1950) mezi chromozomy  $X_1$  a  $X_2$ .

Karyotyp pavouků se skládá většinou z akrocentrických chromozomů (Tugmon et al. 1990), méně často také z metacentrických či submetacentrických (Cokendolpher 1989). Poměrně vzácným pak je karyotyp složený z holokinetických chromozomů, který se vyskytuje u rodu *Dysdera* (Rieger et al. 1991). Přesto, že holokinetické chromozomy mají celé řady hmyzu (např. *Odonata*, *Heteroptera*, *Homoptera*) (Spence & Blackman 1998, Tombebesi et al. 1999) v rámci skupiny pavoukoců mají tyto chromozomy jen štíří čeledi *Buthidae* (Shanahan 1989), akariformní roztoči (Oliver 1977) a pavouci čeledí *Segestriidae* a *Dysderidae* (Rieger et al. 1991). Výskyt holokinetických chromozomů u několika skupin bezobratlých a také některých skupin rostlin, naznačuje, že vznikly víckrát, a to u různých nepříbuzných organismů (White 1973, Vanzela et al. 1998).

Tento typ chromosomů postrádá primární i sekundární konstrikci a vykazuje kinetickou aktivitu po celé ose chromosomu nebo její větší části. Dalšími vlastnostmi těchto chromosomů je větší odolnost vůči ionizačnímu záření a schopnost zachování vzniklých fragmentů díky kinetické aktivitě ve všech částech chromosomu (fragmenty jsou také většinou schopny samostatného pohybu při mitóze). Právě zachování fragmentů vzniklých při chromozomálních zlomech způsobuje chromozomální polymorfismy, které byly například pozorovány u druhu *Dysdera crocata* (Rodrigues-Gil et al. 2002, Diaz et al. 2010) nebo u populací mšice *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) v Japonsku (Blackman & Takada 1977).

Holokinetické chromozomy se také vyznačují odlišnými pohyby během meiózy. U řady druhů s těmito chromozomy se vyskytuje tzv. invertovaná meióza, ta byla popsána také u druhu *D. crocata* (Diaz et al. 2010). Při invertované meióze se sesterské chromatidy jednoho chromozomu rozcházejí k opačným pólům již při anafázi I, redukční je pro ně tak teprve 2. meiotické dělení, zatím co 1. meiotické dělení je ekvačí.

---

\* Nondisjunkce je proces chybného rozestupu chromozomů při mitóze nebo meióze. Procesem nondisjunkce typicky vznikají numerické chromozomové abnormality.

Je možné, že invertovaná meióza se u některých druhů vyskytuje jen v některých pohlavních buňkách, jako alternativa k meióze normální (Sybenga 1981), ovšem ve všech známých případech se invertovaná meióza vyskytuje u organismů s holokinetickými chromozomy (Král 1994). Někdy bývá invertovaná meióza nesprávně odvozena od rovnoběžné polohy bivalentů s ekvatoriální rovinou buňky (Murakami & Imai 1974). Rovnoběžná poloha však nevylučuje normální průběh meiózy (Král 1994). Rodriguez-Gil et al. (2002) popisují meiózu u druhu *D. crocata* jako achiasmatickou. Oproti tomu Diaz et al. (2010) jsou převědčeni, že meióza u tohoto druhu není achiasmatická, ale že chiazmata ještě před metafází terminalizují nebo „sklouznou“ mezi chromatidy. Podobné chování bylo popsáno u kokcií (Hughes-Schrader 1948).

Většina doposud studovaných druhů z čeledi *Dysderidae* má extrémně nízké počty chromozomů (mezi  $2n=9$  a  $2n=17$ ). Tyto nízké počty mohou souviset s tendencí holokinetických chromozomů ke splývání (Král 1994). Postupné snižování počtu chromozomů během evoluce karyotypu můžeme pozorovat například u křístů, kteří mají také holokinetické chromozomy (Halkka 1964). Výjimku v nízkých počtech chromozomů rodiny *Dysderidae* tvoří druhy *Dysdera longiristris* ( $2n=40$ ) a *Dysdera taurica* ( $2n=23$ ) (Řezáč et al. 2008).

Zatím nevyřešený zůstává původ holokinetických chromozomů a s tím spojená otázka, který z typů chromozomu, jestli holokinetický nebo (mono)centrický, je fylogeneticky původní. Jedna z hypotéz říká, že fylogeneticky starší jsou holokinetické chromozomy a vývojově směřují k monocentritě. K tomu by mělo docházet omezením kinetické aktivity chromozomu během evoluce jen do určitých míst a k následnému vzniku monocentrických chromozomů (Sybenga 1981). Další možností je vznik holokinetických chromozomů z chromozomů akrocentrických, kdy by se mohly stát potenciálně aktivní oba konce chromozomu (Král 1994). Tuto teorii by podporoval i fakt, že u pavouků, v jejichž karyotypech převažují právě akrocentrické chromozomy, se vyskytují dvě čeledi s chromozomy holokinetickými (*Dysderidae* a *Segestriidae*). Holokinetické chromozomy mohou být konečným výsledkem tendence k redukci počtu chromozomů. Tato redukce vedla například ve skupině *Haplogynae* k značnému nárůstu délky chromozomů. Dlouhé monocentrické chromozomy jsou značně znevýhodněny během anafáze, kdy je ztížen mechanický proces oddělení chromatid a jejich následný pohyb k pólům. Holokinetické chromozomy představují alternativní řešení tohoto problému, protože migrují kolmo k ose vřeténka nebo alespoň nejsou „taženy“ jen za jeden bod (Diaz et al. 2010).

---

\*Terminalizace je posun chiazmat na konec chromatid kde zanikají.

Z vlastností holokinetických chromozomů vyplývá větší tolerance k fúzím, rozpadu i dalším chromozomovým aberacím. To způsobuje, že karyotypy tvořené těmito chromozomy jsou v evoluci méně stabilní než karyotypy tvořené normálními monocentrickými chromozomy a tak snadněji zapřičiňují vznik mezidruhových bariér. Tato vlastnost může hrát zásadní roly při speciaci. Bohužel použití proužkovacích metod u tohoto typu chromozomů je obtížné, což značně ztěžuje sledování souvislostí mezi speciací a chromozomálními přestavbami u jednotlivých skupin (Král 1994).

## **Rod *Dysdera* na Kanárských ostrovech**

Oceánské ostrovy jsou hojně využívány jako modely ke studiu speciace, ne jinak je tomu u Kanárského souostroví. Tyto ostrovy jsou součástí kontinuálního sopečného hřebene, vzniklého v miocénu, táhnoucího se paralelně se severovýchodním pobřežím Afriky. V nejužším místě leží pouhých 100 km od kontinentu (Coello *et al.* 1992). Ostrovy jsou různého stáří a jejich věk klesá od výchdu na západ. Nejstarší ostrovy jsou staré okolo 22 milionů let (Angiuta & Hrnán 1975), nejmladší pak kolem 1 milionu let (Acosta *et al.* 2005). Kanárské souostroví vykazuje nejen věkový gradient, ale i s ním související gradient výškový a vlhkostní, od suchých východních ostrovů po mladší, vlhčí a vyšší západní ostrovy.

Studie zabývající se ostrovní radiací ukázaly na deterministický charakter společenstev na ostrovech s podobným ekologickým režimem (Losos & Schluter 2000). Bylo také prokázáno, že společenstva mají maximální počet druhů ve svém středním věku (Gillespie 2004, Emerson & Oromí 2005). Gillespie (2004) navrhla na základě studia pavouků rodu *Tetragnatha* na Havajských ostrovech vývojová stádia ostrovních společenstev. Mladší ostrovy zobrazují počáteční fázi kolonizace, kdy dochází ke kumulaci druhů zřejmě v důsledku volných ekologických nik. Ostrovy středního věku vykazují vyšší diverzitu vzhledem k mladším ostrovům díky lokální diverzifikaci. Podobné trendy se ukázaly i u různých skupin členovců na západních Kanárských ostrovech (Emerson & Oromí 2005).

Nadmořská výška spolu s větry hraje na Kanárských ostrovech zásadní roli při utváření ekologických zón. Vlhké a chladné severovýchodní pasáty s rozsahem mezi 400-1200 m.n.m a suché pasáty od severozápadu (nad 2000 m.n.m) způsobují teplotní inverzi. V důsledku toho můžeme sledovat vlhké severní svahy oproti suchým jižním. Arnedo a Ribera (1999) popisují na kanárských ostrovech 5 ekologických zón. První od pobřeží do 250 m.n.m. je charakteristická suchými

tropickými keři, druhá (250- 600 m.n.m) je semi-aridní až humidní s tropickými dřevinami, třetí (600-1000m.n.m) spadá do pásu s trvalou oblačností a typickými subtropickými lesy, ve čtvrté (1000-2000 m.n.m) se nachází endemický borový les, v páté zóně (>2000 m.n.m) se nachází suché subalpínské křoviny. Přičemž jižní svahy postrádají subtropické vlhké lesy a přechod mezi semiaridní oblastí a borovým lesem je ve vyšší nadmořské výšce. Dosud nebyl pozorován blízký vztah mezi některým z druhů šestiček a rostlinnými společenstvy, druhy jsou většinou rozšířeny přes několik ekologických zón.

Arnedo et al. (2001) zkoumali fylogenetickou strukturu Kanárských pavouků rodu *Dysdera* (Araneae: Dysderidae) pomocí morfologie a dvou mitochondriálních genů a dospěli k závěru, že většina druhů vznikla lokální diverzifikací. Bohužel vzhledem k nedostatečnému molekulárnímu vzorkování nebylo možné jednoznačně určit počet kolonizací Kanárských ostrovů těmito pavouky. Na tuto studii navázali Macías-Hernández et al. (2008) jejich práci pomocí fylogenetické analýzy sedmi mitochondriálních a jaderných genů ukázali, že východní kanárské ostrovy byly kolonizované dvakrát, nejdříve z Pyrenejského poloostrova a částečně i severní Afriky, podruhé pouze ze severní Afriky. Molekulární analýzy ukázaly na několik případů geograficky provázaných linií, podpořené morfometrickými údaji. Dále analýzy naznačily zpomalení diverzifikace tohoto rodu. Výsledky této studie jednoznačně podpořili hypotézu, že současné druhy rodu *Dysdera* obývající Kanárské ostrovy patří ke třem diferencovaným liniím: západně-centrální linie, východní linie a zvláště druh *D. lancerotensis*. Tato studie také ukázala, že diverzifikace většiny dnešních druhů v oblasti Mediteriánu, předcházela kolonizaci Kanárských ostrovů.

Makaronésie (kam patří i Kanárské ostrovy) je nejzápadnějším cípem rozšíření většiny druhů tohoto rodu. Rod *Dysdera* kolonizoval celé Makronésijské souostroví, ale pouze na Kanárských ostrovech prošel tak velkou diverzifikací. Na Kanárských ostrovech je známo přibližně 50 druhů tohoto rodu (Macías-Hernández et al. 2008), z čehož většina je druhů endemických (jen na Tenerife žije 22 endemických druhů (Arnedo & Ribera 1999)). Vysoké číslo endemických druhů na Kanárských ostrovech je ještě pozoruhodnější, pokud ho srovnáme s počty na okolních souostrovích: Madeiry – 5 druhů (Wunderlich 1994), Kapverdské ostrovy- 1 druh (Berland 1936). Za hlavní ekologický faktor určující rozšíření šestiček na Kanárských ostrovech lze pokládat vlhkost. Většina druhů je zdokumentována ze severních svazích v nadmořské výšce od 400 do 1200 m.n.m., což je nejvlhčí oblast. Druhy, které byly nalezené na jižních svazích, se nacházely v blízkosti vodních toků. Některé druhy se nacházejí i v sušších oblastech (*D. macra*, *D. propinqua*) těžiště jejich výskytu je však v humidních biotopech. Jediný druh, který byl zdokumentován

téměř výlučně na suchých stanovištích je *D. quayota* (Arnedo & Ribera 1999). Distribuce většiny druhů na východních ostrovech je omezena do vyšších nadmořských výšek, kde se nacházejí vlhčí biotopy na jinak typicky aridních ostrovech. Tyto druhy jsou často interpretovány jako relikty obyvatelů vlhčích lesů těchto ostrovů z dob před aridifikací (Juan et al. 2000). Nižší počty endemických druhů vedly k názoru, že zásadní roli při utváření diverzifikace společenstev rodu *Dysdera* ve východní části Kanárských ostrovů sehrály extinkce (Arnedo et al. 2000). Nižší počet endemitů by mohla také vysvětlit nedávná kolonizace těchto ostrovů ze severozápadní Afriky (liniemi již adaptovanými na aridní prostředí) (Macías-Hernández et al. 2008).

Významným rysem Kanárských šestioček je soužití v sympatrii. Na jedné lokalitě je možné pozorovat několik druhů a není výjimkou najít dva rozdílné druhy pod jedním kamenem. Tato skutečnost je zřejmě důsledkem silné ekologické segregace (Arnedo et al. 1999). Studie troglobiotních druhů na Kanárských ostrovech ukázala, že druhy žijící v sympatrii se od sebe liší velikostí těla a modifikací chelicer, což naznačuje specializaci na různé druhy kořisti (Arnedo et al. 2007). Zvláště zajímavý je případ sesterských druhů *D. hernandesi* a *D. esquiveli*, žijících na Tenerife. Tyto druhy jsou si velmi podobné jak geneticky tak morfologicky, výjimkou je tvar jejich chelicer. Tyto údaje naznačují, že se možná vyvinuly v sympatrii díky rozdílné strategii lovu. Jsou hlášeny případy podzemních taxonů z vulkanických jeskyň s pozemními sesterskými druhy (prokázáno molekulární fylogenezí) žijícími v blízkosti těchto jeskyň, tento jev zřejmě vysvětluje parapatrická speciace, kdy se od sebe druhy oddělily na základě různých ekologických nároků (Arnedo et al. 2007). Jinak je tomu u druhu *D. lancerotensis*, kde je sympatrické rozšíření zřejmě výsledkem pozdější kolonizace Kanárských ostrovů tímto druhem (Arnedo et al. 2000).

Přítomnost jednoho druhu šestioček na více ostrovech může vysvětlit i skutečnost, že Kanárské ostrovy jsou součástí jedné vulkanické vyvýšeniny (hřbetu) probíhající paralelně s pobřežím Afriky. Hloubky mezi ostrovy jsou malé (například méně než 40m mezi Fuerteventura a Lanzarote) a je pravděpodobné, že během glaciálu byly několikrát propojené (Arnedo et al. 2000).

Ve své práci se budu zabývat druhy rodu *Dysdera* z ostrovů La Gomera a Tenerife. Oba tyto ostrovy leží v západní části Kanárského souostroví a patří tak k ostrovům s vlhčím klimatem s typickými vavřínovými tropickými lesy. La Gomera je druhým nejmenším Kanárským ostrovem, vznikl sopečným výbuchem (před 9,4 – 8 milióny lety) a poslední erupce jsou datovány do období čtvrtohor. Tento ostrov kruhovitěho tvaru je vystaven vysokému stupni eroze (Pariset al. 2005). Ostrov Tenerife leží na východ od La Gomery, je jak nejrozlehlejší (2058 km<sup>2</sup>), tak nejvyšším ostrovem (Pico de Teide 3717 m). Klima je do značné míry ovlivněno větry, jejichž vlhkost

kondenzuje především na severu a severovýchodě ostrova a vytváří tak zónu oblačnosti, která se pohybuje mezi 600 a 1800m.n.m. (Arnedo & Ribera 1999). Dalším podstatným faktorem je členitá topografie krajiny, která vytváří místa s rozličnými mikroklimaty. Tenerife je nejbohatším ostrovem na endemické druhy rodu *Dysdera*, žije zde jak nejmenší (*D. minutissima*) tak největší (*D. labradaensis*) zástupce tohoto rodu (Arnedo & Ribera 1999).



# Metodika

## Sběr materiálu

Sběr materiálu byl prováděn na Kanárských ostrovech La Gomera a Tenerife v říjnu 2010. Jednotliví jedinci byli nacházeni především v pavučinových zámotcích pod kameny a kůrou. Byli sbíráni jednotlivě entomologickou pinzetou do epruvet o průměru 9 mm a délce 30 mm, pokud byli nalezeni juveniové se samicí v mateřském zámotku, byli i se zámotkem přemístěni do epruvety o průměru 18 mm a délce 100 mm. Všechny druhy byly nacházeny na poměrně vlhkých, nikoli však mokrých či podmáčených stanovištích (tab. č. 1). Na lokalitách, kde byl sběr prováděn, byly zaznamenány i nejhojnější druhy pozemních korýšů, tedy potenciální kořisti šestioček. Na pavučinových zámotcích šestioček byly nalezeny zbytky exoskeletů některých stejnonožců (*Eluma purpurascens*, *Armadillidium vulgare*), což naznačuje jejich konzumaci těmito pavouky. Po sběru byli jedinci přemístěni do epruvet o průměru 9 mm a délce 55 mm s kusem suchého bukového listu, jako oporou pro pavučinový zámotek. Tyto epruvety s perforovaným víčkem byly do ¼ naplněny zvlhčenou buničitou vatou. Epruvety byly umístěny do plastových boxů (11 cm x 16 cm x 8 cm) s buničitou vatou na dně, která byla pravidelně vlhčená.

**Tab.1** Studované druhy, lokalita (ostrov) a biotop, ve kterém byly sbírány

<b>Druh</b>	<b>Biotop</b>
<b>Tenerife</b>	
<i>D. quayota</i>	Borové lesy na jižních svazích, pod kameny
<i>D. brevispina</i>	Vavřínové, borové a vřesové lesy, pod ležícími kmeny stromů
<i>D. cribelata</i>	Vavřínové a vřesové lesy, pod kmeny, ve spárách rozpraskané horniny
<i>D. levipes</i>	Vavřínové a vřesové lesy, ve spárách rozpraskané horniny
<i>D. insulana</i>	Vavřínové a vřesové lesy, pod kmeny, ve spárách rozpraskané horniny
<i>D. verneaui</i>	Vavřínové, vřesové, borové i druhotné lesy, různá mikrostanoviště
<i>D. macra</i>	Borové lesy, křoviny na útesech moře, pod kameny
<i>D. brevisetae</i>	Vavřínové a vřesové lesy, ve spárách rozpraskané horniny, v rozpadajících se kmenech a pařezích
<b>La Gomera</b>	
<i>D. ratonensis</i>	V puklinách rozpraskané horniny na strmém východně orientovaném svahu porostlém vřesovcovým lesem
<i>D. silvatica</i>	V puklinách rozpraskané horniny na strmém východně orientovaném svahu porostlém vřesovcovým lesem

<i>D. gomerensis</i>	V puklinách rozpraskané horniny na strmém východně orientovaném svahu porostlém vřesovcovým lesem
<i>D. calderensis</i>	V puklinách rozpraskané horniny na strmém východně orientovaném svahu porostlém vřesovcovým lesem
<i>D. levipes</i>	V puklinách rozpraskané horniny na strmém východně orientovaném svahu porostlém vřesovcovým lesem

Počty nalezených jedinců se u druhů lišily, u některých druhů činily pouze 1 až 2 jedince, proto nebylo možné provést veškeré pokusy na všech dovezených druzích. U druhů *D. quayota*, *D. silvatica* a *D. levipes* se podařilo sebrat dostatečný počet juvenilů k pokusu na prokázání metabolické adaptace na pozemní koryše. U těchto tří druhů byl také určen karyotyp. U ostatních druhů byly provedeny pouze etologické pokusy a to test na oniskofágií, pozorování lovecké techniky, případně vliv druhu a velikosti kořisti na loveckou strategii a čas potřebná k ulovení kořisti (tab. č. 2).

**Tab. 2** Počet pozorování/jedincu v jednotlivých pokusech

	<b>oniskofágie</b> (n počet pozorování)	<b>strategie lovu</b> (n počet pozorování)	<b>metabolický pokus</b> (n počet jedinců)
<i>D. quayota</i>	10	28	31
<i>D. silvatica</i>	6	11	18
<i>D. levipes</i>	6	9	17
<i>D. calderensis</i>	10	29	X
<i>D. gomerensis</i>	10	32	X
<i>D. verneui</i>	10	31	X
<i>D. insulana</i>	6	10	X
<i>D. ratonensis</i>	6	10	X
<i>D. cribelata</i>	5	8	X
<i>D. macra</i>	3	3	X
<i>D. brevispina</i>	2	2	X
<i>D. brevisetae</i>	2	2	X

Stejnonožci *Armadillidium vulgare* a *Porcelio scaber* používané na etologický i metabolický pokus byli sbíráni ve volné přírodě entomologickou pinzetou případně chytáni do zemních pastí s návnadou v podobě hlízy *Solanum tuberosum*. Stínky byly chovány na temném místě při pokojové teplotě (22°C) v plastových boxech (11cmx16cmx8cm) s vlhčenou půdou a hrabankou. Jako potrava jim byly podávány listy *Acer platanooides* a granule pro psy. Mouchy *Drosophila melanogaster* byly chovány v plastové nádobě s lýkem a perforovaným víčkem na výživném médiu (87 g hladké kukuricné mouky, 50 g trtinového cukru, 25 g droždí, 12 g agaru, 1000 ml vody).

## Etologické pokusy

Všechny dovezené druhy byly v laboratorních podmínkách testovány na oniskofágii. Před pokusem byl každý jedinec ponechán 14 až 21 dní bez potravy, aby nasycenost neovlivňovala jeho chování během pokusu. Jedinci byli pro pokus přemístěni z epruvet do Petriho misky o průměru 4 cm, kde byli ponecháni 10 minut pro aklimatizaci a snížila se tak možnost ovlivnění chování jedinců během pokusu vlivem laboratorních podmínek (zejména stresem). Poté jim byla nabídnuta stínka *Porcelio scaber* velikostí odpovídající hlavohruďi pavouka. Pokud jedinec stínku neuložil do 30 minut, byla stínka vyjmuta a pavoukovi byla nabídnuta alternativní kořist v podobě cvrčka *Acheta domestica* (Ensifera: Grillidae), aby se vyloučilo, že odmítá stejnonožce kvůli celkové nechuti. U každého pavouka byly zaznamenány alespoň dva úspěšné útoky.

Pro pokusy zaznamenávající strategii lovu, byly pavouci stejným postupem jako u testech oniskofágie přemístěni do Petriho misek. Poté byla jedinci nabídnuta jedna ze čtyř typů kořistí 1. *Armadillidium vulgare* velké, 2. *Armadillidium vulgare* malé, 3. *Porcelio scaber* velké, 4. *Porcelio scaber* malé. Přičemž malá kořist byla přibližně stejně velká jako hlavohruď jedince, velká kořist dosahovala velikosti pavouka bez končetin. Během pokusu byl zaznamenáván čas, který jedinec potřeboval k ulovení kořisti, a to od vhození kořisti do Petriho misky po první úspěšný útok. Vliv druhu kořisti na čas ulovení byl vyhodnocován pouze u druhů, kde se podařilo zaznamenat alespoň 28 pozorování. Kořist byla ponechána v misce s jedincem 30 minut.

Pro vyhodnocení testu na oniskofágii byl použit exaktní binomický test. Preferovaná lovecká technika druhů byla testována pomocí chí-kvadrát testu. Data o frekvencích použité strategie u jednotlivých ekomorfologických skupin stejnonožců byla analyzována pomocí generalised linear models (Pekár a Brabec 2009). Otázkou bylo, jak byla použitá strategie lovu ovlivněna druhem a velikostí kořisti. Hypotézu, že charakter kořisti (druh a velikost) nemá vliv na čas potřebný k ulovení kořisti, byla ověřována dvoufaktorovou analýzou ANOVA.

## Metabolický pokus

Pokus zkoumající metabolickou adaptaci šestioček na suchozemské koryše byl prováděn u tří druhů: *D. quayota*, *D. silvatica* a *D. levipes*. U druhů *D. silvatica* a *D. levipes* byl pokus prováděn u stejně starých jedinců nalezených v pavučinovém zámotku spolu s matkou, u druhu *D. quayota* byli juvenilové různého stáří a hmotnosti. Mladí jedinci byli přemístěni do vlastních epruvet s vlhčenou buničitou vatou a kouskem bukového listu jako oporou pro vytvoření zámotku. Pavouci byli

chování v termostatu při teplotě  $22 \pm 1^\circ\text{C}$  a fotoperiodou 16 hodin světla a 8 hodin tmy (LD 16:8 h). Juvenilové každého druhu byli rozděleni do tří skupin přibližně stejného počtu. U *D. silvatica* a *D. levipes* byli jedinci do skupin rozděleni náhodně u *D. quayota* byli jedinci rozděleni tak, aby v každé skupině byli zařazeni jedinci ze všech váhových tříd. Každá skupina v rámci jednoho druhu byla krmena různou dietou (tab. 4. 3).

**Tab.3** Počty jedinců jednotlivých druhů ve skupinách krměných rozdílnými dietami

	<i>D. quayota</i>	<i>D. levipes</i>	<i>D. silvatica</i>
Dieta 1 ( <i>P. scaber</i> )	10	6	6
Dieta 2 ( <i>D. melanogaster</i> )	11	5	6
Dieta 3 ( <i>P. scaber</i> + <i>D. melanogaster</i> )	10	6	6

Jak již bylo naznačeno, jedinci byli krmeni třemi různými dietami. První dieta byla složená výhradně ze stejnonožců druhu *Porcellio scaber* (Isopoda: Porcellionidae), druhá dieta se skládala pouze z much *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), třetí dieta byla dieta kombinovaná z obou uvedených druhů potravy. U diety smíšené byly druhy potravy střídány při každém krmení. Pavouci byli krmeni *ad libitum* každý týden, potrava měla velikosti přibližně velikosti hlavohruď pavouka. Nestrávená potrava byla vždy odstraněna před dalším krmením. Při experimentu bylo sledováno přibývání na hmotnosti a mortalita pavouků na jednotlivé dietě. Vážení probíhalo každých 14 dní na vahách s přesností 0.01 mg.

Při zkoumání vlivu diety na hmotnostní růst pavouků se vycházelo ze sklonu regresní křivky přírůstku hmotnosti (parametru b, směrnice přímky) každého jedince. Hypotéza, že pavouci chovaní na různých dietách přibývali na váze stejně, byla testována jednofaktorovou analýzou ANOVA. Přežívání jedinců na jednotlivých dietách bylo hodnoceno pomocí analýzy přežívání, která byla spočítána Fleming-Harringtonovou metodou pomocí funkce *survfit*. Do statistického hodnocení byli zařazeni všichni jedinci včetně těch, kteří utekli, či zemřeli neodbornou manipulací. I s těmito stochastickými zásahy totiž funkce přežívání počítá. Předpoklad byl takový, že mortalita jedinců bude nejmenší na dietě, na kterou je daný druh specializovaný.

## Karyologická analýza

Pro preparaci chromozomů, za účelem popsání karyotypu druhů *D. quayota*, *D. silvatica* a *D. levipes* byly používány výhradně buňky varlat dospělých samců. Gonády byly hypotonizovány v 0,075% roztoku KCl po dobu 10 až 15 minut poté byly fixované ve směsi metanolu a kyseliny octové (v poměru 3:1). Roztrháním kusu tkáně v kapce 60% kyseliny octové na podložním mikroskopickém skle byla připravena buněčná suspenze. Tato suspenze byla následně na histologické plotince

při teplotě 40 °C roztírána pomocí wolframové jehly do vypaření. Poté byly preparáty barveny 5% Giemsou po dobu 20-30 minut. Mikrofotografie byly pořízeny na mikroskopu Olympus BX50 s CCD kamerou DP71 za použití imerzního oleje. U každého druhu bylo vyfotografováno minimálně pět figur mitotické metafáze. Z fotografií byly následně sestaveny karyogramy a změřena relativní délka chromozomových párů z průměrných délek chromozomových páru všech figur. Relativní délky byly vypočteny z celkové délky chromozomů včetně chromozomu pohlavního. Vzhledem k charakteru holokinetických chromozomů (absenci centromery) nebylo možné bez použití dalších cytogenetických metod (například proužkování) chromozomy blíže charakterizovat.

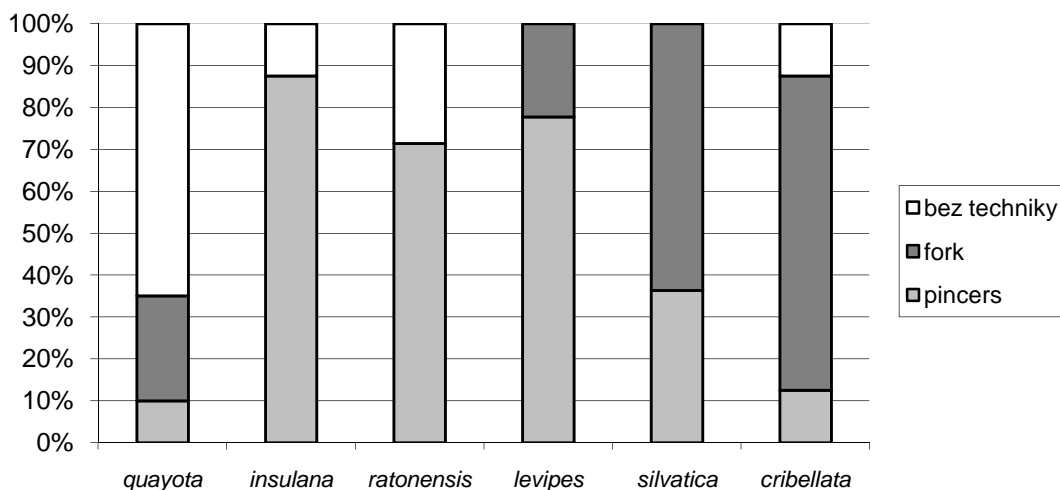
# Výsledky

## Etologické pokusy

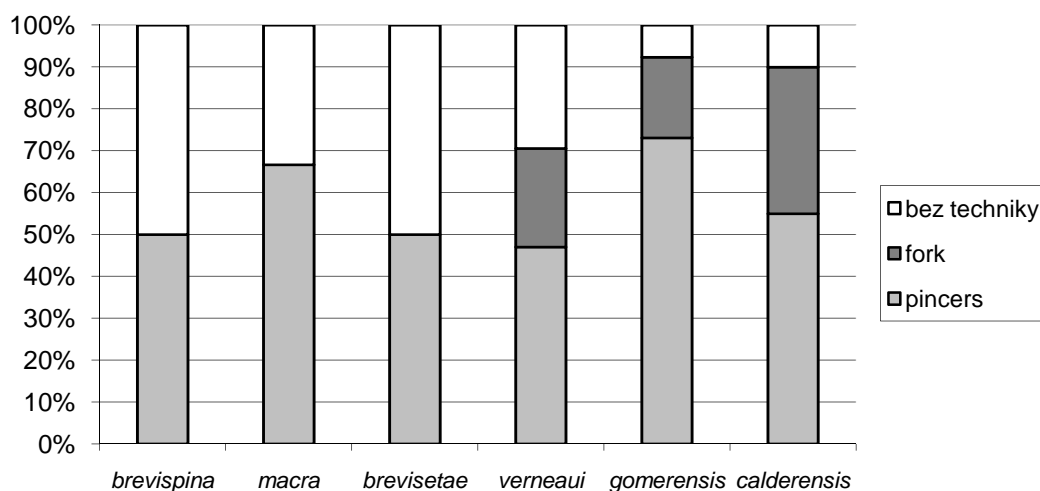
U všech dovezených druhů byl proveden test na oniskofáгии a sledována lovecká technika i za cenu nízkého počtu pozorování (v důsledku malého počtu jedinců). Předpoklad byl takový, že druhy s krátkými robustními chelicerami (*D. quayota*, *D. ratonensis*) budou dávat přednost alternativní potravě před stejnonožci a nebudou využívat speciálních loveckých technik. Ze všech zkoumaných druhů daly alespoň někdy přednost alternativní kořisti před stejnonožci tři druhy, nicméně u žádného z těchto druhů nebyla preference alternativní potravy signifikantní *D. quayota* (Exact binomial test,  $P=0,1$ ,  $n=10$ ), *D. ratonensis* (Exact binomial test,  $P=0,21$ ,  $n=6$ ), *D. verneui* (Exact binomial test,  $P=0,1$ ,  $n=10$ ).

U druhu *D. quayota* byla zaznamenána jak technika lovu „pincers“, tak „fork“, signifikantně nejčastěji však tento druh lovil bez použití konkrétní techniky ( $\chi^2_2= 9.7$ ,  $p<0.01$ ) (obr. č. 2), což odpovídá předpokladům založeným na základě nízké modifikace chelicer u tohoto druhu. *Disdera insulana* lovila nejčastěji technikou „pincers“ ( $\chi^2_1= 4.5$ ,  $p= 0.03$ ). Stejně tak *D. gomerensis* lovila prokazatelně nejčastěji technikou „pincers“ ( $\chi^2_1= 19$ ,  $p< 0.01$ ) (obr. č. 3). *Dysdera cribellata* lovila nejčastěji technikou „fork“ ( $\chi^2_2= 6.2$ ,  $p= 0.04$ ). *Dysdera calderensis* lovila nejčastěji technikou „pincers“, ovšem na hranici průkaznosti ( $\chi^2_2= 6.1$ ,  $p= 0.05$ ). U *Dysdera ratonensis* ( $\chi^2_1= 1.2$ ,  $p= 0.25$ ), *D. verneui* ( $\chi^2_2= 1.5$ ,  $p= 0.46$ ), *D. levipes* ( $\chi^2_1= 2.7$ ,  $p= 0.09$ ) ani *D. silvatica* ( $\chi^2_1= 0.8$ ,  $p= 0.36$ ) nebyla prokázána preference některé lovecké techniky. U druhů *D. macra*, *D. brevispina* a *D. brevisetae* bylo zaznamenáno příliš málo pozorování pro statistické vyhodnocení.

**Obr. 2** Procentuální četnost jednotlivých strategií lovu pro druhy *D. quayota* ( $n=20$ ), *D. insulana* ( $n=8$ ), *D. ratonensis* ( $n=7$ ), *D. levipes* ( $n=9$ ), *D. silvatica* ( $n=11$ ), *D. cribellata* ( $n=8$ ).



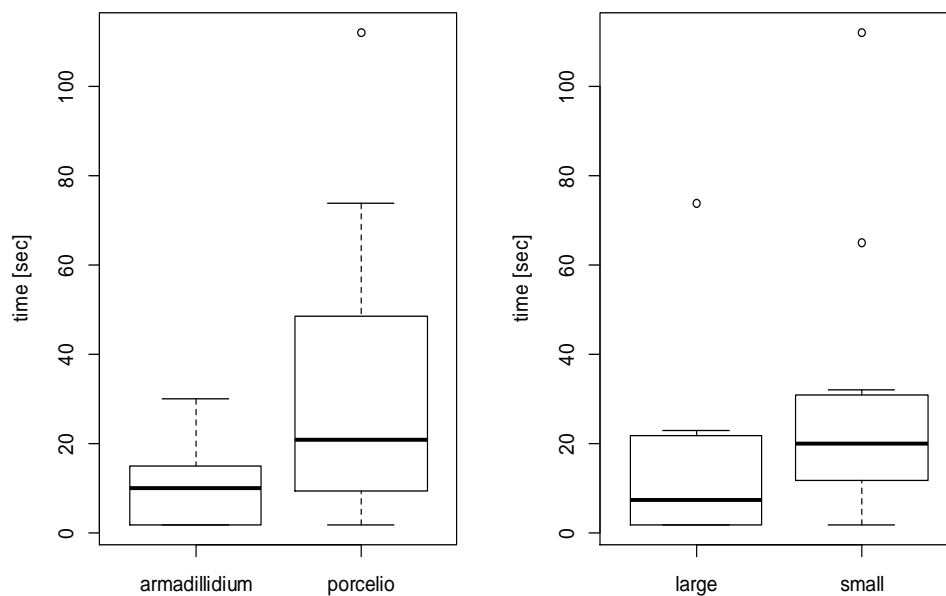
**Obr. 3** Procentuální četnost jednotlivých strategií lovu pro druhy *D. brevispina* (n=2), *D. macra*(n=3), *D. brevisetae* (n=2), *D. verneai* (n=17), *D. gomerensis* (n=26), *D. calderensis* (n=20).



Vyhodnocení dat z pokusu sledujícího vliv kořisti na loveckou strategii neukázalo u druhu *D. quayota* vliv druhu (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0.01$ ,  $P=0.87$ ) nebo velikosti kořisti (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=2.5$ ,  $P=0.25$ ) na použitou strategii lovu. Získaná data u druhu *D. verneai* nedokazují přítomnost vlivu druhu (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0.8$ ,  $P=0.2$ ) či velikosti (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0.03$ ,  $P=0.81$ ) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení. Získaná data u druhu *D. calderensis* nedokazují přítomnost vlivu druhu (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=1.1$ ,  $P=0.13$ ) či velikosti (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0.5$ ,  $P=0.29$ ) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení. Získaná data u druhu *D. gomerensis* neukazují na vliv druhu (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0.06$ ,  $P=0.70$ ) či velikosti (ANODEV, GLM-b,  $\chi^2_1=0$ ,  $P=0.96$ ) stejnonožce na zvolenou strategii uchopení.

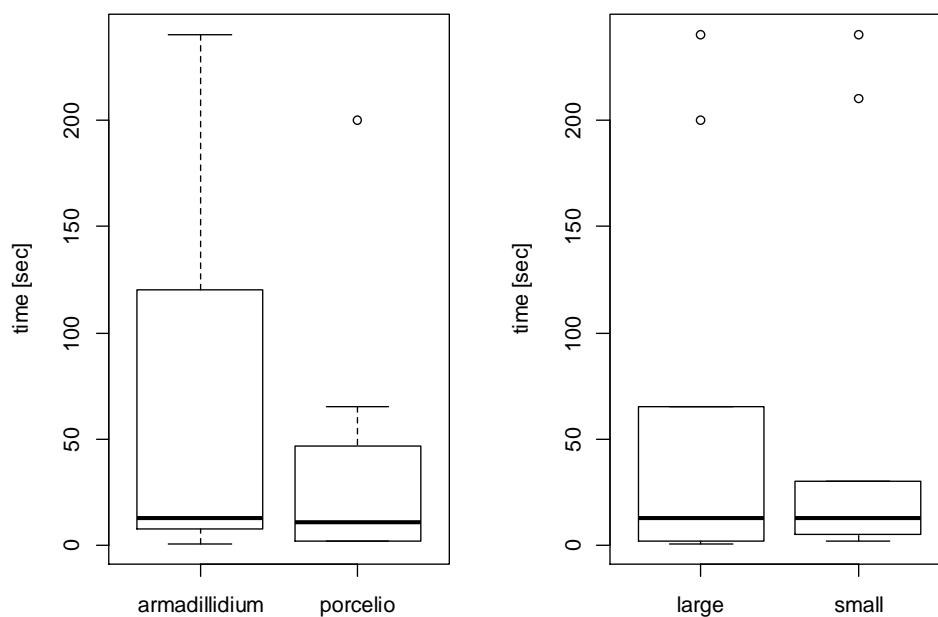
U druhu *D. quayota* nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, lm,  $F=1.37$ ,  $P=0.25$ ) ani mezi časem potřebným na ulovení svínek a stínek (2-way ANOVA, lm,  $F=0.14$ ,  $P=0.7$ ) (obr. č. 4).

**Obr. 4** Závislost času potřebného k usmrcení kořisti na druhu a velikosti potravy u druhu *D. quayota*.



Ani *D. verneai* se signifikantně neliší čas pro ulovení kořisti rozdílné velikosti (2-way ANOVA, lm,  $F=0.05$ ,  $P=0.81$ ) nebo druhu (2-way ANOVA, lm,  $F=3.56$ ,  $P=0.06$ ) (obr. č. 5).

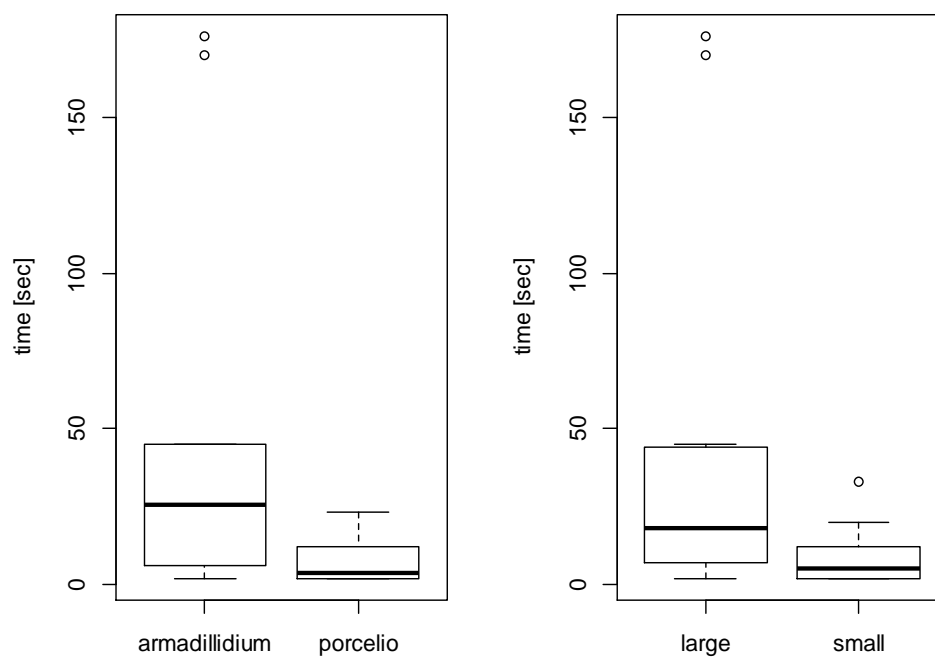
**Obr. 5** Závislost času potřebného k usmrcení kořisti na druhu a velikosti potravy u druhu *D. verneai*.





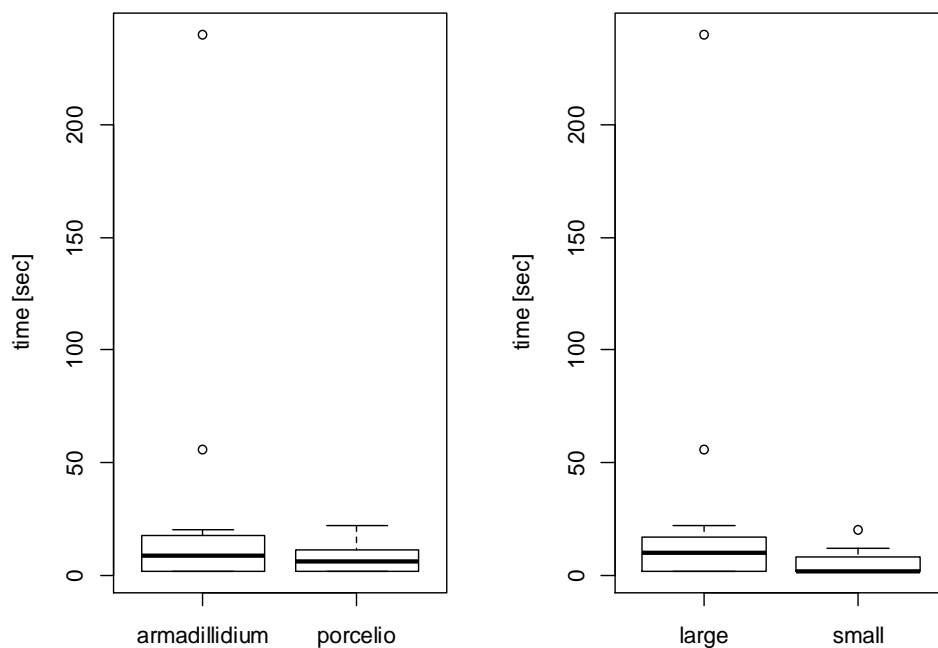
U druhu *D. calderensis* nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, lm,  $F=0.44$ ,  $P=0.50$ ) ani mezi časem potřebným na ulovení svínek a stínek (2-way ANOVA, lm,  $F=2.73$ ,  $P=0.10$ ) (obr. č. 6).

**Obr. 6** času potřebného k usmrcení kořisti na druhu a velikosti potravy u druhu *D. calderensis*.



U *D. gomerensis* nebyl rozdíl mezi časem potřebným pro ulovení velkých a malých stejnonožců (2-way ANOVA, lm,  $F=0.22$ ,  $P=0.63$ ) ale výsledky naznačují, že potřeboval delší čas k ulovení svinky druhu *Armadillidium vulgare* než stinky druhu *Porcellio scaber* (2-way ANOVA, lm,  $F=4.34$ ,  $P=0.02$ ) (obr. č. 7).

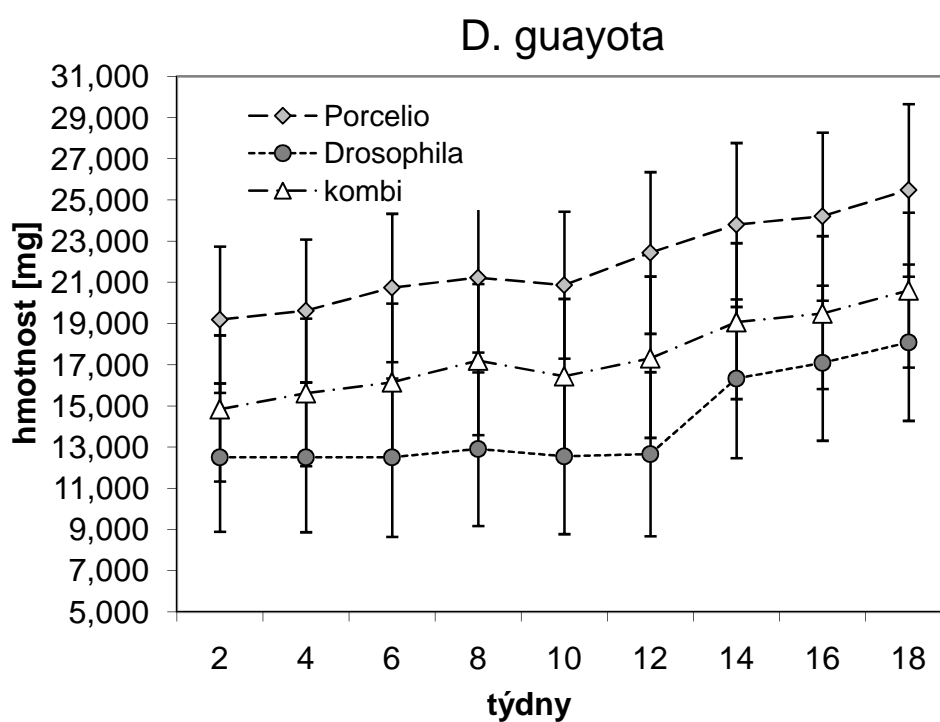
**Obr.7** Závislost času potřebného k usmrcení kořisti na druhu a velikosti potravy u druhu *D. gomerensis*.



## Metabolický pokus

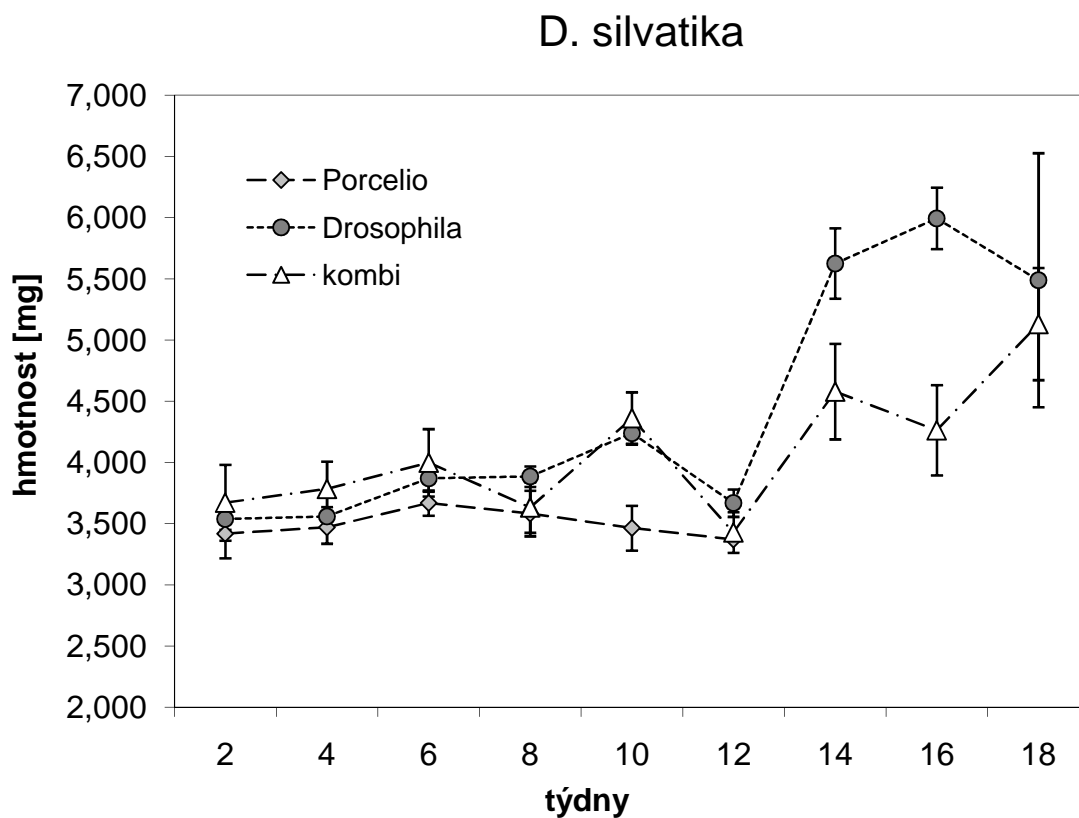
Nebylo zjištěno, že by typ diety měl u druhu *D. guayota* vliv na nárůst hmotnosti juvenilů (2-way ANOVA,  $l_m$ ,  $F=1.5$ ,  $df=2$ ,  $P=0.23$ ) (obr. č. 8). Je ale možné, že rozdílná počáteční hmotnost jedinců měla vliv na jejich přibírání (2-way ANOVA,  $l_m$ ,  $F=4.3$ ,  $df=2$ ,  $P=0.05$ ).

**Obr.8** Nárůst hmotnosti jedinců druhu *D. guayota* na různých dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, *Drosophila*= *Drosophila melanogaster*, kombi= *Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster*). Průměr  $\pm$ SE.



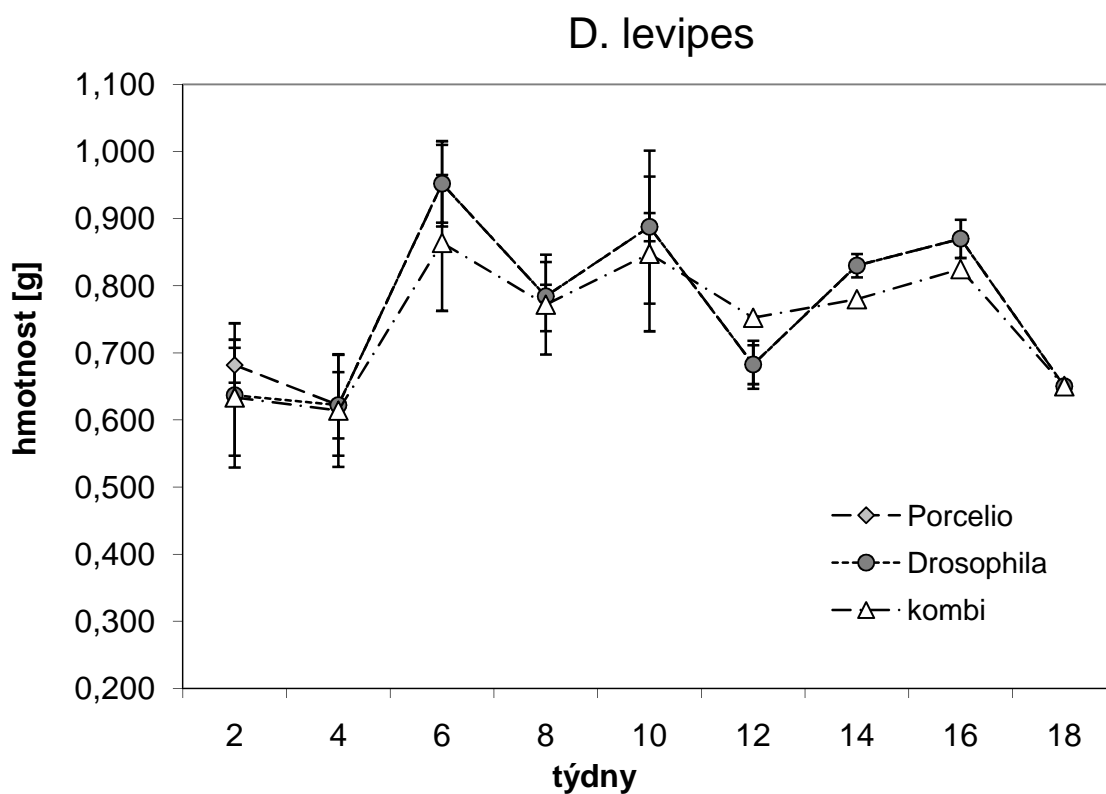
Typ diety neměl významný vliv na váhu pavouku u druhu *D. silvatica* (ANOVA,  $F=2.92$ ,  $df=2$ ,  $P=0.08$ ) (obr. č. 9).

**Obr.9** Nárůst hmotnosti jedinců druhu *D. silvatica* na různých dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, Drosophila= *Drosophila melanogaster*, kombi= *Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster* ). Průměr  $\pm$ SE.



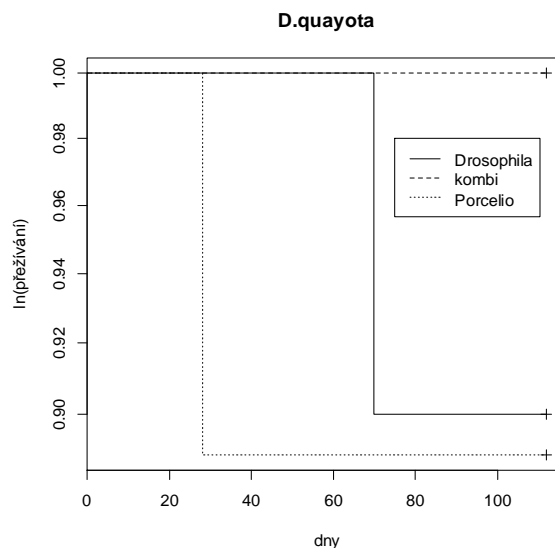
Hmotnostní přírůstky nebyly u druhu *D. levipes* rozdílné na různých typech diet (ANOVA,  $F=2.92$ ,  $df=2$ ,  $P=0.08$ ) (obr. č. 10).

**Obr.10** Nárůst hmotnosti jedinců druhu *D. levipes* na různých dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, Drosophila=*Drosophila melanogaster*, kombi= *Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster*). Průměr  $\pm$ SE.



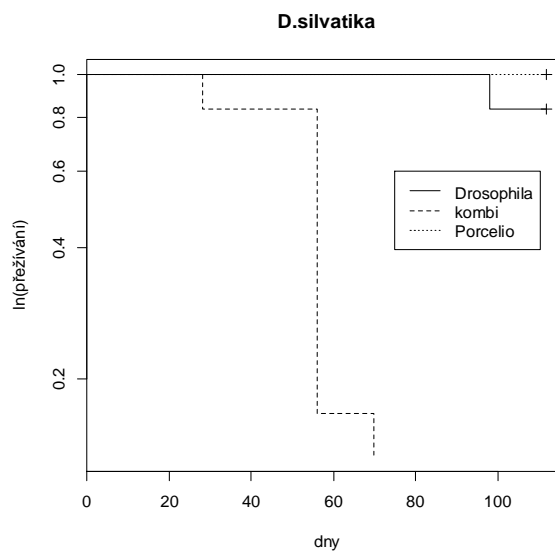
Míra mortality zobrazená v grafu (obr. č. 11) ve skupinách s odlišnými dietami u druhu *D. quayota* nebyla závislá na druhu diety (ANOVA, survreg,  $\chi^2_2 = 1.55$ ,  $p = 0.46$ ).

**Obr.11** Přežívání jedinců druhu *D. quayota* chovaných na třech dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, Drosophila=*Drosophila melanogaster*, kombi= *Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster*) během metabolického pokusu.



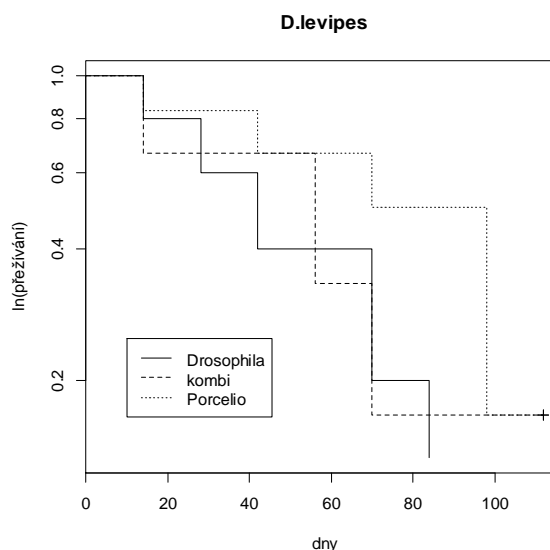
Oproti tomu u *D. silvatika* byla úmrtnost vyšší u jedinců chovaných na dietě složené z *Porcelio scaber*, kde nepřežil ani jeden jedinec (ANOVA, survreg,  $\chi^2_2 = 1.49$ ,  $p < 0.01$ ) (obr. č. 12).

**Obr.12** Přežívání jedinců druhu *D. silvatika* chovaných na třech dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, Drosophila=*Drosophila melanogaster*, kombi= *Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster*) během metabolického pokusu.



U druhu *D. levipes* nebyla prokázána závislost míry mortality na druhu diety (ANOVA, survreg,  $\chi^2_2 = 0.9$ ,  $p=0.64$ )(obr. č. 13).

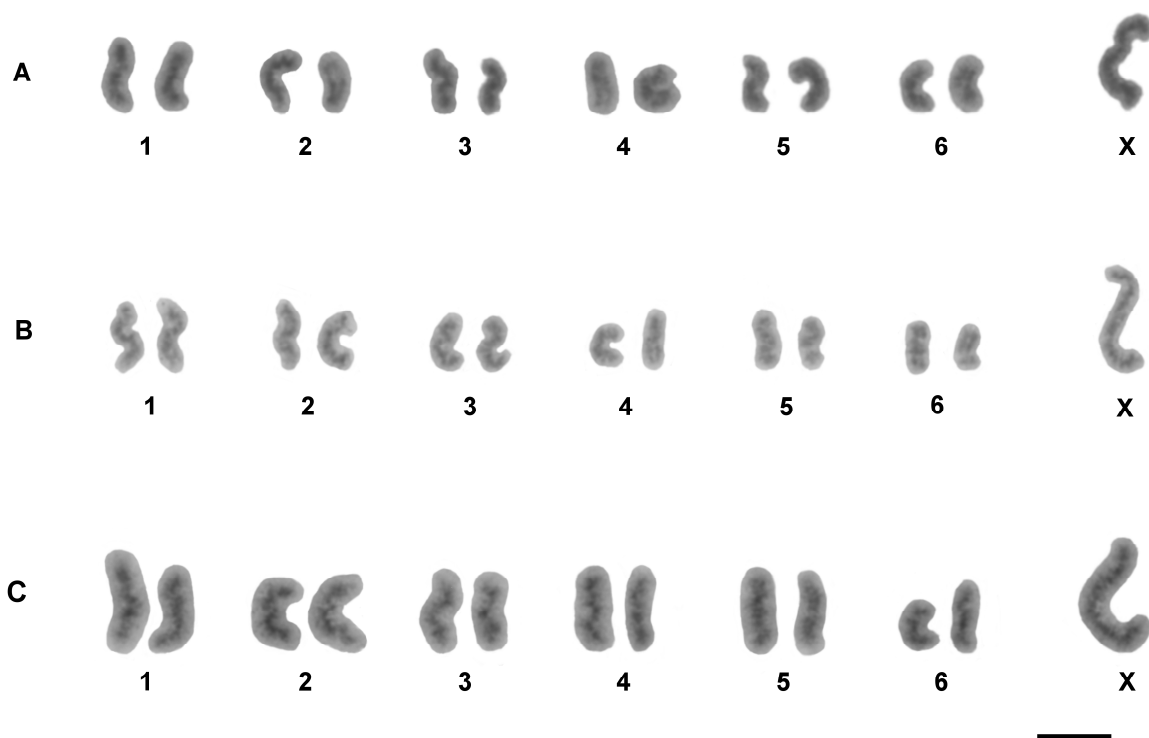
**Obr.13** Přežívání jedinců druhu *D. levipes* chovaných na třech dietách (Porcelio=*Porcelio scaber*, Drosophila=*Drosophila melanogaster*, kombi=*Porcelio scaber* + *Drosophila melanogaster*) během metabolického pokusu.



## Karyologická analýza

Během analýzy spermatogoniální mitózy se ukázalo, že samčí karyotyp všech studovaných druhů se skládá z šesti párů autozomů a jednoho pohlavního chromozomu (obr. č. 14, obr. č. 15). Pozorování meiotického dělení u samců ukazuje na systém pohlavních chromozomů X0. U všech studovaných druhů se zdálo, že stádium pachytene je zkráceno nebo nahrazeno difuzním stádiem s téměř úplně dekondenzovanými chromozomy, pouze pohlavní chromozom byl v některých případech pozorovatelný. Při analýze anafáze byla u druhu *D. levipes* zjištěna opožděná separace pohlavního chromozomu.

**Obr.14** Karyotyp rodu *Dysdera*. A- *D. levipes*, 2n=13, X0; B- *D. quayota* 2n=13, X0; C- *D. silvatica* 2n=13, X0. Měřítko= 10µm.



**Obr. 15** Relativní chromozomové délky (% TCL) u studovaných druhů

	<i>D. quayota</i>	<i>D. silvatica</i>	<i>D. levipes</i>
číslo páru	%TCL	%TCL	%TCL
1	12.6	14.9	15.4
2	12.8	14	14
3	12.4	12.7	13.3
4	12.4	12	12.4
5	12.5	11.1	10.8
6	11.8	10.1	9.3
X	25.4	25.2	24.8



## Diskuze

Mezi ostatními rody čeledi *Dyderidae*, je rod *Dysdera* unikátní přítomností druhových komplexů často žijících v sympatrii. Pro pochopení vývoje těchto skupin, jsem se zaměřila na studium vybraných druhů z Kanárských ostrovů, kde tento rod došel neobvyklé diverzifikace za vzniku mnoha endemických druhů. Ve své práci jsem analyzovala řadu aspektů, u kterých lze předpokládat, že sehrály důležitou roli při procesu speciace. Při sběru pavouků nebyly zaznamenány zjevné rozdíly v preferenci určitých stanovišť některým z druhů. Některé druhy byly nalezeny nejen na stejné lokalitě, ale i pod jedním kamenem. Sympatrické soužití blízce příbuzných druhů vyžaduje efektivní mechanismy pro tvorbu mezidruhových bariér a omezení potravní konkurence (Coyne 1998). Předpokládala jsem, že během pokusů nalezenou některé mezidruhové rozdíly odrážející tyto mechanismy (specializace na odlišnou kořist, rozdíly v počtu chromozomů).

Je pravděpodobné, že u rodu *Dysdera* hrály hlavní roli v evoluci mezidruhových bariér chromozomální přestavby. Tito pavouci se vyznačují holokinetickými chromozomy (Díaz and Sáez 1966, Benavente & Wettstein 1980, Rodríguez Gil *et al.* 2002, Král *et al.* 2006, Řezáč *et al.* 2008). Je možné, že struktura holokinetických chromozomů usnadňuje diferenciaci karyotypu u tohoto rodu. Díky rozptýlenému kinetochoru, se produkty fragmentace (při rozpadu chromozomu) nebo naopak fúze (při spojení chromozomů) mohou během dělení pravidelně rozestoupit k pólům. Díky tomu mají produkty těchto chromozomových mutací větší šanci, že budou v populaci fixovány (Jacobs 2004). Příkladem takové fixace chromozomové mutace může být případ *D. undecima* ( $2n=11$ ) a *D. tredecima* ( $2n=13$ ). Tyto druhy jsou si morfologicky velmi podobné, žijí v sympatrii, ale jejich karyotypy jsou pravděpodobně již neslučitelné (Řezáč *et al.* in prep).

Diferenciace karyotypu u tohoto rodu mohla být podpořena neschopností migrace pavouků na velké vzdálenosti. Na rozdíl od většiny dalších pavouků nebyl tento rod nikdy pozorován při ballooningu (schopnost šířit se větrem pomocí usnovaného vlákna pavučiny) (Blandenier and Fürst 1998). Navíc tyto pavouci obvykle žijí v lesních stanovištích, která byla periodicky fragmentována během klimatických oscilací ve čtvrtohorách (Hewit 2004). Tento fakt spolu s nízkou migrační schopností mohl způsobit rozdrobení populací. V malých izolovaných populacích pak byla fixace chromozomové mutace podpořena genetickým driftem, což mohlo zapříčinit vznik reprodukčních bariér. U studovaných druhů *D. quayota*, *D. silvatica* a *D. levipes* je karyotyp tvořen stejným počtem chromozomů ( $2n=13$ ) a vznik reprodukční bariéry způsobený neslučitelností karyotypů v důsledku jiných počtů chromozomů se

tak dá vyloučit. To ovšem nevylučuje výskyt jiných chromozomových přestaveb, při kterých se nemění počet chromozomů, jako jsou inverze nebo translokace, které by také mohly vytvořit efektivní bariéru. Na tuto skutečnost ukazují i rozdílné délky některých autozomů u některých druhů (například 1. pár autozomů u druhů s  $2n=11$ ) (Řezáč et al. in prep). Tyto rozdíly mohou způsobit některé mutace, které mění velikost chromozomu, například translokace.

Samičí pohlavní orgány u rodu *Dysdera* jsou poměrně složité. Skládají se ze dvou typů prostorů pro uchování spermií. Tato struktura dává samicím příležitost k manipulaci se spermiemi před oplozením. Je možné, že v prostředí s vysokou pravděpodobností mezidruhového páření se u samic vyvinuly mechanismy umožňující posouzení a odstranění spermií od jiných druhů (Uhl 2000).

Dalším předpokladem pro sympatrické soužití několika druhů tohoto rodu se zdá být potravní specializace. Vyskytují se mezidruhové rozdíly v morfologii ústního ústrojí. Tyto změny mohou být adaptací na různé druhy a velikosti kořisti (Řezáč et al. 2007). Takové adaptace mohly vzniknout u jednotlivých druhů ještě během alopatrického výskytu a následně být posíleny po kontaktu s jinými druhy v důsledku přirozeného výběru specialistů, kteří nemuseli čelit potravní konkurenci. Preference některé z loveckých technik popsaných Řezáčem et al. (2007) byla potvrzena jen u některých z mnoha studovaných druhů. Tři druhy používaly nejčastěji techniku „pincers“ (*D. insulana*, *D. gomerensis*, *D. calderensis*). *Dysdera cribellata* lovila nejčastěji technikou „fork“. Naopak *D. quayota* prokazatelně nejčastěji lovila bez použití některé z popsaných technik, čemuž odpovídá i nesespecializovaný tvar jejích chelicer, navíc během testu oniskofágie byla schopna efektivně ulovit i alternativní kořist (*Acheta domestica*). Ani metabolické pokusy u druhů *D. quayota*, *D. silvatica* a *D. levipes* nepotvrdily obligátní metabolickou specializaci na pozemní stejnonohé koryše (konkrétně na *Porcelio scaber*), u *D. silvatica* byla dokonce signifikantně nejvyšší úmrtnost právě na stínce rodu *Porcelio*. Ovšem fakt, že druhy nepřibíraly více ani na dietě složené z much, které jsou obecně považovány za nutričně kvalitní potravu pro pavouky (Mayntz & Toft 2001) nebo na dietě smíšené, která by v případě polyfágie predátora měla být pro něj nejvýhodnější (Toft 1999), naznačuje jistou míru adaptace na pozemní koryše jako potravu, ale nesvědčí o specializaci obligátní.

Skutečnost, že u studovaných Kanárských druhů nebyla identifikována výhradní specializace na suchozemské koryše, oproti některým druhům z pevniny (Řezáč & Pekár 2007), může podpořit hypotézu, že po osídlení ostrovů nově vznikající druhy specializaci ztratily (nebo ztrácejí) v důsledku širší potravní nabídky.

## Závěr

V teoretické části této práce je popsána charakteristika rodu *Dysdera*, se zaměřením na možnou potravní specializaci a specifičnost karyotypu těchto pavouků. Tento rod se na Kanárském souostroví diverzifikoval do mnoha (endemických) druhů, často žijících v sympatrii. Praktická část této práce měla za cíl tuto skutečnost alespoň parciálně objasnit.

Praktická část je zaměřena na etologické pokusy u druhů *D. quayota*, *D. insulana*, *D. brevispina*, *D. macra*, *D. brevisetae*, *D. silvatica*, *D. levipes*, *D. gomeensis*, *D. calderensis*, *D. ratonensis*, *D. cribellata*, *D. verneaui*, metabolický pokus u druhů *D. quayota*, *D. silvatica*, *D. levipes* a studium karyotypů u druhů *D. quayota*, *D. silvatica*, *D. levipes*.

Analýza dat z praktické části této práce nepotvrdila rozdělení potravních nik, ani přítomnost mezidruhové bariéry zapříčinené odlišným počtem chromozomů. Neslučitelnost karyotypů však může být způsobena mechanismy, které se neodrážejí v počtu chromozomů (na jejichž určení byla karyotypová analýza v této práci zaměřena). Pokusy zabývající se strategií lovu mají u některých druhů z důvodu nízkého počtu pozorování pouze orientační charakter, byly však v práci ponechány, jelikož lovecká technika u těchto druhů nebyla dosud pozorována.

# Lieteratura

**Acosta J., Uchopi E., Muñoz A., Herranz P., Palomo C., Ballesteros M. 2005:** Geologic evolution of the Canarian Islands of Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria and La Gomera and comparison of landslides at these islands with those at Tenerife, La Palma and El Hierro. *Marine Geophysical Researches* 24: 1-40.

**Aigner P. A. 2001:** Optimality modeling and fitness trade offs: when should plants become pollinator specialists? *Oikos* 95: 177-184.

**Anguita F. & Hernán F. 1975:** A propagating fracture model versus a hot spot origin for the Canary Islands. *Earth Planetary Science Letters* 27:11-19.

**Appels, R., Morris R., Gill B.S. , May C.E. 1998:** Chromosome Biology. KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS. 401 pp.

**Arnedo M.A. & Ribera C. 1999:** Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: the island of Tenerife. *Journal of Arachnology* 27: 604–662.

**Arnedo M.A., Oromí P., Murría C., Marcías-Hernández N. 2007:** The dark side of an island radiation: systematics and evolution of troglobitic spiders of the genus *Dysdera* Latreille (Araneae: Dysderidae) in the Canary Islands. *Invertebrate Systematics* 21: 623-660.

**Arnedo M.A., Oromí P., Ribera C. 2000:** Systematics of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Eastern Canaries. *Journal of Arachnology* 28: 261-292.

**Arnedo M.A., Oromí P., Ribera C. 2001:** Radiation of the spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: cladistic assessment based on multiple data sets. *Cladistics* 17: 313-353.

**Benavente R. & Wettstein R. 1980:** Ultrastructural characterization of the sex chromosomes during the spermatogenesis of spiders having holocentric chromosomes and a long diffuse stage. *Chromosoma* 77: 69-81.

**Berland L. 1936:** Mission de M.A. Chevalier aux les du Cap Vert (1934). 1. Araignées Revue Francaise Entomology 3: 67-88.

**Blandenier G. & Fürst P. A. 1998:** Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland. PROCEEDINGS OF THE 17th EUROPEAN COLLOGUIUM OF ARACHNOLOGY, Edinburgh.

**Bole-Gowda B.N. 1950:** The chromosome study in the spermatogenesis of two lynx-spiders (Oxyopidae). Proc Zool Soc Bengal 3: 95-107.

**Bristowe W.S . 1958:** *The World of Spiders* . COLLINS , United Kingdom.

**Brum-Zorrilla N. & Postiglioni A. 1981:** Karyological studies on Uruguayan spiders. II. Sex chromosomes in spiders of the genus *Lycosa* (Araneae: Lycosidae). *Genetica* 56: 47-53.

- Coello J., Cantagrel J.M., Hernán F., Fuster J.M., Ibarrola E., Ancochea E., Casquet C., Jamond C., Díaz de Terán J.R., Cendrero A. 1992:** Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 53: 251-274.
- Cokendolpher J. C. 1989:** Karyotypes of three spider species (Araneae: Pholcidae: *Physocyclus*). *Journal of the New York Entomological Society* 97:475-478.
- Cooke J.A.L . 1965:** A contribution to the biology of the British spiders belonging to the genus *Dysdera* . *Oikos* 16: 20 -25 .
- Coyne J.A. 1998:** The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transaction of the Royal Society* 353: 287-305.
- Diaz M. O. & Saez F.A. 1966:** Karyotypes of South-American Araneida . *Mems Inst itute Butantan* 33: 153-154.
- Diaz M.O., Maynard R., Brum-Zorrilla N. 2010:** Diffuse centromere and chromosome polymorphosm in haplogyne spiders of the families Dysderidae amd Segestriidae. *Cytogenetic and Genome Research* 128: 131-138.
- Emerson B.C. & Oromí P. 2005:** Diversification of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of island endemics. *Evolution* 59: 586-598.
- Ferry-Graham L. A., Bolnick D. I., Wainwright P. C. 2002:** Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Intergrate and Comparative Biology* 42: 265-277.
- Futuyma D. J. & Moreno G. 1988:** The evolution of ecological specialization. *Annual Rewiev of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- Gillespie R.G. 1999:** Comparison of rates of speciation in web-building and non-web-building groups within a Hawaiian spider radiation. *Journal of Arachnology* 27: 79-85.
- Hackman W. 1948:** Chromosomenstudien an Araneen mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. *Acta Zool Fennica* 54: 1-101.
- Halkka O. 1964:** Recombination in 6 homopterous families. *Evolution* 18: 81-88.
- Hewitt G.M. 2004:** Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transaction of the Royal Society* 359: 183-195.
- Hopkin S.P. & Martin M.H .1985:** Assimilation of zinc, kadmium lead, copper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice . *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 34: 183-187 .
- Hughes-Schrader S. 1948:** Cytology of coccids (Coccoidea - Homoptera). *Advances in Genetics* 2: 127-203.
- Juan C., Emerson B.C., Oromí P., Hewitt G.M. 2000:** Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 104-109.

**Král J. 1994:** Holokinetické chromozomy. *Biologické listy* 59: 191-217.

**Král J., Musilová J., Šťáhlavský F., Řezáč M., Akan Z., Edwards R.L., Coyle F.A., Ribera C.A. 2006:** Evolution of the karyotype and sex chromosome systems in basal clades of araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Chromosome Research* 14: 859-880.

**Li D. & Jackson R. R. 1997:** Influence of diet on survivorship and growth in *Portia fimbriata*, an araneophagic jumping spider (Araneae: Salticidae). *Canadian Journal of Zoology* 75: 1652-1658.

**Losos J.B. & Schluter D. 2000:** Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature* 408: 847-850.

**Marcías-Hernández N., Oromí P., Arnedo M.A. 2008:** Patterns of diversification on old volcanic islands as revealed by the woodlouse-hunter spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the eastern Canary Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 589-615.

**Mayntz D. & Toft S. 2001:** Nutrient composition of the prey's diet affects growth and survivorship of a generalist predator. *Oecologia* 127: 207-213.

**Murakami A. & Imai H.T. 1974:** Cytological evidence for holocentric chromosome of silkworms, *Bombyx mori* and *B. mandarina* (Bombycidae, Lepidoptera). *Chromosoma* 45:167-178.

**Oliver J.H. 1977:** Cytogenetics of mites and ticks. *Annual Review of Entomology* 22:407-429.

**Paris R., Guillou H., Carracedo J.C., Pérez Torrado F.J. 2005:** Volcanic and morphological evolution of La Gomera ( Canary Islands ), based on new K – Ar ages and magnetic stratigraphy : implications for oceanic island evolution. *Journal of the Geological Society* 162: 501-512.

**Partridge, L. & Green, P. 1985:** Intraspecific feeding specializations and population dynamics. *Behavioral Ecology* 32: 207-226.

**Pekár S. & Brabec M. 2009:** Moderní analýza biologických dat. Zobecné lineární modely v prostředí R. SCIENTIA, Praha.

**Platnick N.I. 2011:** The World Spider Catalog, Version 12.5.  
<http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/INTRO1.html> (přístup 7.4.2012).  
The American Museum of Natural History, New York.

**Pollard S.D., Jackson R.R., van Olphen A., Robertson M.V. 1995:** Does *Dysdera crocata* (Araneae: Dysderidae) prefer woodlice as prey? *Ethology, Ecology and Evolution* 7: 271-275.

**Raubenheimer D. & Simpson S. J. 1997:** Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. *Nutrition Research Reviews* 10: 151-179.

**Raubenheimer D., Mayntz D., Simpson S. J., Toft S. 2007:** Nutrient-specific compensation following diapause in a predator: implications for intraguild predation. *Ecology* 88: 2598-2608.

**Ribera C., Ferrández M.A., Pérez J.A. 1989:** Los Dysderidae (Arachnida, Araneae) Cavernícolas de la Península Ibérica. Pp. 241–244. In 9th International Congress of Arachnology, Panama. (W.G. Eberhard, Y.D. Lubin & B. Robinson, eds.). SMITHSONIAN INSTITUTION PRESS, Balboa.

**Rieger, R., Michaelis A., Green M.M. 1991:** Glossary of genetics. Classical and molecular. (5 edition). SPRINGER-VERLAG. 553 pp.

**Roberts M.J. 1995:** *The Spiders of Britain and Northern Europe*. HARPERCOLLINS PUBLISHERS, London. 383 pp.

**Rodriguez-Gil S.G., Mola L.M., Papeschi A.G., Scisoscia C..L 2002:** Cytogenetic heterogeneity in common haplogyne spiders from Argentina (Arachnida, Araneae). *Journal of Arachnology* 30: 47-56.

**Řezáč M., Král, J., Pekár, S. 2008:** The spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in central Europe: Revision and natural history. *Journal of Arachnology* 35: 432-462.

**Řezáč M., Pekár S. 2007:** Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology* 32: 367-371.

**Řezáč M., Pekár S., Lubin Y. 2007:** How oniscophagous spiders overcome woodlouse armour. *Journal of Zoology* 1: 1-8.

**Shanahan C.M. 1989:** Cytogenetics of Australian scorpions .1. interchange polymorphism in the family Buthidae. *Genome* 32: 882-889.

**Schoener T. W. 1976:** Alternatives to Lotka-Volterra competition: Models of intermediate complexity. *Theoretical Population Biology* 10: 309-333.

**Spence J.M. & Blackman R.L. 1998:** Orientation of the “stretched” univalent X chromosome during the unequal first meiotic division in male aphids. *Chromosome Research* 6:177-181.

**Sybenga J. 1981:** Specialization in the behavior of chromosomes on the meiotic spindle. *Genetica* 2: 143-151.

**Toft S. 1999:** Prey choice and spider fitness. Proceedings of a symposium at the XIV International Arachnological Congress. *Journal of Arachnology* 4: 301-307.

**Toft S. & Wise D. 1999:** Growth, development, and survival of a generalist predator fed single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia* 119: 191-197.

**Toft S. 1999:** Prey choice and spider fitness. Proceedings of a symposium at the XIV International Arachnological Congress. *Journal of Arachnology* 4: 301-307.

**Tombesi M.L., Papeschi A.G., Mola L.M. 1999:** Spermatogenesis in *Bovicola limbata* Gervais, 1844 and *B. caprae* Gurtl, 1843 (Phthiraptera, Ischnocera). *Cytologia* 64:25-27.

**Tugmon C.R., J.D. Brown, Horner N.V. 1990:** Karyotypes of seventeen USA spiders (Araneae, Araneidae, Gnaphosidae, Loxoscelidae, Lycosidae, Oxyopidae, Philodromidae, Salticidae and Theridiidae). *Journal of Arachnology* 18: 41-48.

**Uhl G. 2000:** Two distinctly different sperm storage organs in female *Dysdera erythrina* (Araneae: Dysderoidea). *Arthropod Structure and Development* 29: 163-169.

**Vanzela A.L.L., Cuadrado A., Jouve N., Luceño M., Guerra M. 1998:** Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae). *Chromosome Research* 6:345-349.

**White M. J. D., 1978:** Modes of speciation. *FREEMAN*, San Francisco.

**Wilder S.M. 2011:** Spider nutrition: an integrative perspective. *Advances in Insect Physiology* 40: 87-136.

**Wunderlich J. 1994:** Zu Ökologie, Biogeographie, Evolution und Taxonomie einiger Spinnen der Makaronesischen Inseln. *Beiträge zur Araneologie* 4:385-439.