

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Pavel Just

Ekologie a epigamní chování slíd'áků rodu *Alopecosa* (Araneae: Lycosidae)
Ecology and courtship behaviour of the wolf spider genus *Alopecosa* (Araneae: Lycosidae)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Dolejš
Konzultant: prof. RNDr. Jan Buchar, DrSc.

Praha, 2012

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému školiteli, Mgr. Petru Dolejšovi, za odborné vedení, podnětné rady a poskytnutí obtížně dostupné literatury. Bez jeho pomoci by pro mě psaní bakalářské práce nebylo realizovatelné. Díky patří také mému konzultantovi, prof. RNDr. Janu Bucharovi, DrSc., který svými radami a bohatými zkušenostmi přispěl k lepší kvalitě této bakalářské práce. Nemohu opomenout ani svou rodinu a přítelkyni Kláru, kteří pro mě byli během práce s literaturou a psaní rešerše velkou oporou a projevovali nemalou dávku tolerance.

Prohlášení:

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

V Praze, 25.08.2012

Podpis

Obsah:

Abstrakt	4
1. Úvod	5
1.1. Taxonomie rodu <i>Alopecosa</i>	6
2. Ekologie	8
2.1. Způsob života	8
2.2. Fenologie	10
2.3. Endemismus	11
3. Epigamní chování	12
3.1. Evoluce a role námluv	13
3.2. Mechanismy rozeznání opačného pohlaví	15
3.2.1. Morfologie samčích končetin	16
3.2.2. Akustické projevy	19
3.2.3. Olfaktorické signály	21
3.3. Epigamní projevy samců a samic	22
3.4. Pohlavní výběr	26
4. Reprodukční chování	29
4.1. Kopulace	29
4.2. Péče o mláďata	31
5. Závěr	33
Seznam literatury	34
Přílohy	

Abstrakt

Ve své bakalářské práci se zabývám českými zástupci slídáků rodu *Alopecosa*. Literární rešerše shrnuje poznatky o ekologii těchto pavouků, jejich způsobu života, fenologii a preferenci habitatů. Zvláštní důraz je kladen na rozmnožování slídáků rodu *Alopecosa*, a to především na jejich epigamní chování. V současné době jsou námluvy pavouků studovány hlavně s ohledem na multimodální signalizaci. Nechybí ale ani údaje o jejich životních cyklech, kopulaci a péči o mláďata. Studium epigamního chování zástupců rodu *Alopecosa* je neprávem velmi opomíjeno, zvláště když si uvědomíme, jakých výsledků bylo dosaženo výzkumem amerických slídáků rodu *Schizocosa*. K získání souvislostí je třeba znát taxonomii rodu *Alopecosa*, nastiňuji tedy recentní problematiku systematiky a fylogeneze celé čeledi Lycosidae.

Klíčová slova: Araneae, Lycosidae, *Alopecosa*, epigamní chování, Česká republika.

Abstract

In my bachelor thesis, Czech members of the wolf spider genus *Alopecosa* are discussed. Literature review summarizes our knowledge in ecology of wolf spiders, their life histories, phenology and habitat preference. I concentrated on reproduction of wolf spiders of the genus *Alopecosa*, especially on their courtship behavior. Recently, spider courtship is studied with focus on multimodal signalling. The review also contains remarks about spiders' life cycles, copulation and parental care. Research of courtship of the genus *Alopecosa* is slightly neglected, especially when we consider achievements gained by study of the American wolf spiders of the genus *Schizocosa*. It is necessary to know the taxonomy of the genus *Alopecosa*, thus some taxonomical remarks about current systematics and phylogeny of family Lycosidae are outlined.

Key words: Araneae, Lycosidae, *Alopecosa*, courtship behaviour, Czech Republic.

1. Úvod

Slíďákovití (Lycosidae Sundevall, 1833) jsou aranaeomorfní pavouci, kteří jsou rozšíření téměř celosvětově a čítají 2388 druhů ve 120 rodech (Platnick 2012). Spolu s dalšími devíti čeleděmi je řadíme do nadčeledi Lycosoidea, slíďákovatí (Jocqué & Dippenaar-Schoeman 2006). U nás je tato nadčeď zastoupena pouze čtyřmi čeleděmi, a to Lycosidae, Pisauridae, Zoridae a Oxyopidae, přičemž Lycosidae je zdaleka nejpočetnější. Do rodu *Alopecosa* Simon, 1885 patří celosvětově 150 druhů a 13 poddruhů, na našem území žije 15 zástupců tohoto rodu (Buchar & Růžička 2002; Růžička & Buchar 2008; Platnick 2012). Všechny slíďáky charakterizuje typický oční vzorec, který sestává ze tří příčných řad očí. První řada se skládá ze čtyř menších očí, nad ní následují dvě velké oči a dále za nimi se nachází další dvě malé oči, více vzdálené od sebe. Zejména dvě velké střední oči zajišťují slíďákům relativně dobrý zrak, což má uplatnění nejen při lovu kořisti, ale i při námluvách. Druhou synapomorfii čeledi Lycosidae je ztráta retrolaterální apofýzy na tibiích samčích pedipalpů. Za synapomorfii lze pokládat i zvláštní šev, který spojuje spodní a horní polovinu kokonu (Dondale 1986).

Zvláštní kapitolou je ekologie slíďáků, jejich rozmnožování a péče o potomstvo. Samice tvoří kokony, které připředou ke snovacím bradavkám a nosí je stále s sebou. Mladé nymfy se po vylíhnutí nechávají ještě několik dní nosit na matčině abdomenu. Toto chování u žádných jiných pavouků nebylo nikdy pozorováno a proto je považováno za klíčovou synapomorfii celé čeledi Lycosidae (Dondale 1986).

Jelikož je epigamní chování druhově specifické a specifická se projevuje i na vyšších taxonomických úrovních, lze jeho studiem získat informace o fylogenezi slíďáků. Námluvy slíďáků a jejich způsob života jdou ruku v ruce s morfologií. Není vzácností, že morfologie dvou příbuzných slíďáků rodu *Alopecosa* je velmi podobná, ale epigamní chování je natolik odlišné, že funguje jako prezygotická bariéra, která zamezuje křížení těchto podobných druhů (Kronstedt 1990).

Vzhledem k tomu, že slíďáci rodu *Alopecosa* u nás nejsou obvykle příliš hojní a žijí zpravidla na ostrůvkovitě rozšířených nevelkých habitatech, které jsou velmi často součástí chráněných území, je možné na ně nahlížet jako na bioindikátory.

Cíle bakalářské práce jsou charakterizovat rod *Alopecosa* a jeho české zástupce, popsat ekologii zástupců tohoto rodu se zaměřením na fenologii a způsob života. Posléze se zaměřím na životní strategie a péči o potomstvo. Další část rešerše má za úkol srovnat informace o epigamním chování slíďáků rodu *Alopecosa*, jeho roli a evoluci. S epigamním

chováním souvisí také změny v morfologii samčích končetin a multimodální signalizace, kterým jsou věnovány samostatné kapitoly.

1.1. Taxonomie rodu *Alopecosa*

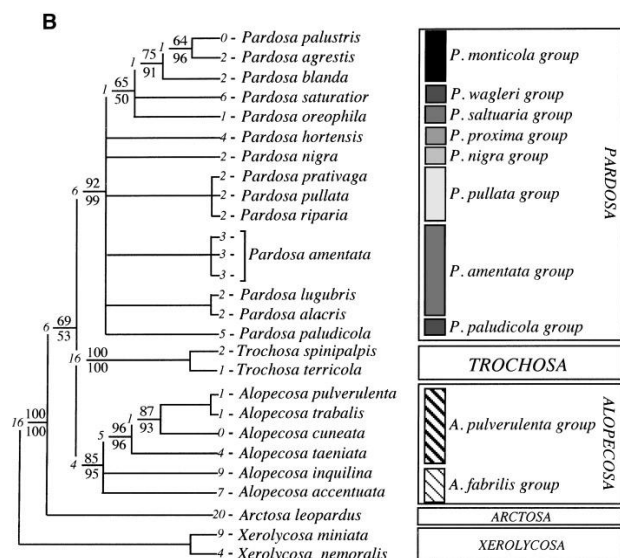
Slíďáci rodu *Alopecosa* spadají spolu s dalšími pěti rody (*Lycosa*, *Arctosa*, *Varacosa*, *Hygrolycosa* a *Melocosa*) do takzvané *Lycosa* group, která je sesterská s *Trochosa* group (*Trochosa*, *Hogna*, *Geolycosa*, *Hippasa*, *Ocyale*, *Hesperocosa* a *Schizocosa*) a společně tak tvoří podčeď Lycosinae (Obr. 1). Charakteristický samčí znak slíďáků patřících do *Lycosa* group je: „terminal apophysis lobelike, situated on retrolateral margin of palea“ (terminální apofýza bulbu lalokovitá, umístěná na retrolaterálním okraji paley) (Dondale 1986). Podčeďi Sosippinae, Venoniinae, Allocosinae, Pardosinae, Evippinae, Wadicosinae, Piratinae, Tricassinae, Artoriinae a Lycosinae dávají vzniknout monofyletické čeledi Lycosidae (Dondale 1986; Framenau & Hebets 2007). Sesterskou skupinou čeledi Lycosidae je nejpravděpodobněji čeď Trechaleidae (Jocqué & Dippenaar-Schoeman 2006) a spolu s dalšími čeleděmi tvoří monofyletickou nadčeď Lycosoidea (Griswold 1993). Monofylie rodu *Alopecosa* je nepravděpodobná (Murphy et al. 2006). Typovým druhem rodu je *Alopecosa fabrilis* (Clerck, 1757). Tradičně se rod *Alopecosa* dělí do čtyř skupin – *fabrilis* group, *pulverulenta* group, *sulzeri* group a *striatipes* group (Lugetti & Tongiorgi 1969). U nás žijí zástupci všech těchto skupin (Tab. I) (Buchar & Růžička 2002; Růžička & Buchar 2008). Druhy spadající do *fabrilis* group, jmenovitě *A. accentuata* (Latreille, 1817) a *A. inquilina* (Clerck, 1757), se zdají být fylogeneticky nejbazálnější (Zehethofer & Sturmbauer 1998). Doposud bylo pomocí molekulárně fylogenetických metod zkoumáno sedm druhů rodu *Alopecosa*, a z dosažených výsledků se zdá, že přinejmenším skupiny *fabrilis* a *pulverulenta* by mohly být monofyletické (Obr. 2) (Vink & Mitchell 2002). Pro molekulární fylogenetiku se jeví jako nejvhodnější sekvenování 12S rDNA, v případě studií v rozsáhlejší měřítku je užitečnější sekvenování většího množství genů, například mitochondriálních genů pro 12S rDNA a NADH1, a jaderný gen pro 28S rRNA (Zehethofer & Sturmbauer 1998; Murphy et al. 2006).



Obr. 1: Fylogenetická rekonstrukce čeledi Lycosidae (Dondale in Murphy 2006).

V posledních desetiletích vyšlo několik revizí slíďáků rodu *Alopecosa*. Evropská revize (Lugetti & Tongiorgi 1969) je nejstarší, a navazuje na studium slíďáků, které má v Evropě dlouhou tradici. Obsáhlou revizi severoamerických slíďáků rodu *Alopecosa* zpracovali Dondale & Redner (1979), o jeho korejských zástupcích pojednává Paik (1988) a japonské pavouky tohoto rodu zrevidoval Tanaka (1992). Práce rumunských arachnologů zahrnuje všechny slíďáky Rumunska (Fuhn & Nicolescu-Burlacu 1971), o německých, českých, švédských a rakouských slíďácích existují podrobné publikace od známých autorů (Dahl 1908; Dahl & Dahl 1927; Miller 1971; Thaler & Buchar 1994; Almquist 2005). Nutno zmínit i český Katalog pavouků, který obsahuje mimo jiné velmi cenná a bohatá faunistická data (Buchar & Růžička 2002; Růžička & Buchar 2008). V současné době by ale bylo potřeba podrobit systematiku tohoto rodu dalšímu výzkumu, a to proto, že ve východní Evropě dochází stále k popisům nových druhů (Nadolny & Kovblyuk 2011).

V celosvětovém měřítku má rod *Alopecosa* holarktické rozšíření, jeho zástupce najdeme v Severní Americe, v Evropě a sahají až na Arabský poloostrov a do Orientu (Chen et al. 2000).



Obr. 2: Fylogeneze střeoevropských slíďáků (Zehethofer & Sturmabauer 1998).

2. Ekologie

Ekologie slíďáků tvoří zvláštní kapitolu, která je v mnoha ohledech unikátní. Zástupce této čeledi najdeme téměř po celém světě, od pouští po mokřady a od nížin po hory. Možná právě proto přitahuje čeleď Lycosidae už tak dlouhou dobu pozornost arachnologů. Dalším důvodem může také být, že slíďáci jsou ve střední Evropě nejhojnější pavouci, nalézt se dají téměř všude, jen v temných lesích nejsou běžní (Thaler & Buchar 1994).

Životní strategie slíďáků jsou velmi rozmanité, známe druhy které si stavějí pavučinové sítě, druhy žijící v norách, a nebo vagrantní druhy. Známe druhy dorůstající několikacentimetrové délky těla, i druhy miniaturní. Příkladem může být náš největší slíďák *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) a jeho protějškem drobný druh *Aulonia albimana* (Walckenaer, 1805). S obřimi slíďáky můžeme snadno srovnávat i naše zástupce rodu *Alopecosa*, protože druhy jako *A. fabrilis* nebo *A. schmidtii* (Hahn, 1835) dorůstají také úctyhodných rozměrů, a s délkou těla ke dvěma centimetrům je řadíme mezi největší zástupce naší arachnofauny.

Velkou rozmanitost v ekologii je možno spatřit i v rámci rodu *Alopecosa*. U nás žijí druhy, které přezimují poprvé jako nymfy, podruhé jako dospělci, nebo druhy, které přečkají obě dvě zimní období jako nymfy. Velmi zajímavá je vazba na prostředí, ve kterém druhy tohoto rodu žijí. Najdeme je na mnoha rozličných habitatech od vyprahlých skalních stepí, přes borové lesy až po podmáčená rašeliniště (Tab. I).

2.1. Způsob života

Slíďáci si až na několik výjimek nestavějí sítě ani pavučinová hnízda. Často si ovšem v půdě nebo pod kameny hloubí noru, kterou si zpravidla vypřádají pavučinou. Mladí jedinci obvykle žijí jako epigeičtí lovci a nory k životu nepotřebují. Stejně jsou na tom dospělí samci, jejichž hlavním posláním je spářit se s co největším počtem samic a mít co nejbohatší potomstvo. Tráví proto takřka celý svůj život procházením po okolí a hledáním samice. Dospělé samice bývají naopak sedentární a na své nápadníky čekají v norách, přičemž přední nohy mají vystrčené na povrch a číhají na kolemjdoucí kořist. V norách také staví kokony, o které pak pečují (Dahl 1908).

Většina našich zástupců rodu *Alopecosa* preferuje suchá stanoviště, často je během jarních a letních měsíců pozorujeme, jak pobíhají po skalních stepích a podobných

nezastíněných plochách. Druhy jako *A. solitaria* (Hermann, 1879), *A. cursor* (Hahn, 1831), *A. schmidti*, *A. trabalis* (Clerck, 1757) a *A. sulzeri* (Pavesi, 1873) jsou na xerothermní prostředí (zvláště skalní stepi a lesostepi) velmi pevně vázány, proto se u nás většinou vyskytují pouze na několika nevelkých lokalitách na jižní Moravě a v Českém krasu. Další skupina druhů, kam řadíme například slídáky *A. accentuata*, *A. aculeata* (Clerck, 1757), *A. cuneata* (Clerck, 1757), *A. pulverulenta* (Clerck, 1757) a *A. striatipes* (C. L. Koch, 1837), není (snad jen s výjimkou, kterou je *A. striatipes*) až tolik stenoekní jako předchozí skupina. Jedinci těchto druhů se dají nalézt na širším spektru stanovišť a zdá se, že nejvíce preferují sušší louky a lesní stepi (Tab. I). Na okrajích světlých jehličnatých lesů se někdy vyskytuje druh *A. inquilina* (Hofmann & Haupt 1990; Thaler & Buchar 1994).

Mezi slídáky žijící ve vlhčím prostředí řadíme druhy *A. pinetorum* (Thorell, 1856) a *A. taeniata* (C. L. Koch, 1835). Oba druhy často žijí na rašeliništích, kde za dne pobíhají po podmáčených trsech rašeliníku. *A. taeniata* se ovšem vyskytuje i na lesních světlinách (Kůrka 1995a).

U nás žijí dva druhy rodu *Alopecosa*, jejichž stanovištěm jsou písčiny. Jedním z těchto druhů je *A. psammophila* Buchar, 2001, druhým *A. fabrilis*. Druhem *A. psammophila* se blíže zabývali maďarští arachnologové Szinetár et al. (2005). Tento druh byl nalezen na dvou lokalitách u nás, na jedné na jihu Slovenska a ve třech areálech (čítajících 17 menších lokalit) v Maďarsku (Buchar 2001; Szinetár et al. 2005). *A. psammophila* je na stanovištích nejčastěji nalézána s druhy *A. cursor*, *Xysticus ninni* Thorell, 1872 a *Zelotes longipes* (C. L. Koch, 1866), které mají podobné environmentální potřeby (Szinetár et al. 2005). *A. cursor* bývá označován za psammofilní druh, ovšem jiné prameny tvrdí, že tento druh zdaleka není vázaný na písčiny (Szinetár et al. 2005 kontra Buchar & Růžička 2002). O druhu *A. fabrilis*, který je hojnější ve Velké Británii a Skandinávii (Roberts 1995; Almquist 2005), učinil velmi zajímavá pozorování Nielsen (1932). Ve volné přírodě si tento druh staví nehluboké, pavučinou vypředené nory, umístěné v písčitém podloží. Pokud se vchod do nory nenachází pod kamenem (jak se nezdívka stává), je vstupní otvor přepředěn vrstvou pavučiny a zamaskován kousky detritu a vegetace. Jestliže se v okolí nory žádná vegetace nenachází, nahrne pavouk na pavučinovou vrstvu písek, čímž činí noru prakticky neobjevitelnou. V noře slídáči pečují o své velké kulovité bílé kokony (Nielsen 1932).

Lze očekávat, že nory si staví většina druhů rodu *Alopecosa*, a to přinejmenším během doby, kdy pečují o kokon (Almquist 2005). Prokazatelně se jedná o druhy *A. aculeata*, *A. cuneata*, *A. fabrilis*, *A. inquilina*, *A. striatipes* a *A. trabalis* (Tab. II). Další druhy, jako například *A. schmidti*, byly v přírodě spatřeny pod kameny. Přesto jsou ale běžně nacházeny

samice, které s kokony volně pobíhají, jako je tomu například u druhu *A. aculeata* (Nielsen 1932). Pokud je známo, slíďáci rodu *Alopecosa* mají denní aktivitu (Tab. II).

2.2. Fenologie

V rodě *Alopecosa* pozorujeme velkou diverzitu aktivity v jednotlivých ročních obdobích. Vývojový cyklus je zpravidla dvouletý, ovšem jsou poznatky i o druzích s jednoletými cykly, jako tomu je u řeckého druhu *Alopecosa dryada* Cordes, 1996 (Cordes 1996). V případě slíďáků s dvouletým cyklem rozlišujeme dva hlavní trendy v závislosti na přezimujícím stadiu. Prvním případem jsou jedinci stenochronních druhů, kteří dospívají obvykle na jaře, rozmnoží se, rodičovská generace koncem léta vymře a přezimují juvenilní jedinci. Druhým případem jsou diplochrovní druhy, které dospívají později, rozmnoží se na podzim a na jaře, přezimují jako dospělci a na jaře či v létě následujícího roku vytvoří jeden až dva kokony. Největší aktivitu pozorujeme na přelomu jara a léta, když je dostatek potravy a když bývají obě pohlaví dospělá. Většina našich zástupců rodu *Alopecosa* je stenochronní, s obdobím rozmnožování na jaře (např. *A. aculeata*, *A. cuneata*, *A. cursor* a další) (Tab. II). Slíďáci rodu *Alopecosa* pravděpodobně nejsou aktivní v zimě, přinejmenším o dospělých jedincích takové informace chybí (Aitchison 1984).

Tabulka 1: Fenologie našich zástupců rodu *Alopecosa* a *Alopecosa barbipes* (Sundevall, 1833). Vybarvené pole znázorňuje pozorování dospělých jedinců v daném měsíci (Dahl 1908; Nielsen 1932; Cordes & Helversen 1990; Almquist 2005; Szinetár et al. 2005; Košulič & Hula 2011)

Druh/měsíc	<i>A. accentuata</i>		<i>A. aculeata</i>		<i>A. barbipes</i>		<i>A. cuneata</i>		<i>A. cursor</i>		<i>A. fabrilis</i>		<i>A. inquilina</i>		<i>A. pinetorum</i>		<i>A. psammophila</i>		<i>A. pulverulenta</i>		<i>A. schmidtii</i>		<i>A. solitaria</i>		<i>A. striatipes</i>		<i>A. sulzeri</i>		<i>A. taeniata</i>		<i>A. trabalis</i>	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
I.																																
II.																																
III.																																
IV.																																
V.																																
VI.																																
VII.																																
VIII.																																
IX.																																
X.																																
XI.																																
XII.																																

2.3. Reliktní a vzácné druhy

Naši zástupci rodu *Alopecosa* se vyznačují tím, že jsou vázáni na v České republice méně běžné habitaty, které jsou na našem území rozsety ostrůvkovitě. Řada druhů je u nás proto velmi vzácná a ohrožená (Tab. I). Typickým příkladem je recentně popsáný panonský endemit *Alopecosa psammophila*, který je vázaný striktně na teplé nezastíněné písčité duny s nízkou vegetací. Podobně je na tom *Alopecosa fabrilis*, velký druh, který byl u nás nalezen pouze na několika malých chráněných lokalitách na Kokořínsku (Kůrka et al. 2006). Během posledních let už se ale přítomnost tohoto druhu v České republice nepodařilo prokázat.

Dalším vzácným zástupcem rodu *Alopecosa* na našem území je *Alopecosa pinetorum*. Tento druh byl u nás pravděpodobně v dřívějších dobách hojnější, ale po oteplení, které nastalo s koncem glaciálů, zůstal pouze v refugiích v Jeseníkách, Jizerských a Orlických horách. Že se jedná o glaciální reliktní, také podporuje fakt, že v severní Evropě není nacházen v tak vysokých nadmořských výškách jako v České republice. Spolu s druhem *A. taeniata* a dalšími slídáky (například *Arctosa alpigena lamperti* Dahl, 1908) je nalézána na horských rašeliništích (Kůrka 1994, 1995b), což je velmi pozoruhodné, zvláště vezmeme-li v potaz, že většina ostatních druhů rodu *Alopecosa* preferuje xerothermní prostředí, například skalní stepi (Tab. I). Oproti tomu druhy jako *A. cuneata* a *A. pulverulenta* jsou poměrně hojné a nečiní žádné větší obtíže je v jarních měsících nalézt na vyhřátých loukách, které na našem území nejsou vzácností.

3. Epigamní chování

Epigamní chování pavouků zajímá arachnology už dlouhou dobu mimo jiné proto, že je velmi rozmanité a existuje několik různých typů projevů. U pavouků se také často setkáváme s kanibalismem (u slíďáků v menší míře), takže je potřeba posilovat během námluv komunikaci mezi jedinci (Stratton et al. 1996). Námluvy můžeme definovat jako ritualizované chování, které předchází kopulaci. Jeho nejdůležitějším úkolem je zamezit mezidruhovému křížení a kanibalismu a umožnit samci prezentaci kvality svých genů. U pavouků se během evoluce vyvinuly rituály, které slouží právě k prezentaci takovýchto informací.

Pavouci jsou gonochorističtí živočichové, kteří se rozmnožují sexuálně a až na několik výjimek jsou samci menší než samice. Samičí pedipalpy jsou v podstatě jen zkrácené kráčivé končetiny, kterým chybí metatarsus. Samčí pedipalpy mají ale výrazně přeměněný tarsální článek, nazývaný cymbium, na němž je přítomný bulbus, který slouží ke skladování a přenosu spermií (Buchar & Kůrka 2001). Taková modifikace pedipalpů je zcela unikátní (Foelix 2011). Entelegynae bývají vybaveni ještě tibiální apofýzou na pedipalpu. U slíďáků ale tibiální apofýzy chybí. Detailněji je morfologie pohlavních orgánů popsána v kapitole 4.1.

Chování samců se po dosažení dospělosti zásadně mění. Po poslední ekdyzi opouštějí úkryt nebo pavučinu a vydávají se hledat samici, která bývá sedentární. Nicméně i aktivita samice během námluv je důležitá, jelikož tím samice může dávat samci najevo, že je ochotná se pářit (Foelix 2011). Epigamní chování slíďáků sestává z několika složek a společně se skákavkami (Salticidae) jsou jejich námluvy nejkompexnější mezi pavouky. Od ostatních pavouků se liší zejména začleněním vizuálních vjemů do námluv, což nabízí vedle seismických a chemických signálů velký prostor pro pestré a bohaté rituály (Platnick 1971). Slíďáci mají relativně dobře vyvinutý zrak (Clemente et al. 2010). Schopností zraku u pavouků se zabýval německý arachnolog Homann (např. 1971), který ale poukazuje na to, že pavouci jsou schopni vnímat i pomocí zvláštních štěrbínovitých orgánů. Vzhledem k tomu, že jsou jeho publikace psány v němčině, zůstávají bohužel neznámé pro zámořské autory, a proto na jeho dílo současní autoři nenavazují. Zrak slíďáci uplatňují při lovu potravy a při námluvách. Velkou roli přitom hraje i dobré olfaktorické vnímání.

3.1. Evoluce a role námluv

Námluvy tvoří nezbytnou součást života pavouků, neboť jsou velmi důležitým chováním, které zamezuje mezidruhovému křížení a pomáhá jedincům obou pohlaví posoudit kvalitu svého protějšku. Chování spojené s rozmnožováním pavouků dělíme do tří fází: přečerpání spermatu z varlat do bulbů pomocí speciální pavučiny (spermweb), námluvy a kopulace. Spermatickou pavučinu samec slíd'áka upřede po poslední ekdyzi, je hustá a má obvykle obloukovitý tvar (arc web). Po upředení pod ni vlezte nohama vzhůru, aby se genitálem na spodní straně zadečku dotýkal spodní strany sítě. Během toho vyloučí na pavučinu kapičku spermatu, vyleze zpod sítě a vlezte na ní, přičemž nasává kapičku spermatu oběma bulby. O kopulaci pavouků se zmíním v další kapitole.

Námluvy (které jsou už z podstaty ritualizované) sestávají z opakovaných a posloupných akcí, které předcházejí kopulaci a slouží jako spouštěč podobných akcí u jedince opačného pohlaví. Námluvy jsou nápadné jak pro člověka, tak pravděpodobně i pro predátory a parazity, a staví oba účastníky do ohrožení. Proto musí mít značnou selekční výhodu oproti situaci, kdy k sobě oba jedinci před pářením přistupují pasivně (Platnick 1971). Bristowe & Locket (1926) předpokládají, že námluvy mají dvě funkce: zaprvé zajistit, že samice samce rozpozná a jsou tudíž potlačeny její lovecké pudy, a zadruhé stimulovat samici k páření. Jiní autoři ale k tomu měli výhrady. Tvrdí, že rozpoznání není důležité, protože potlačení predace přímo koreluje se stimulací samice (Savory 1928, Crane 1949 in Platnick 1971). Všichni tři ale vidí námluvy pouze jako jednostrannou aktivitu – snahu samce stimulovat samici. Tinbergen (1954) in Platnick (1971) ovšem říká, že námluvy obratlovců fungují na principu spouštěčů, že provádění námluv jedním jedincem slouží k tomu, aby vyvolalo odpověď u druhého pohlaví, což spustí další odpověď u prvního jedince. Funkce námluv u obratlovců (které jsou však aplikovatelné i na pavouky) vidí ve čtyřech zásadních bodech, kterými jsou synchronizace rozmnožovacích aktivit, orientace jednotlivců, potlačení nesexuálních projevů a zajištění kopulace mezi konspecifickými jedinci (zamezení křížení). Pointa je v tom, že kombinace těchto čtyř funkcí má dostatečnou hodnotu na to, aby převážila selekční tlak proti příliš nápadnému chování, a tedy že námluvy se vyvinuly v systém spouštěčů, který závisí na interakcích mezi samcem a samicí.

Platnick (1971) se pokouší rekonstruovat fylogenezi pavouků na základě toho, co je prvním spouštěčem samčího chování. Vytvořil proto tři kategorie:

1) Epigamní chování samce je spouštěno poté, co se dotkne samice. Do této kategorie řadí mygalomorfní a další haplogynní pavouky, vidí toto chování jako nejbazálnější.

2) Spouštěčem pro samčí chování jsou feromony nebo chemotaktické stimuly, které je mezi sebou těžké rozlišit. Patří sem někteří mygalomorfní pavouci, araneomorfní pavouci žijící v pavučinách, a některé čeledi pavouků, žijících převážně jako epigeičtí lovci – například Lycosidae.

3) Samci, kteří rozpoznají samici zrakem. Tuto kategorii prohlašuje za nejpokročilejší a řadí do ní jen (podle současné taxonomie) dvě čeledi labidognátních pavouků – Oxyopidae a Salticidae. Pavouci těchto čeledí mají nejkompexnější námluvy.

Platnickova (1971) práce o evoluci námluv u pavouků, zejména její část, která se pokouší vysvětlit fylogenezi pomocí tří výše uvedených kategorií spouštěčů, byla ale vzápětí zpochybněna manžely Robinsonovými, kteří ji považují za velmi nekorektní a všechny tři kategorie označili za umělé, čili zcela nevhodné pro jakékoliv rekonstrukce fylogeneze (Robinson & Robinson 1972).

Co se týče původu pavoučích námluv, existuje mnoho teorií. Montgomery (1910) vidí původ námluv v obranném postavení a v pohybech vzniklých z fyziologického vzrušení. Berland (1927) in Platnick (1971) považuje námluvy pouze za projev fyziologického vzrušení, Bristowe & Locket (1926) se zase domnívají, že se námluvy vyvinuly z chemotaktických tápavých pohybů. Teorie fyziologického vzrušení se zdají být nepravděpodobné, stejně jako teorie o vzniku námluv z obranného postavení (Montgomery 1910). Většina současných autorů se přiklání k názoru Bristowe & Locket (1926), tedy že námluvy se vyvinuly z tápavých pohybů, kdy samec prochází po okolí a s nataženými nohama „očichává“ substrát. Toto chování pozorujeme i u nejbazálnějších skupin pavouků, což tuto teorii podporuje (Platnick 1971).

Samice slídáků rodu *Alopecosa* se během námluv až na výjimky aktivně neprojevují. Jediné chování, které je pro všechny samice společné, je patrné, až když je samec „přesvědčí“ o tom, že přísluší k tomu samému druhu, a že může do další generace poskytnout kvalitní geny. Takto receptivní samice zaujmou pářící polohu, to znamená, že se přikrčí k zemi a nohy stáhnou k sobě, čímž samci umožní, aby na ně vylezl a oplodnil je (Vaccaro et al. 2010). Pro pavouky žijící v norách je ale aktivita samice důležitá, během námluv se projevují údery předními končetinami o zem a dávají tak samci najevo svolnost ke kopulaci. Toto chování

pozorujeme zejména u bazálnějších skupin mygalomorfních pavouků, ale i u mnohých aranaeomorfních. Vzhledem k tomu, že i několik druhů rodu *Alopecosa* žije v norách, je pravděpodobné, že se samice budou projevovat podobně. Design pokusů, zkoumajících epigamní chování ale není dokonalý, takže tyto informace v publikacích schází (Dahlem et al. 1987).

3.2. Mechanismy rozeznání opačného pohlaví

Mnoho zvířecích signálů, zejména těch, které mají najít a přilákat opačné pohlaví, je multimodální, což znamená, že se skládá ze dvou a více složek (Rypstra et al. 2009). V případě slíd'áků pokládáme za nejdůležitější tři smysly: zrak, olfaktorické vnímání a seismické vnímání. Na signály by se mělo nahlížet integrovaně, a ne na každý zvlášť. Různé vjemy se totiž navzájem ovlivňují, spouštějí se a vyvíjejí se společně. Hebets (2004) vylučuje, že by vizuální a vibrační signály fungovaly navzájem jako záloha v závislosti na prostředí (například že by za tmy, kdy je zrak omezený, byly silněji vnímány vibrace, nebo že by za světla naopak byly důležitější vizuální aspekty námluv). Ve své studii o druhu *Schizocosa uetzi* Stratton, 1997 tvrdí, že jednotlivé signály nejsou nezávislé, ale navzájem spolu interagují, a to tak, že samčí vibrace fungují jako spouštěč pro to, aby samice začala vnímat i jeho pigmentaci kutikuly na tibiích (jakožto signál určený pro zachycení zrakem). Pokud samce připustíme k samici v prostředí, ve kterém se vibrace nemohou šířit, bude ho samice vnímat pouze zrakem a bude reagovat mnohem méně pravděpodobně. Autorka se domnívá, že zrak je omezen jen na jakousi nezbytnou hranici a potřebuje teprve impuls, aby byl spuštěn naplno.

Je možné, že vibrace jsou rozeznávány neustále a pavouk jejich pomocí vnímá dění okolo sebe – na zemi. Seismické vlny ho informují o přítomnosti predátora, nebo jedince opačného pohlaví. Oproti tomu předejít nebezpečí od predátora shora mají na starost oči. Funguje zde nejspíše evoluční omezení (constraints) v tom smyslu, že zachytí-li pavouk vibrace, začne se naplno dívat dopředu, ale zároveň nemůže sledovat dění nad sebou, což bylo podpořeno pokusy (Hebets 2004). Během námluv je totiž samice mnohem méně ostražitá a nechá se shora snadno přiklopit zkumavkou, která má symbolizovat predátora.

Dalšími pokusy s pavouky rodu *Schizocosa* Chamberlin, 1904 byla podpořena teorie pohlavního výběru (McClintock & Uetz 1996; Hebets & Uetz 2000; Hebets 2004; Uetz & Norton 2007). Samicím byli promítáni samci s digitálně vylepšenými sekundárními

pohlavními znaky (Obr. 10) (tj. chomáčky chloupků na tibiích), zároveň ale byl za zástěnou přítomen vibrující samec. Samice signifikantně preferovaly promítané samce s nápadně zvětšenými znaky. Jiných výsledků bylo dosaženo v dřívější studii (Hebets & Uetz 2000), ale ty budou velmi pravděpodobně zkreslené. Samicím totiž byli pouze promítáni samci, ale skuteční samci, kteří by poskytovali vibrace, nebyli při pokusu použiti. Je proto možné, že samice o promítaných samcích ani nevěděly, a proto nemohly reagovat (Hebets & Uetz 2000).



Obr. 10: Ukázka pokusů se slíďáky rodu *Schizocosa*. Samice má možnost výběru mezi dvěma promítanými samci s digitálně upravenými končetinami (Uetz from Foelix 2011).

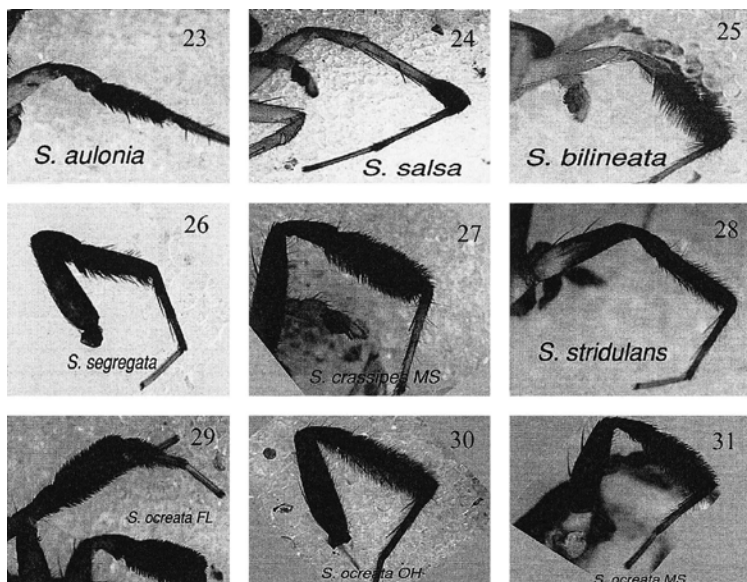
U rodu *Alopecosa* lze očekávat velmi podobné principy, jelikož u příbuzného rodu *Schizocosa*, který patří do stejné podčeledi, jsou vyvinuty téměř totožné sekundární pohlavní znaky. Mechanismy vzniku těchto znaků by tudíž měly být stejné. Namátkou vyjmenujme například chomáčky tibiálních chloupků u druhu *A. barbipes*, které jsou samicím během námluv vehementně ukazovány (Cordes & von Helversen 1990), podobně jako kontrastně zbarvené články prvního a druhého páru končetin u druhů *A. pulverulenta*, *A. cuneata*, *A. accentuata* a dalších (Dahlem et al. 1987) – opět nelze přehlédnout paralelu s rodem *Schizocosa*.

Studium námluv slíďáků rodu *Alopecosa* bylo v minulosti zaměřeno zejména na druh *A. cuneata* a je tedy známo mnoho aspektů, které se na nich podílejí. Proto se o jeho epigamním chování zmiňuji ve více následujících kapitolách.

3.2.1. Morfologie samčích končetin

Jelikož mají slíďáci relativně dobrý zrak, využívají ho i při námluvách. Pro samce je nejdůležitější zajistit přítomnost svých genů v dalších generacích, proto je klíčové, aby ho samice před pářením bezpečně rozeznala a nechala se oplodnit. První a druhý pár samčích kráčivých končetin značně podléhá pohlavnímu výběru. Na předních dvou párech nohou se proto u samců několika druhů slíďáků vyvinuly specifické struktury, které slouží jako jeden ze znaků, díky kterým samice zjistí příslušnost samce ke svému druhu. Tento jev je velmi

důkladně studován u nearktických slíďáků rodu *Schizocosa*, jehož zástupci jsou různými morfologickými strukturami v podobě chomáčků chloupků (tufts) vybaveni velmi často (Obr 3). Podobnou roli hraje také kontrastní zbarvení některých článků končetin. Původ těchto znaků můžeme hledat v samotných námluvách. Jak již bylo zmíněno v kapitole 3.1., samci při postupu k samici často zdvihají přední končetiny, aby se případně ubránili výpadu samice. Ventrální strana nohou je proto pro samici dobře viditelná a vlivem pohlavního výběru se u samců začaly tvořit různé druhově specifické struktury (Stratton 2005). Během pokusu, při kterém byli samicím rodu *Schizocosa* na monitoru promítáni samci s různě upravenými končetinami, bylo totiž prokázáno, že samice slíďáků preferují samce s výraznějšími, až abnormálně zvětšenými znaky, jako jsou právě chomáčky chloupků. Vliv a směr pohlavního výběru je tedy zcela zřejmý (McClintock & Uetz 1996).



Obr. 3: Chomáčky (tufts) na tibiích prvního páru končetin u několika druhů rodu *Schizocosa* (Stratton 2005).

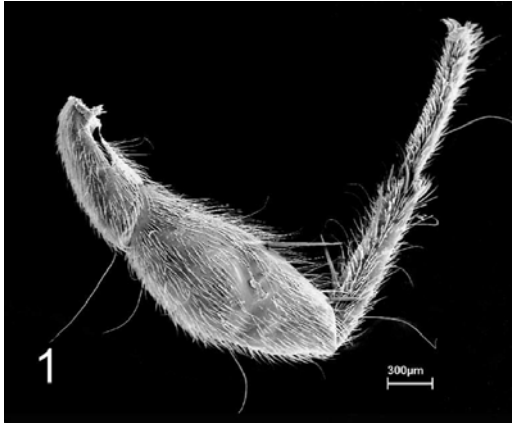
U našich zástupců rodu *Alopecosa* pozorujeme několik různých struktur a stupňů kontrastního zbarvení prvních dvou párů kráčivých končetin. Všechny z nich mají uplatnění během námluv. Druhy jako *Alopecosa taeniata* a *A. cursor* postrádají jakékoliv tyto struktury i zbarvení, mají také nejjednodušší námluvy zdánlivě bez výrazných projevů – i to ale právě může být samotným rituálem námluv (Eason 1969). Samci těchto druhů se během námluv k samici pouze rychle přiblíží a ihned se snaží o kopulaci, vizuální signály u nich nejspíše nehrají významnou roli. Samci druhů *A. pulverulenta*, *A. accentuata* a *A. aculeata* mají kontrastně zbarvené články předních končetin, u druhu *A. pulverulenta* tím myslíme tmavě pigmentovaný femur, patellu a tibií na prvním a druhém páru kráčivých končetin. *A. aculeata* má tmavé femury na druhém páru nohou a femury, tibiie a patelley na prvním páru nohou,

A. accentuata má tmavé pouze femury a patelly na prvním páru nohou (Almquist 2005). U druhu *A. accentuata* stojí za zmínku podobnost s druhem *A. barbipes*, který obývá v Evropě území s oceánickým klimatem, kdežto *A. accentuata* upřednostňuje kontinentální, sušší klima. Svého času byly oba druhy pokládány za jeden, ovšem posléze se zjistilo, že se jedná o parapatrické blízké příbuzné, a tudíž velmi podobné druhy (sibling species). Rozdíly mezi těmito dvěma druhy hledejme zejména mezi samci – *A. barbipes* má na tibiích hustý chomáček chloupků (Obr. 4), který také dává během námluv na odívání zdviháním těla a předních končetin. U druhu *A. accentuata* nalezneme místo chomáčeků jen kontrastní zbarvení. To pokládal Dahl (1908) pouze za vnitrodruhovou variabilitu, což se ukázalo jako mylné. Rozdíly v genitálu u obou pohlaví nejsou signifikantní, odlišnosti pozorujeme pouze v ekologii, epigamním chování a lehce odlišně zbarvených chlupcích po celém těle, což ovšem u jedinců fixovaných v alkoholu nelze rozpoznat. Cordes & von Helversen (1990) také dále tvrdí, že druh *A. barbipes* je diplochonní a *A. accentuata* stenochonní. Proto označili oba druhy jako samostatné. Tato hypotéza byla později posílena díky sekvenování DNA 12S ribozomální podjednotky (Vink & Mitchell 2002).

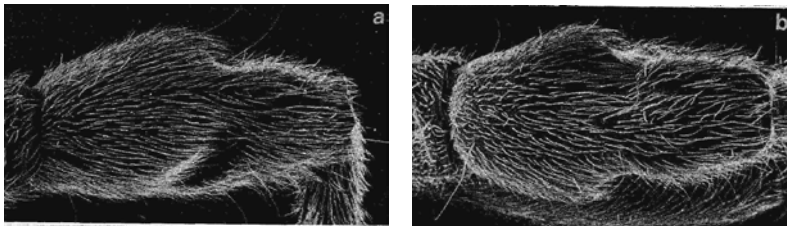


Obr. 4: Samec druhu *Alopecosa barbipes* s viditelnými chomáčky na prvním páru končetin (Schmitt 2008).

Zcela odlišnou a pro rod *Alopecosa* unikátní modifikaci mají samci druhu *A. cuneata*. Na tibiích prvního páru nohou jsou vytvořené zvláštní ztlustěliny (Obr. 5), které hrají při námluvách klíčovou roli. Tyto ztlustěliny jsou silně sklerotizované a po stranách mají zářezy, do kterých přesně zapadnou chelicery samice (Obr. 6). Uvnitř tibie nalezneme zvětšenou žlázu produkující hormony, které jsou na povrch uvolňovány velmi četnými póry. Na povrchu zářezů ale póry ani chloupky nenalezneme (Kronstedt 1986).



Obr. 5: Přední končetina druhu *Alopecosa cuneata* s nápadnou ztluštěninou (Framenau & Hebets 2007).



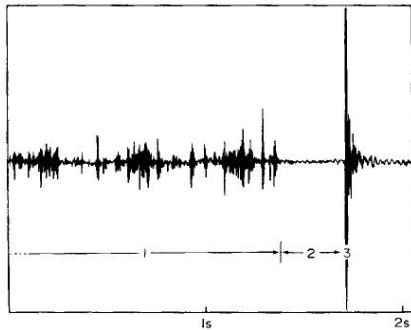
Obr. 6: Ztluštěniny na tibiích prvního páru končetin u druhu *Alopecosa cuneata*. A: dorsálně – laterální pohled, B: dorsální pohled (Dahlem et al. 1987).

3.2.2 Akustické projevy

Mezi složky multimodální signalizace řadíme akustické projevy. Pavouci jsou schopni vnímat a rozlišovat vibrace vzduchu i podkladu o různých frekvencích. Zvuk vnímají pomocí trichobotrií, šterbinovitých a lyrovitých orgánů (Barth 2001). Stridulaci můžeme pozorovat buďto u obou pohlaví, v tom případě slouží většinou k zastrašení predátora, jako je tomu například u čeledi Theraphosidae. Schopnost stridulace u obou pohlaví se také pravděpodobně týká druhu *Antistea elegans* (Blackwall, 1841) z čeledi Hahniidae, přičemž stridulace vzniká třením anteriorní strany abdomenu o posteriorní povrch cephalothoraxu (van Helsdingen 1963). Sklípání čeledi Theraphosidae o sebe třou výrůstky na chelicérách a maxilách a vzniká šustivý až chřestivý zvuk, který je zvláště účinný v kombinaci s obranným postojem. Další variantou je přítomnost stridulačních orgánů jen u samce, přičemž u samice nenalezneme nic, nebo pouze rudiment. To je právě případ slídáků a také čeledí Linyphiidae a Theridiidae, kdy samec během námluv striduluje pomocí chelicér (Bristowe & Locket 1926). Podobný způsob využívají také některé příčnatky rodu *Hahnia* C. L. Koch, 1841 (Jocqué & Bosmans 1982).

Rozlišujeme tři základní způsoby, jakými slídáci vydávají zvuk. Jeden z nich jsou rychlé nárazy končetin o podklad (perkuse). Druhým jsou nárazy zadečkem o substrát (tremulace). Třetím způsobem je tření částí těla o sebe (stridulace) (Elias et al. 2006). Dospělí

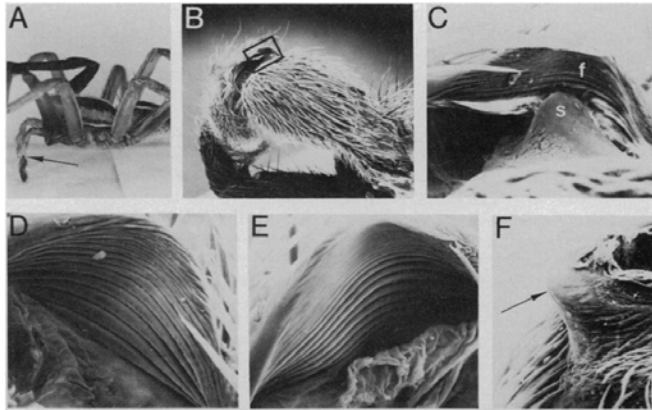
samci druhů *Alopecosa pulverulenta*, *A. aculeata* a *A. trabalis* během námluv naráží zadečkem nebo celým tělem o podklad (Obr. 7), což vyvolává vibrace, na které může samice reagovat. Toto chování bývá označováno jako „abdominal tapping“. *A. trabalis* se od zbývajících dvou druhů s těmito projevy liší tím, že před dopadem zadečku na podklad nezdvihá tělo. U druhu *A. aculeata* pozorujeme skutečnost, že chloupky na samčím cymbiu, sternu a coxách jsou odlišné od dalších druhů. Mají spíše kyjovitý tvar, jsou pevnější, širší a kratší (Obr. 13). Má se za to, že díky této struktuře vzniká při úderu těla o podklad hlasitější zvuk a silnější vibrace, a to dává samci možnost intenzivnějších projevů, které samice snáze zachytí (Kronestedt 1990). U téhož druhu byly vibrace makadly i údery zadečkem zaznamenány oscilogramem (Buckle 1972).



Obr. 7: Oscilograf znázorňující vibrace samce *Alopecosa aculeata*. Část 1 ukazuje škrábání makadly, část 2 zaznamenává vztyčování pavouka a během části 3 dojde k nárazu těla o zem (Kronestedt 1990).

Dalším akustickým projevem je tzv. „palpal drumming“ nebo „palpal scrapping“. Jedná se o tření, případně bubnování makadly o substrát, což vyvolává zvuk, který je stejně jako abdominal tapping slyšitelný i pro lidské ucho, a to i na několik metrů. Předpokladem pro to je ale správný podklad, například suchý list. Rychlé pohyby makadel s častým třením o substrát jsou jedny z úvodních samčích projevů na začátku námluv. Dřívější autoři předpokládali u slídáků schopnost stridulace, jelikož zvuk bylo slyšet, ačkoliv pavouk o podklad netřel žádnou částí těla. Později se tato schopnost opravdu potvrdila a Rovner (1975) po pokusech na slídákovi *Rabidosa rabida* (Walckenaer, 1837) a dalších osmi druzích vysokorychlostní kamerou zjistil, že samci velmi rychle pohybují makadly, a zvuk vzniká, i když se přitom nedotýkají podkladu. Zkoumáním morfologie pedipalpů zjistil přítomnost stridulačního orgánu, který se nacházel mezi tarsem a tibií. Jeho funkce spočívala na principu tvrdého výrůstku, trsátka, který pohybem článků makadla přejížděl napříč po políčku s drážkami (pars stridens), podobně jako když se hraje na valchu (Obr. 8). Účinek tohoto projevu ještě zesilují tarzální chloupky, které přenáší vibrace i na podklad. Pokusy bylo totiž zjištěno, že pavouci reagují lépe na vibrace přenášené podkladem než na vibrace přenášené vzduchem (zvuk). Zcela jedinečný stridulační orgán byl v nedávné době objeven

u čínského slíd'áka *Arctosa vaginalis* Yu & Song, 1988. Samci tohoto druhu mají na anterio-laterální straně chelicer vroubky (stridulatory files), o které pravděpodobně třou hřebínky na prvním páru kyčlí. V celé čeledi Lycosidae do té doby nebyl zjištěn žádný stridulační orgán, který by se nacházel na chelicerách (Wang et al. 2012). U rodu *Alopecosa* dosud podobné struktury nejsou známy, přesto je ale pravděpodobné, že je stridulační orgán přítomen, jen o tom dosud nejsou publikované záznamy.



Obr. 8: Stridulační orgán druhu *Rabidosa rabida*. A: laterální pohled na pavouka, B–F stridulační orgán (B,C: celkový pohled, D,E: pars stridens, F: „trsátka“) (Rovner 1975).

3.2.3. Olfaktorické signály

Olfaktorické signály hrají jakožto jedna ze složek multimodální signalizace při námluvách velmi důležitou roli. Samci mnoha živočišných druhů jsou limitováni náročností a časem, který je potřeba k nalezení jejich protějšku. Samci takových druhů jsou nejspíš selektováni pro to, aby dokázali zužitkovat jakoukoliv stopu, která by je k samici mohla dovést (Roberts et al. 2006). Dospělí samci chodí volně po habitatu a hledají samice. Jeden z prvních důkazů přítomnosti samice, na který narazí, je pavučina, kterou za sebou samice pokládá. Z ní se uvolňují feromony, které samec zachytí. Jakmile tuto pavučinu nalezne, začne se projevovat i dalšími způsoby (vizuálně, seismicky), pavučinu sleduje, a může tak dojít až k samici. Další feromony jsou vylučovány póry na integumentu samice, o těch se samec dozví, až když se k samici přiblíží na dotyk. Je podle toho schopen poznat, zda už je samice spářená a zda je dospělá, čili feromony mu dají informace o její receptivnosti k páření. Jiné feromony pokládá samice přímo na podklad a další vysílá do vzduchu, odkud jsou roznášeny. Chemosensitivní chloupky jsou velmi hojné na končetinách a pedipalpech, nejvíce jich nalezneme právě u dospělých samců; nedospělí samci, samice a nymfy mají takových chloupků méně.

Olfaktorické signály fungují jako velmi přesný mechanismus na rozeznání příslušnosti ke konspecifickému druhu.

Alopecosa cuneata má na tibiích prvního páru nohou velmi nápadné ztluštění, o jejichž funkci se nic netušilo, dokud nebylo pozorováno páření. Samice se před kopulací aktivně zúčastňuje námluv (což je u slíďáků velmi neobvyklé, nebereme-li v úvahu zaujímání pářící polohy), a ke spáření nedojde, dokud se nezakousne do jedné ze samčích ztloustlých tibií. Toto chování přimělo řadu autorů, aby se věnovali morfologii a histologii těchto útvarů. Bylo zjištěno, že na povrchu kutikuly se nachází neobvykle velké množství pórů (Obr. 9), což vedlo k názoru, že těmito póry unikají feromony. Tento jev je u slíďáků běžný, jen právě u druhu *A. cuneata* došlo k výrazné změně (Kronestedt 1986). Je třeba si také uvědomit to, že nejen samec musí být schopen rozpoznat samici, ale také naopak – samice si musí být jistá, že se páří se správným samcem. Je pravděpodobné, že právě při tom, kdy samice kousne samce do tibie, dochází k vyloučení feromonů, které samice „ochutná,“ a teprve pak, když si je naprosto jistá totožností samce, je svolná ke kopulaci (Kronestedt 1986). Uvnitř tibie se nalézají hojně haemocyty a exokrinní integumentární žláza. Ta je složena ze sekreční jednotky a podpůrných epidermálních buněk. Každá sekreční jednotka se skládá z velkého adenocytu, bohatého na mitochondrie, z dlouhého epikutikulárního kanálku a jedné kanálkové buňky (Juberthie-Jupeau et al. 1990).



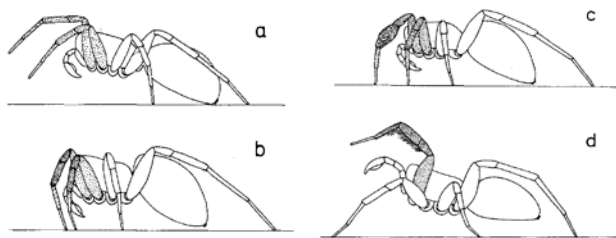
Obr. 9: Póry na integumentu tibie prvního páru končetin u samce *Alopecosa cuneata* (Kronestedt 1986).

3.3. Epigamní projevy samců a samic

Samci slíďáků mají v zahájení námluv hlavní roli. S projevy námluv začnou hned poté, co zjistí přítomnost samice. V případě rodu *Alopecosa* rozpozná samec samici nejčastěji olfaktoricky, zejména pokud narazí na její pavučinu, kterou za sebou samice téměř neustále pokládá. Jakmile se tak stane, začne samec pohybovat pedipalpy a narážet jimi o zem a postupuje po pavučině až k samici (Bristowe & Locket 1926). Jako impulz pro takové samčí chování stačí i přítomnost jiného samce, v případě skákavek (které se orientují zejména zrakem) i pouhé zrcátko – samec tedy reaguje sám na sebe. Může se ale jednat i o agresivní

chování (Peckham & Peckham 1894 in Foelix 2011). Poté, co se samec začne projevovat pohyby pedipalpů (chemoexploring), dochází i na další projevy, které jsou druhově specifické. Jednotlivé složky tohoto chování (pohyby pedipalpů, pohyby předních končetin – leg waving, nárazy zadečkem o podklad – abdominal tapping a další) tvoří cykly a samec je opakuje, dokud nedorazí až k samici (Obr. 11). Mezi jednotlivými cykly je několikavteřinová přestávka, po které se samec rychlými, trhavými pohyby přiblíží více k samici, zastaví se, předvede celý cyklus, pak nastane pauza a cyklus začíná znovu od začátku (Dahlem et al. 1987).

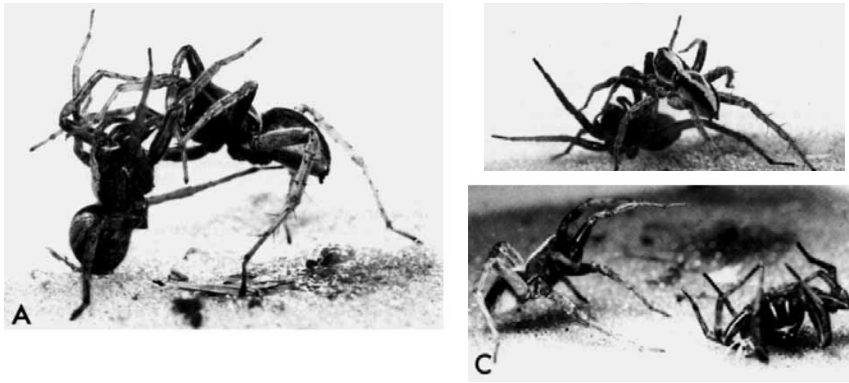
Co se týče rodu *Alopecosa*, známe námluvy jen osmi druhů. Téměř bez projevů se obejdou druhy *Alopecosa cursor* a *A. taeniata* (Dahlem et al. 1987, Kronestedt 1990). U dospělých samců těchto dvou druhů nejsou vyvinuty žádné modifikace předních končetin, námluvy probíhají velmi jednoduše. Lze předpokládat, že zjednodušení námluv proběhlo až sekundárně, jelikož rituály pozorujeme v různé míře v celé nadčeledi Lycosoidea (např. Robinson 1982; Dahlem et al. 1987).



Obr. 11: Různé postoje samců, kteří postupují směrem k samici.
A: *Alopecosa accentuata*,
B: *A. pulverulenta*,
C: *A. cuneata*,
D: *A. barbipes*
(Dahlem et al. 1987).

Námluvy druhu *A. cursor* probíhají následovně: samec po zjištění přítomnosti samice začne pohybovat makadly, případně s nimi třít o sebe a o chelicery. K samici se přibližuje rychlým a trhavým krokem, vždy uběhne několik centimetrů a mírně změní směr, čili kličkuje a běhá cik cak. Samice se poté, co se k ní samec přiblíží, stáhne, a o kousek se od samce vzdálí. Jak samec postupuje, tak se samice po úskoku začne vzdalovat stále méně, až nakonec zaujme polohu, která umožní samci kopulaci (Locket 1923; Dahlem et al. 1987).

Druh *A. taeniata* má námluvy podobně jednoduché. Jakmile samec zjistí přítomnost samice, začne pohybovat makadly, což ale nemusí být nutně pravidlem. Někdy se k samici rovnou přímo rozeběhne a začne s ní zápasit. To navodí u samice stav kataplexie a samec ji velmi rychle oplodní, načež se ihned vzdálí (Kronestedt 1990).



Obr. 12: Námluvy druhu *Alopecosa taeniata* (Kronestedt 1990).

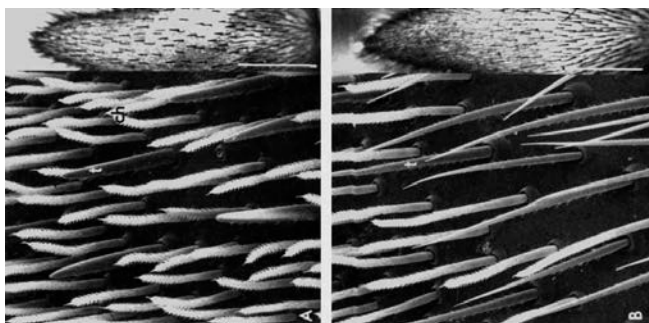
U druhu *A. accentuata* již pozorujeme černé kontrastní zbarvení na femuru, patelle a tibií prvního páru končetin. Během námluv provádí samec intenzivní údery pedipalpy a předními nohama o zem (Dahlem et al. 1987). Blízce příbuzný druh *A. barbipes* má na tibiích hustý chomáček chloupů, který slouží jako amplifikátor kontrastního zbarvení (Hebets & Uetz 1999). Samci tohoto druhu při námluvách zdvihají na rozdíl od druhu *A. accentuata* celé tělo a mávají předními končetinami, zvedají je nad hlavohruď, přičemž jsou mírně pokrčené, a chvějí s nimi (Bristowe & Locket 1926). V zajetí se podařilo i křížení samice *A. accentuata* se samcem *A. barbipes*, a to v osmi z třidvaceti případů (Cordes & von Helversen 1990). Zbývajících patnáct samic, které na samce opačného druhu nereagovaly, se nechalo bezprostředně oplodnit konspecifickým samcem. V přírodě by ale k hybridizaci nemělo docházet, jelikož není známa lokalita, kde by se areály těchto druhů překrývaly (Cordes & von Helversen 1990).

Samci druhu *A. trabalis* uplatňují (mimo pohybů pedipalpů a předních končetin) během námluv další prvek – údery zadečkem o zem. Na rozdíl od druhů *A. pulverulenta* a *A. aculeata* ale předtím nezdvihají celé tělo, takže náraz není tak razantní (Kronestedt 1990).

Námluvy druhu *A. pulverulenta* probíhají tak, že samec hýbe pedipalpy nahoru a dolů a občas jimi tře o zem, napřed to provádí pomalu, ale poté zrychluje, nato začne hýbat zadečkem nahoru a dolů a naráží jím o zem. Pohybuje se k samici trhavými kroky, první pár končetin má pokrčený před sebou a neustále hýbe zadečkem a makadly. Samci tohoto druhu mají kontrastně zbarvený femur, patellu a tibií na prvních dvou párech kráčivých končetin (Bristowe & Locket 1926; Dahlem et al. 1987; Kronestedt 1990).

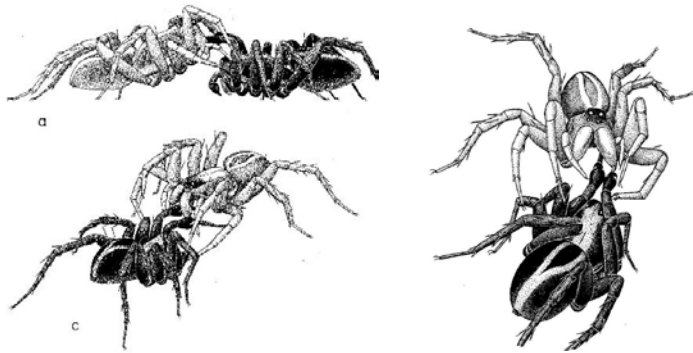
Samec druhu *A. aculeata* začne po zjištění přítomnosti samice rychle hýbat pedipalpy dopředu a dozadu (přibližně sedmkrát za vteřinu, obvykle střídavě), přičemž jimi škrábe o podklad (palpal scrapping), což vydává zvuk. Po několika vteřinách se rozeběhne se zdviženým prvním párem končetin a opakovaně zvedá a pokládá celé tělo. Při pokládání slyšitelně bouchne zadečkem o podklad, činí tak třikrát až čtyřikrát za vteřinu (Buckle 1972).

Kronestedt (1990) popisuje další pozoruhodné poznatky – samci mají na cymbiu, coxách a sternu zvláštní kyjovité chloupky (pegs), díky kterým je pravděpodobně každý náraz těla účinnější, slyšitelnější, a lépe zachytitelný samicí (Obr. 13). Dalším poznatkem je předpokládaná stridulace. Autor tvrdí, že zvuk vydávaný pohybem pedipalpů je slyšet, i když se jimi samec nedotýká podkladu. Lze tedy očekávat, že u tohoto druhu bude vyvinutý tibio-tarzální stridulační orgán, který popisuje ve své práci Rovner (1975) u druhu *Rabidosa rabida*. Kronestedtovo pozorování se liší od pozorování Bucklea (1972) v časech a trvání jednotlivých kroků, což považuje za důsledek toho, že Buckle pozoroval americké exempláře, zatímco Kronestedt švédské. Mezi oběma populacemi jsou i morfologické rozdíly, a je proto možné, že se jedná o různé druhy (Kronestedt 1990).



Obr. 13: Porovnání chloupků na cymbiu druhů *Alopecosa aculeata* (vlevo) a *A. taeniata* (vpravo). Chloupky v pravé části obrázku jsou silnější a tužší (Kronestedt 1990).

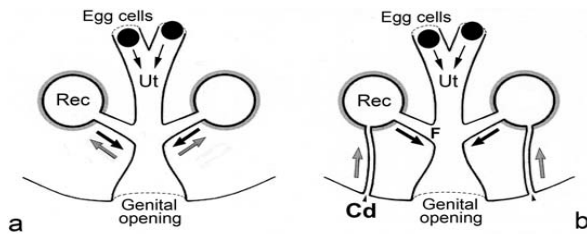
V rámci rodu *Alopecosa* jsou zcela jistě nejlépe zdokumentovány námluvy druhu *A. cuneata*. Samec je zbarven podobně jako samice, ovšem s tím rozdílem, že má femur, patellu a tibia na prvních dvou párech kráčivých končetin kontrastně zbarvenou. Navíc tibia na prvním páru končetin je velmi nápadně ztlustělá, což je v rodě unikátní. Stejně ztlustěliny ale pozorujeme i u druhů *Pirata cantralli* Wallace & Exline, 1978 a *Pardosa vancouveri* Emerton, 1917 (Framenau & Hebets 2007). O funkci a anatomii ztlustěnin se zmiňují v kapitolách 3.2.1. a 3.2.3. Když samec zaznamená přítomnost samice, začne pohybovat pedipalpy a pomalými trhavými kroky postupuje směrem k samici. První pár končetin má přikrčený před sebou a nápadně nastavuje ztlustěliny na tibiích. Poté, co dojde až k samici, začne se jí dotýkat předními končetinami. Samice bývá agresivní a na samce útočí, což je součástí námluv. Samec jí proto nastaví jednu ze ztlustěnin a samice se do ní zakousne (Obr. 13). Kousnutí trvá 7–10 vteřin, poté se samice pustí, přikrčí se, čímž zaujme kopulační polohu a umožní samci kopulaci. (Bristowe & Locket 1926; Kronestedt 1979, 1986, 1990; Dahlem et al. 1987) .



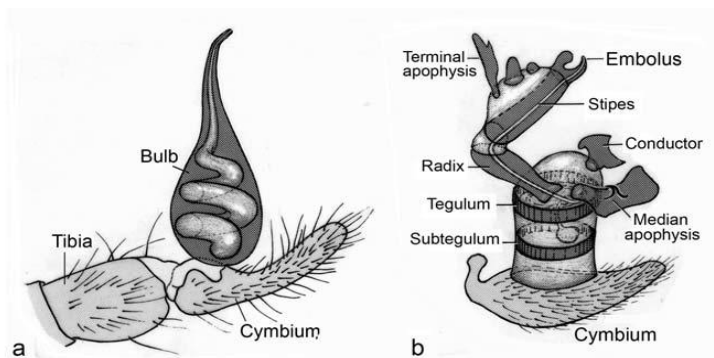
Obr. 14: Námluvy druhu *Alopecosa cuneata*. Je vidět, jak se samice zakusuje do nohy samce, který je na obrázku tmavší. (Dahlem et al. 1987).

3.4. Pohlavní výběr

Pokud se chceme zajímat o rozmnožování pavouků, je podstatné zaměřit se na jejich anatomii a morfologii. Slíd'áci patří mezi entelegynní pavouky, to znamená, že pohlavní orgány samice jsou kryté sklerotizovanou destičkou (epigyne) a tvořeny kopulačním duktem, do kterého skrz kopulační otvor proniká samčí embolus. Při oplození jsou spermie odváděny fertilizačním duktem a oplozená vajíčka opouští tělo samice gonoporem (Obr. 15). První samec, který se se samicí spáří, má proto výhodu. K oplození se nejprve použijí spermie, které jsou do samičí spermatéky dopraveny jako první. Opačně je tomu u samičích pohlavních orgánů haplogynních pavouků. V tom případě je ve výhodě poslední kopulující samec, jelikož k zasunutí samčích embolů a ke kladení vajec slouží pouze jeden otvor s jedním kanálkem. Do postranních vývodů kanálku jsou ukládány samčí spermie, které jsou k oplození používány v opačném pořadí, než se dostaly dovnitř. Receptakula haplogynních pavouků nejsou průchozí, ale tvoří slepou chodbu. Samčí pohlavní orgány entelegynních a haplogynních pavouků jsou také velmi odlišné (Obr. 16). Odvozenější, entelegynní bulbus je velmi složitou strukturou, složenou z měkké hematodochy a tvrdých skleritů. V klidovém stavu je celý bulbus složený tak, aby chránil křehký embolus, který při kopulaci proniká do samice. Vypuzení spermií se děje na základě tlaku hemolymfy, která napne hematodochu a změní se konformace celého bulbu. Oproti tomu bulbus haplogynních pavouků je zpravidla jednoduchý a hruškovitý (neplatí pro čeled' Pholcidae), k vypuzení spermií dochází pomocí sekretů. Pohlavní orgány obou pohlaví jsou výrazně druhově specifické a navzájem do sebe zapadají na principu zámku a klíče (Foelix 2011). Výjimku tvoří šestiočka *Harpactea sadistica* Řezáč, 2008, jejíž pohlavní orgány jsou velmi zjednodušeny. K oplození dochází traumatickou inseminací (Řezáč 2008).



Obr. 15: Pohlavní orgány haplogynních (vlevo) a entelegynních (vpravo) pavouků. Světlé šipky ukazují pohyb spermií po ejakulaci, černé značí pohyb spermií při oplození vajíček. Rec: Spermatéka, Ut: Uterus, F: Fertilizační kanál, Cd: Pohlavní otvor (Uhl et al. from Foelix 2011).



Obr. 16: Porovnání bulbů haplogynních (vlevo) a entelegynních (vpravo) pavouků (After Hamm 1931 & Grasshoff 1968 from Foelix 2011).

Pavouci jsou anizogamní živočichové, to znamená, že gamety obou pohlaví se liší co do vlastností i počtu. Hovoříme o takzvaném konfliktu mezi pohlavími. Samice se snaží spářit s nejkvalitnějším samcem a to pouze jednou (samec poskytne dostatek spermií při jediné kopulaci), kdežto samci jde o to, aby se spáril s co největším počtem samic. Samci proto investují více do námluv, kdežto investice samice jsou adresovány do vývoje vajíček a péče o mláďata. Z toho plyne, že dospělí samci v přírodě nežijí dlouho a jejich jediným úkolem je kopulovat, oproti tomu samice žijí déle než samci právě proto, aby se staraly o vejce a mláďata (Foelix 2011).

Vzhledem k informacím zmíněným výše není překvapením, že se v ideálním stavu samice entelegynních pavouků snaží vybrat si nejkvalitnějšího samce už napoprvé a jsou monandrické. Zájem samců je ale spářit se s co největším počtem samic a mít tak větší šanci na přenos genů do dalších generací. Hovoříme tudíž o systému se samičí monandrií a samčí polygynií (Norton & Uetz 2005). Samice se nejčastěji páří s prvním samcem, poté již není vůči ostatním samcům receptivní. Má se za to, že samice je schopná po první úspěšné kopulaci vysílat „odpuzející“ feromony, které mají samce odradit od námluv. Během pokusů bylo ale pozorováno, že samci provádějí námluvy i před již spářenými samicemi. Možné

vysvětlení je to, že samci v uzavřeném prostoru nemají jiné východisko, než se dvořit, jinak by mohli být napadeni (Norton & Uetz 2005).

Samci slíďáků mají v poměru k tělu delší nohy než samice. Framenau (2005) má za to, že větší délka nohou nemá žádnou výhodu během námluv nebo během kopulace, přesto jsou ale samci slíďáků průkazně selektováni pro delší končetiny. Autor na druhu *Venatrix lapidosa* (McKay, 1974), jehož samice jsou sedentární (podobně jako tomu bývá u rodu *Alopecosa*), dokazuje, že za takovou selekci může nepřímá kompetice mezi samci. Tvrdí, že pro samce s delšíma nohama je pohyb méně energeticky náročný, a proto stihne po posledním svlékání najít více samic, se kterými se může spářit. Geny dlouhonohých samců jsou tak do dalších generací předávány častěji, a proto v následujících generacích ubývá samců s kratšíma nohama.

Kotiaho et al. (1996) u druhu slíďáka *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865) zjistil, že samici nezáleží na velikosti samce, ale na tom, jak aktivně samec „bubnuje“ (drumming). Tato aktivita se jeví jako dobrý ukazatel samčí vitality, přičemž vitalita nezáleží na velikosti těla. Samicím je jedno, s jak velkým samcem budou kopulovat, jelikož větší samec nepřináší žádné okamžité výhody, jako tomu bývá například u živočichů s biparentální péčí o potomstvo. Pro samici je klíčová intenzita bubnování, jelikož ví, že její mláďata budou vitálnější a její samčí potomstvo pak v dospělosti s větší pravděpodobností „přesvědčí“ samice ke kopulaci. Opačný jev popisují Gibson a Uetz (2008), kteří tvrdí, že u druhu *Schizocosa ocreata* (Hentz, 1844) intenzita bubnování přímo koreluje s velikostí samce (Gibson & Uetz 2008).

Role pohlavního výběru u slíďáků je v poslední době důkladně studována u rodu *Schizocosa*. Díky tomu máme komplexní poznatky o námluvách více než dvaceti druhů tohoto rodu (Hebets & Uetz 1999; Stratton 2005; Roberts et al. 2006).

4. Reprodukční chování

Jako reprodukční chování označujeme kopulaci, péči o kokon a péči o potomstvo. Složkou reprodukčního chování je i epigamní chování, tomu ale přísluší celá předcházející kapitola. Oproti námluvám přebírá hlavní roli samice, samec se účastní pouze kopulace, po které obvykle zanedlouho hyne. Samice žijí po dosažení dospělosti delší dobu právě proto, aby se mohly starat o vejce a o mláďata. Celý systém vychází z konfliktu mezi pohlavími, jelikož samec investuje nejvíce do epigamního chování, kdežto samice vkládá největší investice do správného vývoje mláďat (Framenau & Hebets 2007). Reprodukční chování slíďáků je v mnoha ohledech jedinečné a proto stojí za povšimnutí.

4.1. Kopulace

Celý proces námluv směřuje k jedinému cíli – ke kopulaci. Během páření dochází k předání spermatu pomocí samčích bulbů do samičí spermatéky, odkud jsou poté vypuzeny při oplození vajec, které probíhá až při samotném kladení. Samčí vnitřní pohlavní orgány najdeme na ventrální straně abdomenu, odkud vyúsťují na povrch. Po posledním svlékání dochází k transferu spermatu z varlat do bulbů, které jsou umístěny na posledním článku samčích pedipalpů, jak bylo detailněji zmíněno v kapitole 3.1. Vyústění samičích pohlavních orgánů se také nachází na ventrální straně abdomenu.

Pavouci během kopulace zaujímají několik různých poloh, které jsou specifické a bývají společné pro taxony na vyšší úrovni. Závisí přitom mimo jiné na velikosti samce vůči samici a na stylu života (Foelix 2011). Síťoví pavouci, jejichž samci jsou často několikanásobně menší než samice, se obvykle k samici přibližují z opačné („rubové“) strany sítě, samici bleskurychle oplodní a spásí se útekem. Oproti tomu samci sklípkanů čeledi Theraphosidae se páří v poloze, kdy se samec přiblíží zepředu, samice se zvedne a roztáhne chlelicery, které samec často zafixuje tibiálními apofýzami na prvním páru končetin. Poté samec takto fixovanou samici nadzvedne, podleze a zasune bulby na koncích pedipalpů do jejího pohlavního otvoru (Bertani 2008).

Slíďáci zaujímají během páření pozici typu II (Gerhardt & Kaestner 1938). Samec se k samici také přiblíží zepředu, a když je samice svolná ke kopulaci, zpravidla se přikrčí k zemi, což je doprovázeno přitažením nohou k tělu. Samice v této poloze zůstává nehybná a často upadá do takzvaného stavu katalepsie. V té chvíli samec na samici vyleze a má tak

sternum nad jejím karapaxem, přičemž jsou oba jedinci orientováni opačným směrem. Samec sahá makadlem pod její abdomen a snaží se najít její pohlavní otvor, při každém zasunutí embolu se nakloní na stranu a lehce vychýlí samiččin zadeček bokem. Levý embolus zasouvá do levého pohlavního otvoru samice, pravý do pravého otvoru (Rovner 1975). Když samec najde bulbem samčí epyginu, zachytí se mediánní apofýzou za „kapsu“ epyginy (epigynal hood), napne se hematodochy, embolus se zanoří do pohlavního otvoru samice a dojde k ejakulaci (Zyuzin 1993; Stratton et al. 1996).

K napnutí hematodochy (které je doprovázeno vzpřímením chlupů na celém samcově těle) může docházet mnohokrát během jednoho zasunutí embolu. Jako vícečetné zasunutí (multiple insertions) označujeme jev, kdy je jeden embolus zasunut vícekrát po sobě, aniž by došlo ke změně stran, neboli k zasunutí druhého embolu do druhého pohlavního otvoru. Je možné, že samec během kopulace stimuluje samici v okolí epyginy pomocí výrůstků na bulbech (takovému chování se říká „námluvy *in copula*“), a že k mnohačetným zasunutím s jednou expanzí hematodochy dochází proto, aby měl samec větší jistotu, že jsou spermie správně předány. Stratton et al. (1996) totiž tvrdí, že samčí a samičí genitálie do sebe nemusí nutně zapadat jako zámek a klíč, a proto více zasunutí zvyšuje samcovu naději, že alespoň jedno zasunutí bude cíleno úplně přesně.

U tří druhů rodu *Alopecosa*, jmenovitě *A. pulverulenta*, *A. aculeata* a *A. taeniata*, známe průběh kopulace, ostatní druhy rodu ještě během páření nebyly pozorovány. U všech těchto tří druhů byla zaznamenána jen jedna inzerce před změnou stran, pokaždé s více expanzemi hematodochy (Kronstedt 1979). Stejný jev byl v rámci *Lycosa* group pozorován u rodu *Hygrolycosa*. Locket (1923) sice krátce popisuje páření druhu *Alopecosa cursor*, jeho poznámky jsou ale nekompletní, jelikož páření skončilo předčasně. Víme tedy jen to, že samec zasunul embolus dvakrát na každé straně a poté ho ze sebe samice setřásla (Locket 1923). Zdá se také, že kopulace trvá delší dobu u druhů žijících v norách (Stratton et al. 1996).

Páření ale nemusí nutně probíhat v horizontální poloze. Costa & Sotelo (1986) pozorovali u druhu *Schizocosa malitiosa* (Tullgren, 1905) obzvláště dlouhé kopulace, které probíhají ve vertikální pozici. Samice byla přitom zavěšená na svisle umístěné síťce. Toto pozorování nepodporuje tvrzení, že skoro všechny samice slíďáků upadají *in copula* do kataleptického stavu (Costa & Sotelo 1986).

4.2. Péče o mlád'ata

Slíd'áci, jako jedni z mála pavouků, jsou známí postnatální péčí o potomstvo. Ve většině případů jsou mladé pavoučí nymfy hned po vylíhnutí ponechány na pospas a okamžitě se rozšíří po okolí. Menší jedinci často vyhledávají různá vyvýšená místa, nebo jen stébla trávy, na která se postaví v typické poloze se zdviženým zadečkem, a do vzduchu vypouští pavučinu, díky které je poté pavouk odnášen větrem. Tomuto jevu se říká aeronautismus a z mladých pavoučích nymf se stává na krátkou dobu aeroplankton (Buchar & Kůrka 2001). Překvapivě takový způsob šíření využívají i velké druhy pavouků, například naši sklípkačci rodu *Atypus* Latreille, 1804 (Kubcová & Buchar 2005).

Samice pavouků po páření vytvoří kokony, které se skládají z několika hustých vrstev pavučiny. Nejprve je usnována báze kokonu, do které samice naklade vejce. Poté miskou uzavře stejnou vrstvou pavučiny (Dolejš et al. 2010). Samice pavouků se zpravidla o kokony starají a hlídají je, ale i v tomto chování najdeme mnoho výjimek. Druhy několika čeledí (např. *Liocranidae*) kokon umístí na vhodné místo a zamaskují ho, čímž pro ně veškerá rodičovská péče končí (Lüters 1966 in Foelix 2011). Oproti tomu existují pavouci, kteří kokon napevno připředou k podkladu nebo ho začlení do hnízda a pečlivě ho střeží před predátory. Toto se týká například zástupců čeledi *Theridiidae* a dalších (druhy zavěšující kokony do vlastních sítí), nebo mnoha druhů čeledí *Gnaphosidae* a *Salticidae*, které kokony předou k podkladu v pavučinovém zámotku. Pavouci jiných čeledí stavějí kokony přenosné, ale setrvávají s nimi v norách a úkrytech, kde se o ně starají. Namátkou můžeme zmínit mnohé sklípkačny čeledi *Theraphosidae* nebo stepníky (*Eresidae*). U stepníků pozorujeme zajímavý jev, zvaný matrifagie. Po vylíhnutí mlád'at matka zahyne a larvy hodují na jejím těle, které jim poskytne bohatý zdroj potravy (Miller et al. 2012).

Dalším typem kokonů, který u pavouků pozorujeme, jsou přenosné kokony, které samice nosí celou dobu s sebou. Jedná se hlavně o druhy čeledí *Pisauridae* a *Lycosidae*, mezi kterými je mnoho druhů žijících jako epigeičtí lovci, tedy že nemají pavučinovou síť ani jiný úkryt. Lovčici (*Pisauridae*) nosí kokony v chelicerách, kdežto slíd'áci si je připředou ke snovacím bradavkám a nosí je pod nebo za zadečkem (Dondale 1986). Od ostatních pavouků se mírně liší i tvorba kokonu – samice vytvoří z husté pevné pavučiny miskou, které ukouše okraje, aby měla pravidelný kruhový tvar (Buchar & Kůrka 2001). Do ní naklade několik desítek žlutých kulatých vajec a celou snůšku překryje stejnou vrstvou pavučiny. Obě vrstvy (spodní miskovitou a svrchní překryvnou) poté spojí pružným švem, takže kokon může časem zvětšovat svůj objem. To je důležité pro to, aby mohla postembrya po vylíhnutí správně

roztáhnout nohy, jelikož ve vajíčku je mají přitisknuté k ventrální straně hlavohruď (Buchar & Kůrka 2001). Obvykle platí, že kokony druhů žijících v norách, jsou více kulovité, oproti tomu vagrantní druhy stavějí spíše ploché kokony, jako tomu je například u rodu *Pardosa* C. L. Koch, 1847. U několika druhů čeledi Lycosidae (mimo jiné u slíďáka *Alopecosa sulzeri*) bylo pozorováno, že si kokon přitisknou čtvrtým párem nohou ke spodní straně zadečku a takto ho stráží. *Tricca lutetiana* (Simon, 1876) má dokonce na ventrální straně zadečku zvláštní, háčkovitě zakončené chloupky, které mohou při takovém způsobu držení napomáhat (Dolejš et al. 2010).

Simpson (1995) udává, že počet a velikost vajec ve snůšce závisí na velikosti samice. Rody, jejichž zástupci dosahují větší rozměrů, mívají v kokonech více vajec o větší velikosti než rody s menšími druhy. Reprodukční kompromis (trade-off) má na svědomí, že pavouk může naklást buďto více menších vajec, nebo méně větších vajec, přičemž minimální velikost vajec je omezena. Proto mohou miniaturní druhy pavouků (například Oonopidae) klást do kokonu jen jedno až dvě relativně velká vejce (Marshall & Gittleman 1994). Kokony síťových pavouků obsahují více vajec o menším rozměru, než kokony epigeických lovců (cursorial hunters), jakými jsou mimo jiné slíďáci. Epigeičtí lovci, kteří pečují o svá mláďata, mají více vajec než ti, kteří se o ně nestarají, nebo kteří se nestarají ani o kokony (Simpson 1995). Počet vajec v kokonu spolu s růstem, vývojem a zdatností (fitness) potomstva závisí také na složení a pestrosti potravy (Jespersen & Toft 2003; Jensen et al. 2011).

Zpravidla po několika týdnech se z vajec vylíhnou postembrya. Postembrya jsou jen málo pohyblivá, mají krátké končetiny a nejsou pigmentovaná. V kokonu žijí ze žloutkových zásob. V tomto stadiu setrvávají několik dní a poté se poprvé svlékají do dalšího instaru, označovaného jako nymfa (Downes 1987). Nymfy už se mnohem více podobají svým rodičům. Když se postembrya svléknou do stadia nymf, samice roztrhne šev na kokonu a vypustí mláďata, která jí ihned vylézají na zadeček a mnohdy ho úplně obklopí. Matka takto nosí mláďata na zadečku několik dní. Poté z ní slezou a začnou žít samostatný život. Nošení potomstva na zadečku je zcela ojedinělý jev, který pozorujeme pouze u slíďáků. Výjimkou je jen málo druhů, které se o potomstvo tímto způsobem nestarají (Fujii 1983).

Slíďáci rodu *Alopecosa* mívají v kokonech, které tvoří jednou až dvakrát za život, desítky vajec (Tab. II) (Holm 1947). Údaje o počtech kokonů a vajec nejsou u většiny druhů rodu dostupné, leč je potřeba je studovat, aby byla známa schopnost reprodukce ohrožených druhů. Takové informace by jistě našly uplatnění v ochranářské praxi.

5. Závěr

Ačkoliv má studium epigamního chování slíďáků dlouhou tradici, je pozoruhodné, že rod *Alopecosa* je poněkud opomíjen. Celkem známe námluvy jen u osmi druhů a kopulaci pouze u tří z nich. V porovnání se skákavkami (Salticidae) nebo rodem *Schizocosa* je to stav velmi žalostný, a proto je potřeba se na námluvy slíďáků rodu *Alopecosa* více zaměřit. Když si uvědomíme, jaké objevy byly učiněny ohledně námluv rodu *Schizocosa* (zejména multimodální signalizace a jejich jednotlivých složek) recentními autory, je až s podivem, že se námluvami pavouků rodu *Alopecosa* už několik let nikdo nezabýval.

Ve své bakalářské práci jsem shrnul poznatky o epigamním chování slíďáků rodu *Alopecosa*, jejich kopulaci a péči o potomstvo. V tomto rodu pozorujeme námluvy komplexní (*A. cuneata*), i sekundárně zjednodušené (*A. cursor*, *A. taeniata*). S tím souvisí morfologické rozdíly mezi sekundárními pohlavními znaky u samců, které jsou nejmarkantnější u druhů *A. cuneata* a *A. barbipes*. Ztluštění na tibiích samců *A. cuneata* (ze kterých jsou uvolňovány feromony a mají velkou roli při námluvách) jsou pro druh unikátní, ale jsou popsány i u dalších dvou druhů čeledi Lycosidae. Zaobíral jsem se hlavně akustickými, vizuálními a chemickými aspekty námluv, neboli multimodální signalizací. U slíďáků rodu *Alopecosa* dosud nebyla zjištěna stridulace, ovšem jedinci mezi sebou během námluv komunikují pomocí perkuse a tremulace. Vizuální podněty jsou amplifikovány pigmentací předních končetin (*A. aculeata* a další), případně chomáčky chloupků na tibiích prvního páru končetin (*Schizocosa* spp., *Alopecosa barbipes*). Svou pozornost jsem také zaměřil na fenologii, habitaty a životní strategie těchto druhů. Způsob života a životní cykly nebyly dosud důkladně prozkoumány a máme o nich jen kusé, všeobecné údaje. Obecně lze říci, že u nás převažují stenochronní zástupci rodu *Alopecosa*, rozmnožující se na jaře (*A. aculeata* a další) nad diplochronními, jejichž rozmnožovací období je přerušeno zimou (například *A. psammophila*). Čeští slíďáci tohoto rodu jsou nejčastěji nalézáni na sušších otevřených stanovištích v termofytiku, ovšem známe i vlhkomilné druhy (*A. pinetorum*).

Do naší araneofauny řadíme 15 druhů rodu *Alopecosa*, bohužel ale nemáme o jejich způsobu života mnoho informací. Taktéž scházejí údaje o epigamním chování mnoha zástupců tohoto rodu, z jejichž znalostí bychom mohli leccos usuzovat o vzájemných vztazích těchto kongenerických slíďáků. Díky rozvinutým sekundárním pohlavním znakům samců by také bylo možné získat lepší poznatky o procesu pohlavního výběru. Popisu epigamního chování, průběhu kopulace, reprodukci a způsobu života slíďáků rodu *Alopecosa* bych chtěl věnovat svojí diplomovou práci.

Seznam citované literatury

- AITCHISON C. W. 1984: The phenology of winter-active spiders. *Journal of Arachnology*, **12**: 249–271.
- ALMQUIST S. 2005: Swedish Araneae, part 1 – families Atypidae to Hahniidae. *Enotmologica Scandinavica*, **62**: 1–284.
- BARTH F. G. 2001: *Sinne und Verhalten: aus dem Leben einer Spinne*. Springer Verlag, Berlin, 424 pp.
- BAYRAM A. 1995: Diurnal activity of *Alopecosa pulverulenta* (Clerck 1757) (Lycosidae, Araneae). *Communications, Faculty of Science, University of Ankara, Series C*, **13**: 13–20.
- BERLAND L. 1927*: Contributions a l' etude de la biologie des arachnides. *Archives of Zoological Experimental Genetics*, **66**: 7–29.
- BERTANI R., FUKUSHIMA C. S. & DA SILVA P. I. 2008: Mating behaviour of *Sickius longibulbi* (Araneae, Theraphosidae, Ischnocolinae), a spider that lacks spermathecae. *Journal of Arachnology*, **36**: 331–335.
- BRISTOWE W. S. & Locket G. H. 1926: The courtship of British lycosid spiders, and its probable significance. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **22**: 317–347.
- BUCKLE D. 1972: Sound production in the courtships of two Lycosid spiders *Schizocosa avida* Walckenaer and *Tarentula aculeata* (Clerck). *The Blue Jay*, **30**: 110–113.
- BUCHAR J. 2001: Two new species of the genus *Alopecosa* (Araneae: Lycosidae) from south-eastern Europe. *Acta Universitatis Carolinae Biologica*, **45**: 257–266.
- BUCHAR J. & KÚRKA A. 2001: *Naši pavouci*. Academia, Praha, 2nd edition, 163 pp.
- BUCHAR J. & RŮŽIČKA V. 2002: *Catalogue of spiders of the Czech Republic*. Peres, Praha, 351 pp.
- CLEMENTE C. J., McMASTER K. A., FOX E., MELDRUM L., STEWART T. & YORK B. 2010: The visual system of the Australian wolf spider *Lycosa leuckartii* (Araneae: Lycosidae): visual acuity and the functional role of the eyes. *Journal of Arachnology*, **38**: 398–406.
- CORDES D. 1996: A new wolf spider of the genus *Alopecosa* Simon from Greece (Araneae: Lycosidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, **10** (6): 211–214.
- CORDES D. & VON HELVERSEN O. 1990: Indications for the existence of *Alopecosa barbipes* as a sibling species to *Alopecosa accentuata*. *Bulletin de la société européenne d'Arachnologie*, **1**: 70–74.
- COSTA F. G. & SOTELO J. R. 1986: Vertical copulation can occur in *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, **14** (1): 121–122.
- CRANE J. 1949*: Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. IV. An analysis of display. *Zoologica*, **34**: 159–214.
- DAHL F. 1908: Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. *Nova Acta – Abhandlungen der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher*, **88** (3): 175–678.
- DAHL F. & DAHL M. 1927: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. Spinnentiere oder Arachnoidea II: Lycosidae s. lat. (Wolfspinnen im weiteren Sinne). *Verlag von Gustav Fischer*, Jena, **5**: 80 pp.
- DAHLEM B., GACK C. & MARTENS J. 1987: Balzverhalten von Wolfsspinnen der Gattung *Alopecosa* (Arachnida: Lycosidae). *Zoologische Beiträge (NF)*, **31**: 151–164.
- DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCHAR J. 2010: Courtship, mating, and cocoon maintenance of *Tricca lutetiana* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, **38** (3): 504–510.
- DONDALE C. D. 1986: *The subfamilies of wolf spiders (Araneae: Lycosidae)*. Actas X Congreso Internacional de Aracnología, Jaca, España, **1**: 327–332.

- DONDALE C. D. & REDNER J. H. 1979: Revision of the wolf spider genus *Alopecosa* in North America. *The Canadian Entomologist*, **111**: 1033–1055.
- DOWNES M. F. 1987: A proposal for standardization of the terms used to describe the early development of spiders, based on a study of *Theridion rufipes* Lucas (Araneae: Theridiidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, **7** (6): 187–193.
- EASON R. 1969: Life history and behavior of *Pardosa lapidicina* Emerton. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **42**: 339–360.
- ELIAS O. D., LEE N., HEBETS E. & MASON A. C. 2006: Seismic signal production in a wolf spider: parallel versus serial multi-component signals. *The Journal of Experimental Biology*, **209**: 1074–1084.
- FOELIX R. F. 2011: *Biology of spiders*. Oxford university press, New York, 3rd edition, 419 pp.
- FRAMENAU V. 2005: Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spiders. *Journal of Arachnology*, **33**: 334–346.
- FRAMENAU V. W. & HEBETS E. 2007: A review of leg ornamentation in male wolf spiders, with the description of a new species from Australia, *Artoria schizocoides*. *Journal of Arachnology*, **35**: 89–101.
- FUHN I. E. & NICOLESCU-BURLACU F. 1971: *Fam. Lycosidae. Arachnida V. Fauna Republicii Socialiste Romania*. Academia Republicii Socialiste Romania, Bucuresti, 256 pp.
- FUJII Y. 1983: Four *Arctosa* Lycosids Lacking the Abdominal Knobbed Hairs and their Pulli's Post-emergent Behaviour (Araneae, Lycosidae). *Bulletin of Nippon Dental University, General Education*, **12**: 181–188.
- GERHARDT U. & KAESTNER A. 1938: 8. *Ordnung der Arachnida: Araneae=Echte Spinnen=Webspinnen*. In: W. Kükenthal, T. Krumbach, eds: *Handbuch der Zoologie*. DeGruyter, Berlin, 394–656 pp.
- GIBSON J. S. & UETZ G. W. 2008: Seismic communication and mate choice in wolf spiders: Components of male seismic signals and mating success. *Animal Behaviour*, **75**: 1253–1262.
- GRASSHOFF M. 1968: Morphologische Kriterien als Ausdruck von Artgrenzen bei Radnetzspinnen der Subfamilie Araneinae (Arachnida: Araneae: Araneidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **516**: 1–100.
- GRISWOLD C. E. 1993: Investigations into the phylogeny of the Lycosid spiders and their kin (Arachnida: Araneae: Lycosidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **539**: 1–39.
- HARM M. 1931*: Beiträge zur Kenntnis des Baues, der Funktion und der Entwicklung des akzessorischen Kopulationsorgans von *Segestria bavarica* C. L. Koch. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **22**: 629–670.
- HEBETS E. 2004: Attention-altering signal interactions in the multimodal courtship display of the wolf spider *Schizocosa uetzi*. *Behavioral ecology*, **16**: 75–82.
- HEBETS E. & UETZ G. W. 1999: Female responses to isolated signals from multi-modal male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Lycosidae: Araneae). *Animal Behaviour*, **57**: 865–872.
- HEBETS E. & UETZ G. W. 2000: Leg ornamentation and the efficacy of courtship display in four species of wolf spiders. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **47**: 280–286.
- HELSDINGEN VAN P. J. 1963: A stridulatory organ in *Antistea elegans* (Blackwall, 1841) (Araneida, Agelenidae). *Entomologische Berichten*, **23**: 143–145.
- HOFMANN I. & HAUPT J. 1990: Spatial and temporal distribution of five syntopic species of the genus *Alopecosa* (Araneae, Lycosidae) and some remarks on their ecology. *Bulletin of European Society of Arachnology*, **1**: 153–158.
- HOLM Å. 1947*: *Egentliga spindlar. Araneae. Fam. 8-10. Oxyopidae, Lycosidae och Pisauridae. Svensk spindelfauna 3*. Entom. för. Stockholm. 48 pp.

- HOMANN H. 1971: Die Augen der Araneae. Anatomie, Ontogenie und Bedeutung für die Systematik (Chelicerata, Arachnida). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, **69**: 201–272.
- CHEN J., SONG D. & GAO J. 2000: The new species of the genus *Alopecosa* Simon (Araneae: Lycosidae) from Inner Mongolia, China. *Zoological studies*, **39** (2): 133–137.
- JENSEN K., MAYNTZ D., TOFT S., RAUBENHEIMER D. & SIMPSON S. J. 2011: Prey nutrient composition has different effects on *Pardosa* wolf spiders with dissimilar life histories. *Oecologia*, **165**: 577–583.
- JESPERSEN L. B. & TOFT S. 2003: Compensatory growth following early nutritional stress in the Wolf Spider *Pardosa prativaga*. *Functional Ecology*, **17**: 737–746.
- JOCQUÉ R. & BOSMANS R. 1982: A new *Hahnia* from Ivory Coast with a note on stridulating organs in the Hahniidae (Araneida). *Bulletin of the British Arachnological Society*, **5** (7): 319–323.
- JOCQUÉ R. & DIPPENAAR-SCHOEMAN A. S. 2006: *Spider families of the world*. Royal Museum for Central Africa, Tervuren, 336 pp.
- JUBERTHIE–JUPEAU L., LOPEZ A. & KRONESTEDT T. 1990: Structure et ultrastructure de la glande tibiale chez le male d' *Alopecosa cuneata*. *Revue Arachnologique*, **9**: 63–77.
- KOŠULIĆ O. & HULA V. 2011: The wolf spiders (Araneae, Lycosidae) of the eastern part of the Hustopeče bioregion. *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*, **96** (1): 29–40.
- KOTIAHO J., ALATALO R. V., MAPPEL J. & PARRI S. 1996: Sexual selection in wolf spider: male drumming activity, body size and viability. *Evolution*, **50**: 1977–1981.
- KRONESTEDT T. 1979: Etologiska karaktärer vid taxonomiska studier av vargspindlar. *Entomologisk Tidsskrift*, **100**: 194–199.
- KRONESTEDT T. 1986: A presumptive pheromone-emitting structure in wolf spiders. *Psyche*, **93**: 127–131.
- KRONESTEDT T. 1990: Separation of two species standing as *Alopecosa aculeata* by morphological, behavioural and ecological characters, with remarks on related species in the *pulverulenta* group. *Zoologica skripta*, **19**: 203–225.
- KUBCOVÁ L. & BUCAR J. 2005: Biologische Beobachtungen an Spinnen der Waldsteppe. *Linzer biologische Beiträge*, **37**: 1325–1352.
- KŮRKA A. 1994: *Alopecosa pinetorum* (Thorell, 1856) – a new spider species for Bohemia (Araneida, Lycosidae). *Časopis Národního Muzea, Řada přírodovědná*, **163**: 77–78.
- KŮRKA A. 1995a: Arachnofauna rašelinišť Jizerských hor. *Sborník Severočeského Muzea*, **19**: 99–112.
- KŮRKA A. 1995b: Some rare and remarkable spider species (Araneida) from peatbogs of the Czech Republic. *Časopis Národního Muzea, Řada přírodovědná*, **164**: 77–86.
- KŮRKA A., BUCAR J., KUBCOVÁ L. & BRYJA V. 2006: Pavouci CHKO Kokořínsko. *Bohemia centralis*, **27**: 91–135.
- LOCKET G. H. 1923: On the Mating Habits of Lycosidae. *Annals and Magazine of Natural History*, **12** (70): 493–502.
- LUGETTI G. & TONGIORGI P. 1969: Ricerche sul genere *Alopecosa* Simon (Araneae–Lycosidae). *Atti della società Toscana di Science naturali Memorie* (B), **76**: 1–100.
- LÜTERS H. 1966*: Der Lebenszyklus von *Agroeca brunnea* Blackwall (Araneae, Clubionidae) unter besonderer Berücksichtigung des Kokonbau– und des Häutungsverhaltens. Dissertation, *Universität Göttingen*.
- MARSHALL S. D. & GITTLEMAN J. L. 1994: Clutch size in spiders: is more better? *Functional Ecology*, **8**: 118–124.
- McCLINTOCK W. & UETZ, G. W. 1996: Female choice and pre-existing bias: visual cues during courtship in two *Schizocosa* wolf spiders. *Animal Behaviour*, **52**: 167–181.
- MILLER F. 1971: *Řád Pavouci – Araneida* In Daniel M. & Černý V. (eds), Klíč zvířeny ČSSR IV. ČSAV, Praha, 51–306 pp.

- MILLER J. A., GRISWOLD C. E., SCHARFF N., ŘEZÁČ M., SZÜTS T. & MARHABAIE M. 2012: The velvet spiders: an atlas of the Eresidae (Arachnida, Araneae). *ZooKeys*, **195**: 1–144
- MONTGOMERY T. H. 1910: The Significance of the Courtship and Secondary Sexual Characters of Araneids. *The American Naturalist*, **44** (519): 151–177.
- MURPHY N. P., FRAMENAU V. W., DONNELLAN S. C., HARVEY M. S., PARK Y. & AUSTIN A. D. 2007: Phylogenetic reconstruction of the wolf spiders (Araneae: Lycosidae) using sequences from the 12S rRNA, 28S rRNA and NADH1 genes: Implications for classification, biogeography, and the evolution of web building behavior. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**: 583–602.
- NADOLNY A. A. & KOVBLYUK M. M. 2011: Undescribed species of *Alopecosa* Simon, 1885 (Araneae: Lycosidae) from South Ukraine. In: LUBIN et al. (eds): *26th European Congress of Arachnology, Israel 2011, Program and Abstract Book, 4-8 September 2011*, Ben-Gurion University of the Negev, Blaustein Institutes for Desert Research, Sede Boqer Campus, Israel: 79p.
- NIELSEN E. 1932: *The biology of spiders with especial reference to the Danish fauna*. Vol. 1. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- NORTON S. & UETZ G. W. 2005: Mating frequency in *Schizocosa ocreata*. Wolf spiders: evidence for a mating system with female monandry and male polygony. *Journal of Arachnology*, **33**: 16–24.
- PAIK K. Y. 1988: Korean spiders of the genus *Alopecosa* (Araneae: Lycosidae). *Korean arachnology*, **4**: 85–111.
- PECKHAM G. W. & PECKHAM E. G. 1984*: The sense of sight in spiders with some observations on the color sense. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*, **10**: 231–261.
- PLATNICK N. I. 1971: The evolution of courtship behavior in spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society*, **2**: 40–70.
- PLATNICK N. I. 2012: The world spider catalog, version 13.0. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog>.
- ROBERTS M. J. 1995: *Collins field guide: Spiders of Britain and Northern Europe*. Harley Books, Cochester, 383 pp.
- ROBERTS J. A., GALBRAIGHT E., MILLISER J., TAYLOR P. W. & UETZ G. W. 2006: Absence of social facilitation of courtship in the wolf spider *Schizocosa ocreata*. *Acta Ethologica*, **9**: 71–77.
- ROBINSON M. H. 1982: Courtship and mating behaviour in spiders. *Annual review of Entomology*, **27**: 1–20.
- ROBINSON M. H. & ROBINSON B. 1972: On „The Evolution of Courtship Behaviour in Spiders.“ *Bulletin of the British Arachnological Society*, **2** (6): p. 116.
- ROVNER J. S. 1975: Sound production by Nearctic wolf spiders: a substratum-coupled stridulatory mechanism. *Science*, **190**: 1309–1310.
- RŮŽIČKA V. & BUCHAR J. 2008: Dodatek ke katalogu pavouků České republiky 2001–2007. *Sborník Oblastního muzea v Mostě, řada přírodovědná*, **29–30**: 3–32.
- RYPSTRA A. L., SCHLOSSER A. M., SUTTON P. L. & PERSONS M. H. 2009: Multimodal signalling: the relative importance of chemical and visual cues from females to the behaviour of male wolf spiders. *Animal Behaviour*. **77**: 937–947.
- ŘEZÁČ M. 2008: Description of *Harpactea sadistica* n. sp. (Araneae: Dysderidae) – a haplogyne spider with reduced female genitalia. *Zootaxa*, **1698**: 65–68.
- SAVORY T. H. 1928: *The Biology of Spiders*. Sidgwick & Jackson, LTD., London, 376 pp.
- SCHMITT M. 2008: Erstnachweis der Wolfspinne *Alopecosa barbipes* (Araneae: Lycosidae) in Nordrhein-Westfalen. *Arachnologische Mitteilungen*, **36**: 1–3.

- SIMPSON M. R. 1995: Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. *Ecology*, **76**: 795–800.
- STRATTON G. 1997: A new species of *Schizocosa* from the southeastern USA (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, **25**: 84–92.
- STRATTON G. 2005: Evolution of ornamentation and courtship behaviour in *Schizocosa*: Insights from a phylogeny based on morphology. *Journal of Arachnology*, **33**: 347–376.
- STRATTON G., HEBETS E., MILLER P. R. & MILLER G. L. 1996: Pattern and duration of copulation in wolf spiders. *Journal of Arachnology*, **24**: 186–200.
- SZINETÁR C., EICHARDT J. & HORVÁTH R. 2005: Data on biology of *Alopecosa psammophila* Buchar 2001 (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, **33**: 384–389.
- TANAKA H. 1992: Lycosid spiders of Japan VIII. The genus *Alopecosa*. *Sonoda Women's college studies*, **26**: 315–340.
- THALER K. & BUCAR J. 1994: Die Wolfspinnen von Österreich 1: Gattungen *Acantholycosa*, *Alopecosa*, *Lycosa* (Arachnida, Araneida: Lycosidae) – Faunistisch-tiergeographische Übersicht. *Carinthia II*, **104** (2), 357–375.
- TINBERGEN N. 1954*: *The origin and evolution of courtship and threat display*. In Huxley, Hardy, and Ford (eds.). *Evolution as a Process*, Allen & Unwin, London pp. 233–250.
- UETZ G. W. & NORTON S. 2007: Preference for male traits in female wolf spiders varies with the choice of available males, female age and reproductive state. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**: 631–641.
- 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**: 75–104.
- VACCARO R., UETZ G. W. & ROBERTS J. A. 2010: Courtship and mating behaviour of the wolf spider *Schizocosa bilineata*. *Journal of Arachnology*, **38**: 452–459.
- VINK C. J. & MITCHELL A. D. 2002: 12S DNA sequence data confirms the separation of *Alopecosa barbipes* and *Alopecosa accentuata* (Araneae: Lycosidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, **12**: 242–244.
- WANG L., MARUSIK Y. M. & ZHANG Z. 2012: Notes on three poorly known *Arctosa* species from China (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa*, **3404**: 53–68.
- ZEHETHOFER K. & STURMBAUER C. 1998: Phylogenetic relationships of Central European wolf spiders (Araneae: Lycosidae) inferred from 12S Ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **10**: 391–398.
- ZYUZIN A. A. 1993: Studies on the wolf spiders (Araneae: Lycosidae). I. A new genus and species from Kazakhstan, with comments on the Lycosinae. *Memoirs of the Queensland Museum*, **33** (2): 693–700.

* Sekundární citace