

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Studijní program: Zoologie
Studijní obor: zoologie



Mgr. Petr Dolejš

Studium dynamiky snovacího aparátu vybraných zástupců slíd'áků
(Araneae: Lycosidae) v průběhu jejich životního cyklu

Study on dynamics of spinning apparatus of some wolf spiders
(Araneae: Lycosidae) during their life cycle

Disertační práce

Školitel: prof. RNDr. Jaroslav Smrž, CSc.
Školitel-konzultant: prof. RNDr. Jan Buchar, DrSc.

Praha, 2013

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, 10. 9. 2013

Podpis

Poděkování

Rád bych poděloval svému školiteli prof. RNDr. Jaroslavu Smržovi, CSc. a školiteli-konzultantovi prof. RNDr. Janu Bucharovi, DrSc. za odborné vedení a pomoc při řešení této práce. Můj velký díky patří mé rodině za všestrannou podporu, poskytnuté zázemí a trpělivost. Na tomto místě též děkuji za rady, pomoc a podporu svým kolegům a přátelům: Mgr. Lenka Kubcová, Ph.D. (Praha), Milada Řeháková (Praha), doc. RNDr. Jaromír Hajer, CSc. (Ústí nad Labem), Mgr. Miroslav Hyliš, Ph.D. (Praha), RNDr. Jiří Král, Dr. (Praha), Ing. Tereza Kořínková, Ph.D. (Praha), Ing. Jana Musilová (Praha), Mgr. Martin Forman (Pardubice), RNDr. František Šťáhlavský, Ph.D. (Praha), RNDr. Vlastimil Růžička, CSc. (České Budějovice), Dr. Mark A. Townley (Durham), Dr. Matjaž Gregorič (Ljubljana), Dr. Barbara Knoflach-Thaler (Innsbruck), prof. Mgr. Stanislav Pekár, Ph.D. (Brno) a Mgr. Věra Opatová (Barcelona).

Výzkumy v chráněných oblastech byly umožněny na základě výjimky povolené usnesením vlády ČR č. 1159/07 (sběr druhu *Tricca lutetiana* v NPR Karlštejn a NPR Koda) a povolením SZ NPS 03028/2007/3 – NPS 04091/2007 (sběr druhu *Arctosa alpigena lamperti* v NP Šumava).

Tato práce byla plně podpořena grantovým projektem Grantové agentury Univerzity Karlovy (GAUK 109110).

Abstrakt

Současné znalosti o snovacím aparátu pavouků vycházejí zejména ze studia křížáků a příbuzných čeledí, zatímco snovací aparát slíďáků stál dosud v pozadí zájmu. Proto byl pro studium dynamiky snovacího aparátu v průběhu životního cyklu zvolen právě snovací aparát čtyř zástupců slíďáků. Životní cyklus každého z nich je stenochronní, s podobným počtem instarů (7–10), ale odlišnou délkou životních cyklů (1–3 roky). Všechny čtyři druhy se rozmnožují na jaře nebo v létě. Spermie se začínají tvořit ihned po adultní ekdyzi, přičemž u dvou druhů byl pozorován nezvyklý průběh diplotene. Epigamní chování odpovídá tomu, jaké prostředí ten který druh obývá, průběh kopulace je druhově specifický. Následně byla pozorována ontogeneze snovacího aparátu vyvíjejících se mláďat: Snovací aparát začíná být funkční v prvním instaru. Spigoty sekundárních ampulárních, piriformních a téměř všech aciniformních žláz se nesvlékají *in situ*, ale střídají s „tartipores“, což jsou nefunkční útvary vzniklé po ekdyzi ze spigoty funkčního během předchozího instaru. Objevují se proto až od druhého instaru. Žlázy, jejichž spigoty se střídají s „tartipores“, fungují během proekdyze a jejich evoluce souvisí s tím, jak se pavouci během svlékání zajišťují pavučinovými vlákny. Tímto zjištěním byla objasněna dosud sporná funkce aciniformních žláz u juvenilních slíďáků: produkují pomocné „lešení“, které jim jistí tělo při ekdyzi.

Klíčová slova:

slíďáci, životní cyklus, rozmnožování, ontogeneze, snovací bradavky, spigoty, "tartipores"

Abstract

Current knowledge of the spinning apparatus comes namely from studies on orb web spiders and their relatives, whereas that of wolf spiders were more or less neglected. Therefore, developmental changes of the spinning apparatus of four wolf spiders were studied throughout their life cycles. Each of these lycosids possesses stenochronous life cycle with similar number of instars (7–10) but of different length (1–3 years). There is only one period of reproduction in spring/summer in all four species. Sperms are being formed just after the final moult; diplotene in some species is peculiar. The courtship behaviour reflects the microhabitat occupied by the concrete spider species; the copulations are species specific. Ontogeny of the spinning apparatus of developing spiderlings was observed: The spinning apparatus initiate its function in the first instar. Secondary ampullate, all piriform and all but four aciniform glands are tartipore-accommodated; they do not moult *in situ*. The tartipores, vestigial structures corresponding to spigots of the previous instar, appear on the spinning field starting with the second instar. Tartipore-accommodated glands play roles also during proecdysis and their evolution corresponds with the way how do the spiders secure themselves when moulting. Hence, the not yet known function of aciniform silk in juvenile wolf spiders was clarified and described as an ancillary “scaffold” anchoring the spider’s body during ecdysis.

Key words:

Wolf spiders, life cycle, reproduction, ontogeny, spinnerets, spigots, tartipores

Obsah

1. Úvod	7
2. Cíle práce.....	17
3. Materiál a metodika.....	18
3.1. Sběr a odchov pavouků.....	18
3.2. Rekonstrukce životního cyklu (vč. fenologie a období rozmnožování)	18
3.3. Studium snovacího aparátu.....	19
3.4. Sestavení karyotypů a zmapování průběhu meiózy.....	21
3.5. Záznam reprodukčního chování	21
4. Výsledky.....	22
4.1. Životní cykly a fenologie.....	22
4.2. Ontogeneze snovacího aparátu	23
4.2.1. Ampulární žlázy a spigoty	23
4.2.2. Piriformní žlázy a spigoty	23
4.2.3. Aciniformní žlázy a spigoty.....	24
4.2.4. Tubuliformní žlázy a spigoty.....	24
4.3. Karyologie	25
4.3.1. Základní karyologická charakteristika.....	25
4.3.2. Průběh meiózy	25
4.4. Reprodukční chování	26
4.4.1. Epigamní chování	26
4.4.2. Průběh kopulace.....	27
4.4.3. Opatrování kokonu a potomstva	27
5. Diskuze a závěry	29
6. Použitá literatura	34
7. Přílohy	42

1. Úvod

Snovací ústrojí (snovací žlázy a snovací bradavky) hrají v životě pavouků nezastupitelnou úlohu. U pavouků je celkem popsáno sedm až osm hlavních typů snovací žláz, které zpravidla ústí na třech párech snovacích bradavek. Různé druhy žláz produkují pavučinové hedvábí pro nejrozmanitější způsoby použití (FOELIX 2011).

Vůbec první prací, která se zabývala snovacím ústrojím pavouků, byla práce APSTEIN (1889), v níž autor položil základ názvosloví jednotlivých typů žláz. WARBURTON (1890), podobně jako většina ostatních autorů, kteří se problematice snovacích žláz věnovali, se soustředil na křížáky (Araneidae). U této skupiny síťových pavouků bylo zjištěno šest typů snovacích žláz, z toho dvě z nich jsou jedinečné pouze pro tuto čeleď. WAŚOWSKA (1966) se soustředila, kromě čeledi Araneidae, i na čeledi Tetragnathidae a Linyphiidae. Svoji pozornost ale zaměřila na vnější morfologii snovacích bradavek. Detailním studiem spigotů (vývodů snovacích žláz na snovací bradavce) zjistila počet snovacích žláz (každá snovací žláza totiž ústí právě jedním spigotem). Stejnou metodiku s úspěchem uplatnila později i u čeledí Thomisidae, Agelenidae, Theridiidae a Lycosidae [na druhu *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802)], u nichž nestudovala jen dospělé jedince, ale zmapovala, jak se jejich celý postembryonální vývin odráží na stavu snovacích bradavek (WAŚOWSKA 1977). Byla tedy první, kdo se při výzkumu snovacího ústrojí soustředil na různé fáze životního cyklu pavouků.

Životními cykly pavouků, resp. většinou jen jejich fenologií, se sice zabývalo mnoho autorů (např. TRETZEL 1954; WIEBES 1960; BROEN & MORITZ 1963; TOFT 1976; STRATTON & LOWRIE 1984; STEINBERGER 1986; MILLER & MILLER 1987; NOFLATCHER 1988; ALDERWEIRELDT & MAELFAIT 1988; FRAMENAU *et al.* 1996), ale navzdory tomu existuje jen málo údajů o detailech, jakými jsou např. počet instarů, kterými pavouk za svůj život prochází (např. ENGELHARDT 1964; BONARIC 1974; BUCAR *et al.* 1989). Dostupné údaje o životních cyklech slíďáků rodů *Arctosa*, *Pardosa*, *Tricca* a *Xerolycosa* jsou shrnuty v tabulce 1. Pro řešení této disertační práce byly vybrány čtyři modelové druhy slíďáků, které představují zástupce různých podčeledí a zároveň s různými životními strategiemi: **1) *Tricca lutetiana* (Simon, 1876)** je vzácný norující druh (DOLEJŠ *et al.* 2008b) z podčeledi Lycosinae. Z fenogramu v práci STEINBERGER (1986) je patrné období rozmnožování na přelomu června a července, avšak autor nerozlišuje mezi samci a samicemi. WIEBES (1956) považuje za období rozmnožování přelom května a června a domnívá se, že druh má dvouletý životní

cyklus. Později (WIEBES 1960) zastává názor, že životní cyklus druhu *T. lutetiana* je jednoletý a diplochronní. **2) *Arctosa alpigena lamperti* Dahl, 1908** – o životě tohoto vagrantního zástupce z podčeledi Lycosinae se kromě publikovaných sporadických údajů shrnutých v diplomové práci DOLEJŠ (2008) neví nic. **3) *Pardosa amentata* (Clerck, 1757)** je náš nejběžnější pavouk (BUCHAR & RŮŽIČKA 2002). Jde o vagrantní druh z podčeledi Pardosinae, jehož období rozmnožování spadá do časného jara. Jeho životní cyklus je jednoletý a stenochronní (tabulka 1). **4) *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861)** je běžný vagrantní druh z podčeledi Evippinae (nory si buduje jen v období péče o potomstvo), jehož období rozmnožování je posunuté až do léta (STEINBERGER 1990). Jeho životní cyklus je stenochronní, ale délka není známá. Přesný počet instarů není znám ani u jednoho ze čtyř modelových druhů slíďáků.

Charakteristikami životních cyklů pavouků není jen jejich typ, délka a počet instarů. Z publikovaných fenogramů i z pouhého pozorování v přírodě je vždy jasně patrné období rozmnožování, kdy pavouci vykazují nejvyšší aktivitu – např. skrytě žijící druhy opouštějí své úkryty a ve zvýšené míře se pohybují po zemském povrchu atp. První fáze rozmnožování spočívá v přípravě haploidních pohlavních buněk a jejich následném přečerpání za pomoci spermatické pavučiny do kopulačního bulbu (FOELIX 2011). Meióza má u pavouků zvláštní průběh, odrážející jejich neobvyklý systém chromozomového určení pohlaví, který je u většiny pavouků typu $\sigma^{\text{X}_1\text{X}_2}/\text{X}_1\text{X}_1\text{X}_2\text{X}_2$, zkráceně uváděný jako X_1X_20 , kde 0 znamená absenci pohlavního chromozomu Y (SUZUKI 1954). U samců jsou během profáze prvního meiotického dělení (profáze I) pohlavní chromozomy situovány na okraji jádra, párují nehomologicky a v anafázi I putují oba pohlavní chromozomy k jednomu pólu dělicího se jádra (HACKMAN 1948). Na preparátech bývají často pozitivně heteropyknoticky zbarveny. Výsledkem samčí meiózy jsou dva typy jader, které se liší počtem pohlavních chromozomů. Proto je diploidní počet chromozomů ($2n$) u samic vyšší než u samců. Průběh meiózy a/nebo diploidní počet chromozomů je dosud známý u 115 druhů slíďáků (ARAUJO *et al.* 2013), což při celkovém počtu 2396 druhů slíďáků (PLATNICK 2013) představuje pouhé 4,8 % znalosti karyotypu této skupiny pavouků. V rámci rodů studovaných v této disertační práci bylo dosud různými autory karyologicky vyhodnoceno 22 zástupců rodu *Pardosa* (vč. zájmového druhu *P. amentata* – HACKMAN 1948; SOKOLOV 1960), proto jsem tomuto rodu z karyologického hlediska již nevěnoval další pozornost. U zbývajících rodů byla situace opačná: u zástupců rodu *Arctosa* bylo karyologicky vyhodnoceno šest druhů, u rodu *Xerolycosa* dva druhy (přičemž u zájmového druhu *X. nemoralis* se údaje od různých autorů lišily – viz Tab. 1 v **příloze 2**) a u rodu *Tricca* nebyl vyhodnocen dokonce žádný druh (ARAUJO *et al.* 2013).

Proto jsem zástupce těchto tří rodů v rámci studia jejich životního cyklu karyologicky vyhodnotil.

Druhá fáze rozmnožování spočívá ve vyhledání samice. Protože jsou ale pavouci predátoři a samci by mohlo od samice hrozit napadení, vyvinulo se u mnoha skupin pavouků, zejména pak pavouků s dobrým zrakem, námluvní (epigamní) chování. To již dlouhou dobu přitahuje pozornost arachnologů (BRISTOWE & LOCKET 1926; KASTON 1936) a i v současné době je mu věnována velká pozornost pro jeho použitelnost při objevování kryptických druhů (KRONESTEDT 1990; TÖPFER-HOFMANN *et al.* 2000) či rekonstrukcích fylogenetických příbuzností (STRATTON 2005; JUST 2012). Po námluvách bezprostředně následuje kopulace. Prací, které by se věnovaly tomuto tématu, je překvapivě málo (např. ROVNER 1971, 1973; COSTA & SOTELO 1994). STRATTON *et al.* (1996) upozornili, že důležitou charakteristikou průběhu kopulace není jen poloha pavouků a délka kopulace, ale zejména počet inzercí samčích makadel do samičí epigyne (jedna inzerce \times vícenásobná inzerce), počet výměn stran (kopulace pravým \times levým makadlem) a počet expanzí hematodochy v rámci jedné inzerce (jedna expanze \times vícenásobná expanze). Z dat, která tito autoři nashromáždili, vyplynulo, že délka kopulace norujících druhů je kratší než druhů vagrantních a že nejdelších kopulací dosahují druhy s vícenásobnými inzercemi téhož makadla před výměnou stran (STRATTON *et al.* 1996). O významu způsobu průběhu kopulace svědčí i fakt, že teprve přesné studium průběhu kopulace vedlo ke správnému rodovému zařazení slíd'áka *Schizocosa avida* (Walckenaer, 1837) (ROVNER 1973). Epigamní chování a průběh kopulace byly již známy u modelových druhů *P. amentata* (GERHARDT 1923; CHIARLE *et al.* 2013 a citace v této práci uvedené) a *X. nemoralis* (SMOLA 2007), proto jsem toto chování studoval jen u zbývajících dvou modelových druhů, *T. lutetiana* a *A. a. lamperti*.

Způsob péče o kokon a čerstvě vylíhlá mlád'ata je jedním z diagnostických znaků čeledi lycosidae (DONDALE 1986). Všichni slíd'áci nosí svůj kokon připředený ke snovacím bradavkám (např. PRACH 1860; VLIJM 1962; EASON 1964) a vylíhlá mlád'ata prvního instaru naprosté většiny druhů slíd'áků vystupují na zadeček matky, ve kterém jsou samicí několik dní nošena (DOLEJŠ 2013). Mlád'ata se přidržují pomocí drápků za modifikované sety (GRAEFE 1964) a jistí se pomocí pavučinových vláken vycházejících z ampulátních žláz (ROVNER *et al.* 1973). Je tedy patrné, že již mlád'ata v prvním instaru mají vyvinuté a funkční snovací ústrojí (FOELIX 2011). Jaká je ale další ontogeneze snovacího aparátu slíd'áků, není prakticky dosud známo. Hlavním cílem této disertační práce bylo proto popsat změny snovacího aparátu slíd'áků v průběhu jejich ontogeneze, a to na čtyřech výše uvedených modelových druzích.

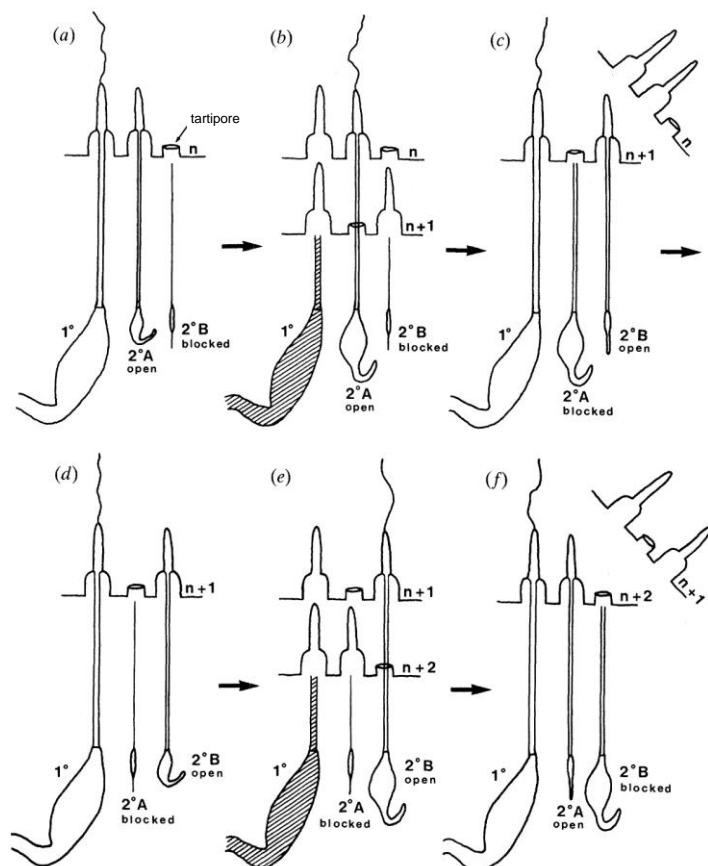
Na snovací ústrojí pavouků z čeledi Lycosidae se zaměřil RICHTER (1970c). Za použití jak metod histologických a mikroanatomických, tak studií snovacích bradavek podrobně popsal snovací ústrojí subadultních a adultních jedinců druhu *P. amentata*, u kterého našel čtyři typy snovacích žláz. Zjistil, že tyto žlázy mění svoji morfologii v souladu s aktuálním obdobím v životním cyklu. První typ žláz, *glandulae piriformes* produkují přichytné terčíky a ústí na předních snovacích bradavkách (ALS). Role druhého typu žláz, *glandulae aciniformes*, které vyúsťují na středních (PMS) a zadních (PLS) snovacích bradavkách, je u slíďáků neznámá. U křížáků a příbuzných čeledí (Araneoidea) slouží k obalení kořisti, konstrukci tzv. spermatických pavučin samců, jako část stěny kokonu, k létání (FOELIX 2011) a jako součást vláken sloužících k přemostování delších vzdáleností (PETERS 1990). U dospělých slíďáků se analogicky předpokládá jejich uplatnění při vytváření spermatické pavučiny, anebo mohou sloužit při stavbě kokonu stejně jako třetí typ snovacích žláz, *glandulae tubuliformes*, které rovněž ústí na PMS a PLS (RICHTER 1970c). Poslední, čtvrtý typ žláz, *glandulae ampullaceae*, produkují vlákno, kterým se pavouk zajišťuje při pohybu. Na ALS vyúsťují *glandulae ampullaceae majores* (MA) a na PMS ústí *glandulae ampullaceae minores* (mA). Na stav těchto žláz má výrazný vliv výškové členění habitatu (RICHTER 1970a).

Kromě stěžejních prací RICHTER (1970c) a WAŚOWSKA (1977) se snovacímu aparátu slíďáků věnovali i další autoři. APSTEIN (1889) a JAWOROWSKI (1896) byli vůbec prvními, kdo popsal jejich snovací ústrojí. Až v sedmdesátých letech 20. století se RICHTER (1970a), RICHTER & VAN DER KRAAN (1970), RICHTER *et al.* (1971), TRACIUC (1971) a KOVOOR (1976) věnovali dalším aspektům slíďáčího snovacího aparátu. BÍLEK (1992) se věnoval morfologii piriformních spigotů pomocí SEM a TOWNLEY & TILLINGHAST (2003) zkoumali roli ampulátních vláken slíďáků.

GLATZ (1972, 1973) se věnoval „primitivnějším“ skupinám pavouků: Popsal, opět za použití kombinace histologicko-anatomických metod a studia snovacích bradavek, snovací ústrojí haplogynních pavouků a sklípkanů. Snovací ústrojí sklípkošů, nejpůvodnějších pavouků, bylo popsáno v práci HAUPT & KOVOOR (1993). HAJER (1979, 1982, 1983, 1986, 1991) studoval snovací ústrojí kribelátních pavouků. Věnoval pozornost všem nymfo-imaginálním stadiím a byl mezi prvními, kteří ke studiu snovacích bradavek použili metodu skenovací elektronové mikroskopie (SEM). Kromě prací na kribelátních pavoucích se věnuje studiu snovacího ústrojí (ale i způsobu, jakým ho pavouk využívá) a ultrastrukturu vláken produkovaných pavouky z nadčeledí Symphytognathoidea (HAJER & ŘEHÁKOVÁ 2003, 2006; HAJER *et al.* 2009, 2011) a Dysderoidea (HAJER *et al.* 2013). Evoluci snovacího ústrojí a jeho

možným původem se zabýval SHULTZ (1987), shrnutí dosavadních znalostí podala KOVOOR (1977, 1987).

YU & CODDINGTON (1990), TOWNLEY *et al.* (1993) a TOWNLEY & TILLINGHAST (2009) zkoumali (za použití techniky SEM) změny na snovacích bradavkách křížáků během jejich ontogeneze. Jejich zcela zásadní objev představuje popis střídání funkcí ampulátních žláz. Ampulátní žlázy, a to jak MA, tak mA, produkující jisticí vlákno mimo ekdyze (tedy během většiny délky života pavouka) jsou primární ampulátní žlázy (1° MA a 1° mA). Jeden 1° MA spigot se nachází na ALS a jeden 1° mA spigot na PMS. Oba spigoty primárních ampulátních žláz (1° MA a 1° mA) se svlékají tzv. *in situ* jako každá jiná končetina pavouka. Ampulátní žlázy, opět jak MA, tak mA, které produkují vlákno během proekdyze (těsně před svlékáním pavouka), se nazývají sekundární ampulátní žlázy (2° MA a 2° mA). Jelikož se ale spigot nemůže svléci *in situ*, pokud jím prochází vlákno, na ALS i PMS jsou proto přítomny vždy dvě sekundární ampulátní žlázy (2° MA na ALS a 2° mA na PMS). Funkční je ale vždy jen jedna sekundární žláza a spigot druhé (nefunkční) žlázy je na snovacím poli patrný jako tzv. tartipore (TOWNLEY & TILLINGHAST 2003). Obě sekundární ampulátní žlázy se ve svých rolích po každé ekdyzi pravidelně střídají až po dospělé stadium u samic a subadultní stadium u samců (Obr. 1). Po dospění se u samců sekundární ampulátní žlázy redukují a jejich



Obr. 1: Střídání funkcí ampulátních žláz ústící na jedné snovací bradavce. Mezi ekdyzemi (a, d) je funkční primární (1°) amp. žl. V proekdyzi (b, e) je funkční jedna ze sekundárních (2°) amp. žl. (A nebo B). Po ekdyzi (c, f) začíná fungovat opět 1° amp. žl. Spigot 2° amp. žl., která byla funkční v předchozím instaru, se mění na „tartipore“. Jednotlivé postupně odvržené kutikuly jsou označeny n, n + 1, n + 2 (TOWNLEY *et al.* 1993).

nefunkční spigoty se na snovacím poli projevují jako tzv. nubbins, které jsou morfologicky odlišitelné od „tartipores“; u samic zůstávají sekundární ampulární žlázy funkční a podílejí se na nošení kokonu (TOWNLEY & TILLINGHAST 2003). Podobné chování (střídání spigotů a „tartipores“) bylo zjištěno i u piriformních a aciniformních žláz křížáků, ovšem bez přítomnosti „nubbins“ u dospělých samců (YU & CODDINGTON 1990; TOWNLEY & TILLINGHAST 2009). Druhá dvojice autorů, která studovala ontogenezi snovacího pole na po sobě jdoucích svlečkách od téhož jedince, poukázala na možnost, že by i u slídáků mohly existovat dvě skupiny piriformních a aciniformních žláz – ty, které se svlékají *in situ*, a ty, jejichž spigoty se střídají s „tartipores“ (TOWNLEY & TILLINGHAST 2003, 2009). K tomu, abych jejich domněnku mohl ověřit, bylo nejprve nutno kompletně zrekonstruovat dosud neznámý životní cyklus slídáků a přinejmenším zjistit, kolika instary procházejí, než dosáhnou dospělosti.

Tabulka 1: Údaje o životních cyklech slíďáků rodu *Arctosa*, *Pardosa*, *Xerolycosa* a *Tricca*. A = jednoletý, B = dvouletý, D = diplochrovní, S = stenochrovní, T = tříletý. Jako zdroje byly použity práce věnující se primárně životním cyklům/fenologiím či obsahující fenogramy.

	Životní cyklus	Počet instarů	Fenologie	Období rozmnožování	Stát	Zdroj
Arctosa						
<i>A. alpigena</i> (Doleschal, 1852)	delší než 1 rok S S		♂ v–viii, ♀ v–ix ♂ vi–viii, ♀ v–viii	vi/vii vi	USA, Colorado Finsko UK	Schmoller (1970: 124) Itämies & Jarva-Kärenlampi (1987: 77), sub <i>Tricca a.</i> Harvey et al. (2002: 258)
<i>A. alpigena lamperti</i> Dahl, 1908	delší než 1 rok, S B, S	♂ 9, ♀ 9–10	♂ v–ix, ♀ v–viii ♂ v–ix, ♀ v–viii	v v	ČR ČR	Dolejš et al. (2012: 74) tato práce
<i>A. cinerea</i> (Fabricius, 1777)	B, D D		♂♀ iv–x ♂ vi–viii, ♀ vi–ix ♂♀ iv–vii	viii vi	Německo UK Belgie	Framenau et al. (1996: 227, 228) Harvey et al. (2002: 258) Lambeets (2009: 26, 27)
<i>A. ebicha</i> Yaginuma, 1960	B nebo více			pozdní jaro	Japonsko	Fujii (1976: 147)
<i>A. figurata</i> (Simon, 1876)	S		♂♀ v–vii		Itálie	Noflatscher (1988: 159, 154)
<i>A. fulvilineata</i> (Lucas, 1846)	D		♂ v–vi, ix, ♀ v–vii, ix ♂♀ iv–viii	v v	UK Francie	Harvey et al. (2002: 256) Pétillon et al. (2009: 1242)
<i>A. kiangsiensis</i> (Schenkel, 1963)		♂♀ 6			Čína	Liu & Zhao (2000: 39)
<i>A. leoprados</i> (Sundevall, 1833)	S S S		♂ v, ♀ v–vii ♂ v–viii, ♀ v–x ♂ v–vii, ♀ v–ix	vi vii	Německo UK, Anglie UK	Tretzel (1954: 661) Merrett (1968: 254) Harvey et al. (2002: 257)
<i>A. littoralis</i> (Hentz, 1844)		♂♀ 9–10	♂ ii–x, ♀ iii–xi	v	USA, Florida	Punzo (2006: 102, 103, 109)
<i>A. perita</i> (Latreille, 1799)	A, D D D D A, D	♂ 7–8, ♀ 7–9	♂ iii–xi, ♀ iii–x ♂♀ ii–x ♂ v–xi ♂♀ iii–x	v, x v vi iii–iv, ix/x	Nizozemí UK, Anglie Německo Německo UK Nizozemí	Wiebes (1960: 88) Merrett (1968: 254) Schaefer (1976: 209, 212) Schaefer (1977: 120) Harvey et al. (2002: 257) Noordijk (2008: 31, 32)
<i>A. personata</i> (L. Koch, 1872)	D		♂♀ iii–ix	v	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 161)
Pardosa						
<i>P. agrestis</i> (Westring, 1861)	S D D		♂♀ v–vi ♂♀ iv–viii ♂♀ v–ix	v vi, viii v	Německo Maďarsko UK	Tretzel (1954: 661), sub <i>Lycosa a.</i> Samu et al. (1998: 2018, 219) Harvey et al. (2002: 242)
<i>P. agrestis purbeckensis</i> F. O. P.-Cambridge, 1895	S		♂♀ v–viii ♂ iv–vii, ♀ v–ix	vi vi	UK, Anglie UK	Sudd (1972: 105–106), sub <i>Lycosa p.</i> Harvey et al. (2002: 243)
<i>P. agricola</i> (Thorell, 1856)	S		♂ v–vii, ♀ v–x	vi	UK	Harvey et al. (2002: 241)
<i>P. amentata</i> (Clerck, 1757)	S S S		♂ iv–vi, ♀ iv–vii ♂ iv–vi, ♀ iv–vii ♂♀ iv–vii ♂ iv–vi, ♀ iv–vii ♂ iv–vi, ♀ iv–ix ♂ vi–vii, ♀ vi–ix	iv v v v v vi	Německo Německo ČR Německo Nizozemí Švédsko	Tretzel (1954: 658), sub <i>Lycosa saccata</i> Heydemann (1960: 443) Buchar (1962: 104) Broen & Moritz (1963: 400) Richter (1970b: 201) Granström (1973: 96)

<i>P. amentata</i> (Clerck, 1757)	S		♂ v-vi, ♀ v-ix	v	Finsko	Itämies & Ruotsalainen (1984: 148)
	S		♂ iv-vi, ♀ iv-ix	iv/v	Belgie	Alderweireldt & Maelfait (1988: 10)
	A, S		♂ iv-ix, ♀ iv-x	v	Německo	Cordes (1991: 8, 11)
	S		♂ iv-ix, ♀ iv-x	v	UK	Harvey et al. (2002: 245)
	A			v	Dánsko	Jensen et al. (2011: 578, 580)
	A, S	♂♀ 8	♂ iv-vi, ♀ iv-viii	v	ČR	tato práce
<i>P. astrigera</i> L. Koch, 1878		♂ 7-8, ♀ 7-9			Japonsko	Miyashita (1968: 83), sub <i>Lycosa T-insignita</i>
	A		♂ ii-v, ♀ ii-xi	iii-iv	Japonsko	Miyashita (1969: 3), sub <i>Lycosa T-insignita</i>
			♂♀ iv-x		Japonsko	Fujii (1976: 147), sub <i>P. T-insignita</i>
<i>P. bifasciata</i> (C. L. Koch, 1834)	S		♂ v-vi, ♀ v-viii	v	Německo	Tretzel (1954: 661), sub <i>Lycosa b.</i>
	S		♂ iv-vii, ♀ iv-x	v	ČR	Šmaha (1985: 212)
	S		♂♀ v-x	vi	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 161)
<i>P. concinna</i> (Thorell, 1877)	B			vii-viii	USA, Colorado	Schmoller (1970: 123)
<i>P. distincta</i> (Blackwall, 1846)	A-B, S		♂ v-vii ♀ iv-xi	vi	Kanada, Manitoba	Aitchison (1980: 62, 64)
	A-B, S		♂ vi-ix ♀ v-x	vii	Kanada, Manitoba	Aitchison (1984: 254)
<i>P. eiseni</i> (Thorell, 1875)	T		♂ v-vi, ♀ vi-viii	vi	Finsko	Workman (1979: 49, 50)
<i>P. fuscula</i> (Thorell, 1875)	B, S		♂♀ vii-ix	vii	Kanada, Newfoundland	Pickavance (2001: 370, 371, 374)
<i>P. glacialis</i> (Thorell, 1872)	B				Grónsko	Høye et al. (2009: 542)
<i>P. groenlandica</i> (Thorell, 1872)	B, S		♂ vi-viii, ♀ vi-ix	vi/vii	Kanada, Newfoundland	Pickavance (2001: 370, 371, 374)
<i>P. hortensis</i> Thorell, 1872			♂ iv-viii, ♀ iv-x	iv	Rumunsko	Niculescu-Burlacu (1968: 295, 297)
	S		♂♀ v-ix	v	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 161)
	S		♂ iii-viii, ♀ iv-ix	v	UK	Harvey et al. (2002: 247)
<i>P. hyperborea</i> (Thorell, 1872)	S		♂ v-vii, ♀ v-x	vi	Finsko	Itämies & Jarva-Kärenlampi (1987: 76, 77)
	B, S		♂ vii, ♀ vii-ix	vii	Kanada, Newfoundland	Pickavance (2001: 370, 374)
<i>P. lapidicina</i> Emerton, 1885		♂ 7-8, ♀ 7-9	♂♀ i-vii		USA, Arkansas	Eason (1969: 339, 359)
<i>P. laura</i> Karsch, 1879	A		♂♀ iv-x		Japonsko	Fujii (1976: 147)
<i>P. lugubris</i> (Walckenaer, 1802) s. l.	S		♂ iv-vii, ♀ iv-viii	v	Německo	Tretzel (1954: 658), sub <i>Lycosa chelata</i>
	A, S				Nizozemí	Wiebes (1960: 88)
	S		♂ iv-vii, ♀ iv-x	v	Německo	Broen & Moritz (1963: 400)
			♂ iv-vii, ♀ v-ix	v	UK, Anglie	Merrett (1968: 254), sub <i>Lycosa l.</i>
			♂ iv-vi, ♀ iv-x	v	Rumunsko	Niculescu-Burlacu (1968: 295, 297)
	B				UK, Skotsko	Edgar (1971a: 85)
	B, S	♂ 7, ♀ 8	♂ iii-vi, ♀ iv-x	v	UK, Skotsko	Edgar (1971b: 305-306)
	B, S	♂ 7, ♀ 8	♂ iii-vi, ♀ iv-x	v	UK, Skotsko	Edgar (1971c: 137, 147)
	A-B	♂ 6-7, ♀ 7-8			Nizozemí	Edgar (1972: 6)
	S		♂♀ v-vi	vi	UK, Anglie	Russell-Smith & Swann (1972: 100, 101), sub <i>Lycosa l.</i>
	S		♂ vi-vii, ♀ vi-ix	vi	Švédsko	Granström (1973: 96)
	B, S		♂ iv-vii, ♀ iv-x	v	Polsko	Stępczak (1975: 117, 119)
	B, S		♂ v-vi, ♀ v-viii	vi	Dánsko	Toft (1976: 12, 18, 21, 30)
		♂ 5, ♀ 6			Polsko	Wąsowska (1977: 367)
S		♂ v-vi, ♀ v-x	vi	Finsko	Itämies & Ruotsalainen (1984: 149)	
S		♂ iv-vii, ♀ v-ix	v	ČR	Šmaha (1985: 212)	
S		♂ vi-vii, ♀ vi-x	vi	Finsko	Itämies & Jarva-Kärenlampi (1987: 77)	

<i>P. lugubris</i> (Walckenaer, 1802) s. l.	S S		♂♀ iv-x ♂♀ v-ix	vi v/vi	Itálie Rakousko	Noflatscher (1988: 159, 161) Steinberger (1990: 327)
<i>P. lugubris</i> (Walckenaer, 1802) s. str.	S		♂ iv-vii, ♀ iv-viii	vi	Ukrajina	Nadolny & Kovblyuk (2012: 78)
<i>P. mackenziana</i> (Keyserling, 1877)	A B, S		♂ v-vii, ♀ v-viii	vii vi	USA, Colorado Kanada, Alberta	Schmoller (1970: 122) Buddle (2000: 322-324)
<i>P. maisa</i> Hippa & Mannila, 1982	S		♂ iv-v, ♀ iv-vi	v	Rakousko	Milasowszky & Zulka (1998: 23, 24)
<i>P. milvina</i> (Hentz, 1844)	S		♂♀ v-ix	vii	USA, Ohio	Marshall et al. (2002: 505)
<i>P. moesta</i> Banks, 1892	A-B, S		♂ v-vii, ♀ v-viii	vii	Kanada, Manitoba	Aitchison (1980: 62)
	A-B, S		♂ v-viii, ♀ vi-x	vii	Kanada, Manitoba	Aitchison (1984: 254)
	B, S		♂ iv-vii, ♀ iv-ix	v	Kanada, Alberta	Buddle (2000: 322-324)
	B, S		♂♀ vii-ix	vii	Kanada, Newfoundland	Pickavance (2001: 370, 374)
<i>P. monticola</i> (Clerck, 1757)	S		♂ v, ♀ v-vi	v	Německo	Tretzel (1954: 662), sub <i>Lycosa m.</i>
	A, S		♂ v-vi, ♀ v-ix	v	Nizozemí	Wiebes (1960: 59, 88)
			♂ v-vii, ♀ v-x	v-vi	Nizozemí	Vlijm & Kessler-Geschiere (1967: 43)
			♂ v-vi, ♀ vi-viii	v	UK, Anglie	Merrett (1968: 241, 254), sub <i>Lycosa m.</i>
	A-B		♂ v-vii, ♀ v-ix	v-vi	Belgie	Bonte & Maelfait (2001: 147-149)
S		♂ v-viii, ♀ v-ix	vi	UK	Harvey et al. (2002: 243)	
<i>P. nigriceps</i> Thorell, 1856	S		♂ iv-v, ♀ vi	v	Německo	Tretzel (1954: 658), sub <i>Lycosa n.</i>
	A, S			v-vi	Nizozemí	Wiebes (1960: 88)
			♂ v-vii, ♀ v-x	vi	Nizozemí	Vlijm & Kessler-Geschiere (1967: 43)
	A-B	♂♀ 7	♂ iv-viii, ♀ iv-xi ♂ iv-viii, ♀ iv-x	vi	UK, Anglie	Merrett (1968: 242, 254), sub <i>Lycosa n.</i>
S		♂ iv-viii, ♀ iv-xi	v	Francie UK	Canard (1990: 46-48) Harvey et al. (2002: 246)	
<i>P. ourayensis</i> Gertsch, 1933	A			vii	USA, Colorado	Schmoller (1970: 121)
<i>P. paludicola</i> (Clerck, 1757)	S		♂♀ iv-v	iv	Německo	Tretzel (1954: 662), sub <i>Lycosa p.</i>
	A		♂♀ v-vii		Finsko	Workman (1979: 50)
	D		♂ iii-iv, xi, ♀ iv-v, xi	iv	UK	Harvey et al. (2002: 248)
<i>P. palustris</i> (Linnaeus, 1758)	S		♂ iv-viii, ♀ iv-ix ♂♀ v-ix ♂ iv-ix, ♀ v-x	vi vi vi	Německo ČR UK, Anglie	Tretzel (1954: 644), sub <i>Lycosa tarsalis</i> Buchar (1962: 104, 106) Merrett (1968: 240, 254), sub <i>Lycosa tarsalis</i>
	T				Finsko	Workman (1979: 50)
	S		♂♀ v-x	vii	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 161)
	A, S		♂ iv-ix, ♀ v-x	vi	Německo	Cordes (1991: 8, 11)
	S		♂ v-ix, ♀ v-xi ♂♀ v-vii	vi vi	UK Lotyšsko	Harvey et al. (2002: 244) Cera & Spunĝis (2011: 93, 95)
<i>P. prativaga</i> L. Koch, 1870		♂♀ 7	♂ iv-vii, ♀ v-x	v	UK, Anglie	Merrett (1968: 254), sub <i>Lycosa p.</i>
	A			v	Nizozemí	Hollander (1971: 274)
	S		♂♀ vi-ix		Finsko	Workman (1979: 50)
	A-B	♂♀ 7	♂♀ v-ix	vii	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 162)
	S			vi	Dánsko	Jespersen & Toft (2003: 738, 743)
A-B			♂ iv-ix, ♀ v-xi	vi	UK	Harvey et al. (2002: 245)
				vi	Dánsko	Jensen et al. (2011: 578, 580)
<i>P. proxima</i> (C. L. Koch, 1847)	S		♂ iv-vi, ♀ v-viii	v	UK	Harvey et al. (2002: 247)

<i>P. pseudoannulata</i> (Bösenberg & Strand, 1906)	A		♂♀ iv–x		Japonsko	Fujii (1976: 147), sub <i>Lycosa p.</i>
<i>P. pullata</i> (Clerck, 1757)	S	♂♀ 7	♂♀ iv–viii	v	Německo	Tretzel (1954: 651), sub <i>Lycosa p.</i>
	A, S		♂♀ iv–viii	v	Nizozemí	Wiebes (1960: 88)
			♂ iv–viii, ♀ iv–x	v–vi	ČR	Buchar (1962: 104, 106)
			♂ iv–viii, ♀ iv–xi	v–vi	Nizozemí	Vlijm & Kessler-Geschiere (1967: 43)
			♂♀ v–ix	vi	UK, Anglie	Merrett (1968: 241, 254), sub <i>Lycosa p.</i>
	A, S		♂ iv–ix, ♀ iv–x	vi	UK, Anglie	Hollander (1971: 274)
	S		♂ iv–ix, ♀ iv–xi	vi	Německo	Sudd (1972: 105–106), sub <i>Lycosa p.</i>
			♂♀ v–vii	v/vi	UK	Cordes (1991: 8, 12)
			♂♀ v–vii	v/vi	Lotyšsko	Harvey et al. (2002: 244)
<i>P. ramulosa</i> (McCook, 1894)		♂♀ 5–7	♂ ix–vii, ♀ i–xii	iii–iv	USA, Kalifornie	Cera & Spunģis (2011: 93)
<i>P. riparia</i> (C. L. Koch, 1833)	S		♂ v–vii, ♀ v–ix	vi	USA, Kalifornie	Dyke & Lowrie (1975: 35, 38)
	S		♂♀ vi–viii		Finsko	Itämies & Ruotsalainen (1984: 148)
<i>P. saltans</i> Töpfer-Hofmann, 2000	S		♂ iv–viii, ♀ iv–x	v	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 154)
<i>P. saxatilis</i> (Hentz, 1844)	A, S		♂ v–vii, ♀ v–ix	v/vi	UK	Harvey et al. (2002: 246)
<i>P. sierra</i> Banks, 1898		♂♀ 6–8	♂ xii–ix, ♀ i–xii	ii–iii	USA, Ontario	Dondale (1977: 74, 75)
<i>P. sphagnicola</i> (Dahl, 1908)		♂♀ 7		v	USA, Kalifornie	Dyke & Lowrie (1975: 35–37)
	S		♂ v–vii, ♀ v–ix	vi	Nizozemí	Hollander (1971: 274), sub <i>P. pullata</i> var. <i>fulvipes</i>
<i>P. trailli</i> (O. P.-Cambridge, 1873)	S		♂ v–vi, ♀ v–viii	vi/vii	Finsko	Itämies & Jarva-Kärenlampi (1987: 77, 78)
<i>P. tristis</i> (Thorell, 1877)	B			vii	UK	Harvey et al. (2002: 248)
<i>P. uintana</i> Gertsch, 1933	A			vii	USA, Colorado	Schmoller (1970: 124)
				vii	USA, Colorado	Schmoller (1970: 122)
Tricca						
<i>T. lutetiana</i> (Simon, 1876)	asi B		♂ v	v	Nizozemí	Wiebes (1956: 414, 415)
	asi A, D				Nizozemí	Wiebes (1960: 88), sub <i>Arctosa l.</i>
	S		♂♀ v–x	vi	Rakousko	Steinberger (1986: 110)
	T, S	♂♀ 8	♂ v–vii, ♀ v–vi, viii–ix	vi	ČR	tato práce
Xerolycosa						
<i>X. miniata</i> (C. L. Koch, 1834)			♂♀ v–x	vi	Rumunsko	Niculescu-Burlacu (1968: 295)
	S		♂ vi–viii, ♀ v–viii	vii	UK	Harvey et al. (2002: 249)
			♂ v–viii, ♀ v–ix	vi	Lotyšsko	Cera & Spunģis (2011: 93, 95)
<i>X. nemoralis</i> (Westring, 1861)	S		♂ vi–vii, ♀ iv–viii	vi	Německo	Tretzel (1954: 661)
	S		♂ vi–viii, ♀ vi	vi	Německo	Broen & Moritz (1963: 400)
			♂♀ vi–ix	vii	Rakousko	Steinberger (1986: 110)
	S		♂♀ v–ix	vii	Itálie	Noflatscher (1988: 159, 161)
	S		♂♀ vi–ix	vii	Rakousko	Steinberger (1990: 327)
	S		♂♀ v–ix	vii	UK	Harvey et al. (2002: 250)
			♂ v–ix, ♀ vi–viii	vi	ČR	Smola (2007: 32)
	B, S	♂ 7–8, ♀ 7–9	♂ vi–vii, ♀ vi–ix	vii	ČR	tato práce

2. Cíle práce

Hlavním cílem disertační práce bylo zmapovat a popsat dynamiku snovacího aparátu pavouků z čeledi Lycosidae. Jelikož ale ani u našich nejběžnějších a nejrozšířenějších druhů nebyla známa všechna fakta o jejich životním cyklu, bylo nutno nejdříve životní cykly těchto druhů slíďáků zrekonstruovat. Díky rozsáhlým chovům, které bylo nutné držet kvůli studiu životního cyklu a snovacího aparátu, a obsahujícím jedince různých vývojových stadií, bylo možné studovat i další, původně neplánované součásti životního cyklu vybraných slíďáků. Pozornost proto nebyla zaměřena pouze na ontogenezi snovacího aparátu, ale i na dosud neznámé aspekty reprodukčního chování, které je organickou součástí životního cyklu. Tato problematika navíc těsně souvisí s částí životního cyklu, která je v přírodě také nejčastěji pozorována a formou fenogramů zaznamenávána – obdobím rozmnožování.

Základní konkrétněji specifikované cíle byly následující:

- 1) Zrekonstruovat životní cyklus, určit jeho typ a délku a stanovit počet instarů u druhů *Arctosa alpigena lamperti*, *Pardosa amentata*, *Tricca lutetiana* a *Xerolycosa nemoralis*.
- 2) Sestavit karyotypy a zmapovat průběh meiózy u druhů *Tricca lutetiana* a středoevropských zástupců rodů *Arctosa* a *Xerolycosa*
- 3) Popsat reprodukční chování druhů *Arctosa alpigena lamperti* a *Tricca lutetiana*
- 4) Zmapovat ontogenezi a dynamiku snovacího aparátu každého vývojového stadia od postembrya po dospělce u druhů *Arctosa alpigena lamperti*, *Pardosa amentata*, *Tricca lutetiana* a *Xerolycosa nemoralis*.

3. Materiál a metodika

3.1. Sběr a odchov pavouků

Pavouci byli sbíráni pomocí zemních pastí, ručním sběrem, příp. smýkáním na předem vytipovaných lokalitách – jejich specifikace, použitá metoda sběru a počet odchycených jedinců je uveden v tab. 2 v příloze 4. Na těchto lokalitách též probíhalo studium fenologie (viz níže).

Získaní jedinci byli dále odchováni v laboratorních podmínkách. Pavouci byli umístováni buď do skleněných terárií (14 × 11 × 8 cm) se substrátem přineseným z lokality, kde byli pavouci sbíráni, nebo do plastových epruvet (délka 10 cm, Ø 15 mm) s pravidelně vlhčenou vatou coby zdrojem vody. Od podzimu do jara byli pavouci odchováni v klimaboxu, kde byla každý týden nastavena teplota a světelný režim podle podmínek panujících na lokalitách, odkud byli pavouci získáni. V létě byli drženi ve větrané a nevytápěné místnosti, takže denní chod teplot i světelné podmínky byly podobné jako na původním stanovišti. Krmeni byli 1–2× týdně bezkřídlými octomilkami (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830), larvami potěmníků rodu *Tenebrio*, mouchami rodu *Fannia* a příležitostně nasmýkaným hmyzem.

Dokladový materiál je uložen v depozitáři zoologického oddělení Národního muzea v Praze pod evidenčními čísly P6A 4926–4931 a P6d 7–20/2013.

3.2. Rekonstrukce životního cyklu (vč. fenologie a období rozmnožování)

Životní cyklus byl složitě rekonstruován na základě kombinace pozorování a sběru v terénu a odchovu v laboratorních podmínkách. Pozorování v terénu probíhalo v letech 2008–2011 přibližně každé dva týdny od dubna do září. Při každé návštěvě terénu bylo kromě sběru živých juvenilních jedinců pro laboratorní odchov vždy několik jedinců usmrceno a nafixováno (viz níže) pro budoucí laboratorní vyhodnocení. Kromě data odchyty byla zaznamenána i délka hlavohrudí usmrcených pavouků. Ze získaných terénních pozorování byla sestavena fenologie zkoumaných druhů a specifikováno období rozmnožování.

V laboratorních podmínkách byli chováni jednak mláďata, která se vylíhla z kokonů (viz níže) a jednak juvenilní jedinci, kteří byli v různých stádiích nasbíráni na studijních lokalitách. Růst pavouků, kteří byli odchováni v laboratorních podmínkách, byl

vyhodnocován tak, že po každé ekdyzi byl zaznamenán její datum a délka odvrženého karapaxu (stereoskopická lupa Carl Zeiss Jena 30-G 723.1 s okulárovým mikrometrem o maximálním rozlišení 0,02 mm).

Mlád'ata z kokonů i juvenilní jedinci z přírody byli dochováni do dospělosti, získané výsledky byly doplněny údaji zjištěnými na jedincích získaných v terénu a na základě těchto dat byl sestaven životní cyklus druhu – jeho délka, počet instarů, fenologie a období rozmnožování. Nomenklatura jednotlivých stadií a způsob číslování instarů byly převzaty z práce DOWNES (1987).

3.3. Studium snovacího aparátu

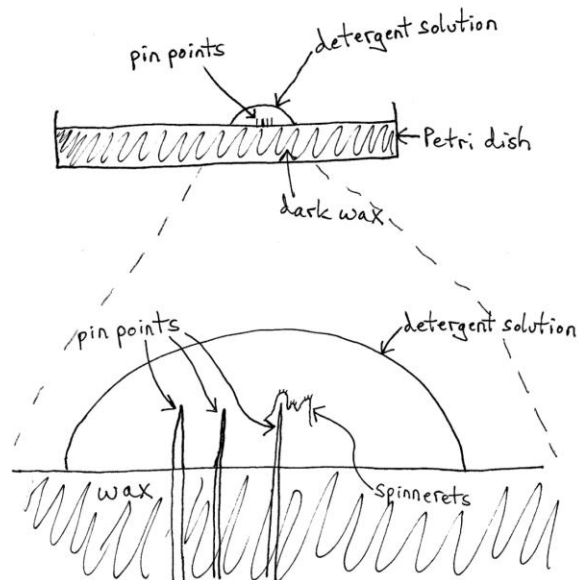
Všechna stadia (od postembryí po dospělé) byla podrobena histologickému vyšetření sloužící k popisu snovacích žláz a vyšetření na SEM sloužící k popisu snovacího pole na snovacích bradavkách. Pro oba typy vyšetření se jako velmi vhodné ukázalo fixování pavouků v modifikované (SMRŽ 1989) Bouin-Dubosque-Brasil fixáži po dobu 4–7 dní. Tento roztok totiž nejen vhodně fixoval tkáň pro histologickou analýzu, ale rovněž (zejména u dostatečně nakrmených pavouků) způsobil rozestoupení snovacích bradavek, jejichž snovací pole pak mohla být velmi jednoduše prohlížena pomocí SEM. Fixáž byla následně vymývána 80% etanolem, a to po stejnou dobu, po jakou byl pavouk fixován. Zadečky pavouků, které byly určeny pro histologickou analýzu, byly následně pomocí chirurgických očních nůžek zbaveny kutikuly, aby se tkáň lépe prosycovala dalšími roztoky. Těla nafixovaných pavouků byla přes 96% etanol odvodněna a uložena ve třetím 100% propanolu, dokud nebyla použita pro další analýzu (histologickou nebo SEM).

Vzorky (u větších exemplářů zadečky, u menších celí jedinci) určené pro histologické vyšetření byly přes tři lázně (po 12 hodinách) roztoku *HistoChoice Clearing agent* (Sigma) převedeny při 60 °C do roztaveného parafínu *Paraplast Plus* (Fluka), v jehož třetí lázni byly naorientovány vhodnou stranou pro zhotovení řezových histologických preparátů. Řezy (6–7 μm) byly zhotoveny na rotačním mikrotomu (Leica RM 2155). Vzniklé preparáty byly nejprve odparafinovány ve dvou roztocích *Xylene Substitute* (Fluka) a následně obarveny kombinacemi širokých škál histologických barviv, z nichž každé vhodným způsobem vizualizovalo jiný typ či stav snovacích žláz: Masson-Goldnerův trichrom (MASSON 1929; FOOT 1933; GOLDNER 1937), Gomoriho trichrom (GOMORI 1950), Pollakův trichrom (POLLAK 1944), Domagkův trichrom (DOMAGK 1933), reakce PAS+AB (MCMANUS 1946; MOWRY 1956) a reakce FFC (ADAMS 1956). Hotové preparáty byly uzavřeny do kanadského

balzámu, prohlíženy světelným mikroskopem Olympus Provis AX70 a fotografovány barevnou CCD kamerou Olympus DP72. Preparáty byly fotografovány ve více hladinách ostrosti a výsledný snímek byl sesazen pomocí programu *Deep Focus* (Olympus).

Pro vyhodnocování snovacího pole pomocí SEM byly zadečky pavouků převedeny z propanolu do acetonu (poměry jednotlivých lázní propanol : aceton: 1:0, 2:1, 1:1, 1:2, 0:1, 0:1), vysušeny metodou kritického bodu, nalepeny na kovový terčík (mince hodnoty 50 h), pozlaceny a prohlíženy pomocí skenovacího elektronového mikroskopu JEOL JSM-6380 LV. Terminologie snovacích žláz, jejich spigotů, „tartipores“ a „nubbins“ byla převzata z práce TOWNLEY & TILLINGHAST (2003).

Speciální přístup vyžadovalo studium dynamiky snovacího pole na snovacích bradavkách téhož jedince. Jelikož od každého odchovávaného jedince byly k dispozici všechny jeho svlečky, bylo možné zrekonstruovat polohy jednotlivých spigotů a zmapovat jejich střídání s „tartipores“. Svlečky byly nejprve po dobu 1–2 týdnů rozvlhčovány v trisglycine SDS pufru *Novex* (Invitrogen) a následně byla od kutikuly zadečku oddělena distální část se snovacími bradavkami. Snovací pole na každé snovací bradavce bylo reexpandováno pomocí hodinářských pinzet a špičky špendlíku zalitého v misce s parafínem (TOWNLEY & TILLINGHAST 2009; obr. 2). Kutikula s reexpandovanými snovacími poli byla opláchnuta v destilované vodě a vzestupnou etanolovou řadou odvodněna, přenesena do propanolu a vysušena pro pozorování pod SEM, jak je popsáno výše.



Obr. 2: Metoda reexpandování kutikuly snovacích bradavek z exuvie. Z parafínu v Petriho misce vyčnívají (1–2 mm nad povrch parafínu) špičky entomologických špendlíků různých průměrů (pro různě velké snovací bradavky). Ty jsou zakápnuty několika kapkami pufru, v němž se pomocí jemných hodinářských pinzet nasouvá kutikula snovacích bradavek na špičky špendlíků, které kutikulu snovacího pole vytlačí do původní polohy (orig. M. A. Townley, in litt.).

3.4. Sestavení karyotypů a zmapování průběhu meiózy

Meióza, proces, při kterém vznikají haploidní spermie a vajíčka, je první fází rozmnožování, a představuje proto jednu z nejdůležitějších částí životního cyklu (nejen) pavouků. Detailní popis způsobu studia meiózy a sestavení karyotypů je uvedený v **příloze 2** na straně 3–4.

3.5. Záznam reprodukčního chování

Epigamní chování a průběh kopulace byly zaznamenávány na videokameru (Panasonic NV-GS400) se třemi předsádkovými čočkami (Kenko) na speciálním stojanu (Slik mini pro III). Zkoumaní jedinci byli buď umístěni do Petriho misek (Ø 5 cm, hloubka 14 mm), nebo byl pokus realizován přímo v teráriu, ve kterém samice žila. Do Petriho misek byl vložený navlhčený filtrační papír usnadňující pavoukům pohyb, zvyšující kontrast při natáčení a zaručující pavoukům vhodnou vlhkost. Dospělé samice byly do misky umístěny 6–24 hodin před pozorováním, aby si jednak zvykly na nové prostředí a jednak aby měly možnost natáhnout pavučinová vlákna s feromony. Pozorování probíhalo při pokojové teplotě a délka záznamu trvala 15 minut nebo tak dlouho, dokud kopulace neskončila.

Zaznamenávány byly následující údaje: doba od vložení samce po první projev epigamního chování, délka epigamního chování, délka kopulace, počet inzercí samčího makadla do samičí epigyne, počet expanzí hematodochy, počet výměn stran a chování obou pavouků v průběhu kopulace. Jako počátek kopulace byl považován moment, kdy samec vystoupil na dorzální stranu samice, a za konec kopulace moment, když se oba jedinci fyzicky oddělili (STRATTON *et al.* 1996). Dále bylo sledováno, za jak dlouho po kopulaci samice vytvoří kokon, doba potřebná k vylíhnutí postembrya z vajíčka, časový interval mezi vylíhnutím a opuštěním kokonu, doba, po kterou se mláďata soustřeďují na zadečku samice, počet mláďat a počet kokonů.

4. Výsledky

4.1. Životní cykly a fenologie (příloha 3 a 4)

Životní cykly všech čtyř modelových druhů jsou stenochronní, ale liší se svoji délkou a dobou dospívání (tabulka 1). Počet instarů je u všech čtyř druhů srovnatelný (Tab. 3 v **příloze 4**).

Délka životního cyklu druhu *Tricca lutetiana* trvá u samců tři roky a u samic 3–4 roky. Obě pohlaví dospívají shodně dosažením osmého instaru (Tab. 3 v **příloze 4**) ve věku dvou let. Po dosažení dospělosti přezimují a rozmnožují se následující rok (Fig. 1 v **příloze 4**). Období rozmnožování spadá převážně do druhé poloviny června (Fig. 2 v **příloze 4**). Zatímco samci po páření hynou, samice vytváří svůj první kokon a přezimují ještě jednou a svůj druhý kokon vytváří ve čtvrtém roce svého života (Fig. 1 v **příloze 4**).

Životní cyklus druhu *Arctosa alpigena lamperti* je dvouletý. Samci dospívají v devátém, samice v devátém nebo desátém instaru (Tab. 3 v **příloze 4**). I pavouci tohoto druhu přezimují jako dospělci a rozmnožují se následující rok ve věku dvou let (Fig. 16 v **příloze 4**). Období rozmnožování připadá na květen (Fig. 1 v **příloze 3**).

Z modelových druhů má nejkratší, jednoletý, životní cyklus *Pardosa amentata*. Pavouci dosahují subadultního stadia ještě tentýž rok, ve kterém se vylíhli, a jako subadultní jedinci přezimují. Dospívají následující rok brzy na jaře dosažením osmého instaru, a to jak v případě samců, tak samic (Tab. 3 v **příloze 4**). Přestože obě pohlaví dospívají ve stejném instaru, délky samičích karapaxů jsou signifikantně delší než délky samčích karapaxů ($p = 0,92 \%$, dvouvýběrový T-test). K páření dochází zejména v květnu, samci hynou a samice vytváří dva kokony (Fig. 16 v **příloze 4**).

Životní cyklus druhu *Xerolycosa nemoralis* je dvouletý, ale poněkud těžko pojetelný. V každém časovém období se totiž vyskytují prakticky všechna nymfální stadia. K přezimování dochází nejprve během 1.–3. instaru a poté pavouci přezimují jako subadulti (v 6.–8. instaru). Pavouci dospívají v průběhu června, samci dosažením 7.–8. instaru, samice v 7.–9. instaru (Tab. 3 v **příloze 4**). Páří se ihned po dospění (především v červenci) a samice pečují o dva kokony (Fig. 16 v **příloze 4**).

4.2. Ontogeneze snovacího aparátu (příloha 4)

4.2.1. Ampulátní žlázy a spigoty

U postembryí jsou ampulátní žlázy přítomny pouze ve formě primordií (Fig. 3 v **příloze 4**). Stejně tak nejsou funkční ani ampulátní spigoty na ALS i PMS (Fig. 4 v **příloze 4**). Pavouci prvního instaru již mají ampulátní žlázy plně vyvinuté (Fig. 5 v **příloze 4**), které se otvírají jedním 1°MA a jedním 2°MA spigotem na ALS (Fig. 6 v **příloze 4**) a jedním 1°mA a jedním 2°mA spigotem na PMS (Fig. 7 v **příloze 4**). Počínaje druhým instarem (po první ekdyzi mimo kokon) se na snovacích polích objevují „tartipores“ (ta) – jeden 2°MA-ta na ALS (Fig. 8 v **příloze 4**) a jeden 2°mA-ta na PMS (Fig. 9 v **příloze 4**). Během následujících instarů mění po každé ekdyzi sekundární ampulátní spigoty a „tartipores“ na snovacích polích své pozice, kdežto primární ampulátní spigoty se svlékají *in situ*. Toto střídání spigotů a „tartipores“ u samic probíhá až do dospělosti, ale u samců se po poslední ekdyzi sekundární ampulátní žlázy redukují (Fig. 10 v **příloze 4**) a místo jejich spigotů se na snovacím poli jak ALS, tak PMS objevují „nubbins“ (Fig. 11 v **příloze 4**). Sekundární ampulátní spigoty jsou u druhu *P. amentata* nápadně zvětšené (oproti primárním ampulátním spigotům), kdežto u zbývajících tří druhů jsou tyto spigoty zvětšené jen nepatrně.

4.2.2. Piriformní žlázy a spigoty

Piriformní žlázy jsou u postembryí přítomny jako primordia (Fig. 12 v **příloze 4**). Na povrchu ALS jsou stejně jako v případě ampulátních žláz patrné základy spigotů (Fig. 4 v **příloze 4**). V prvním instaru jsou slíďáci vybaveni 3–5 piriformními žlázami (Fig. 13, Tab. 4 v **příloze 4**), které se otvírají pouze na ALS (Fig. 6 v **příloze 4**). Počínaje druhým instarem se na snovacím poli ALS objevují piriformní „tartipores“ (Fig. 8 v **příloze 4**), a to v počtu, který přesně odpovídá počtu piriformních spigotů v předchozím instaru (Tab. 5 v **příloze 4**). Spigoty všech piriformních žláz se tedy střídají s „tartipores“ a každá piriformní žláza je tedy funkční buď jen v lichém, nebo jen v sudém instaru.

Po každé ekdyzi až po subadultní stadium počet piriformních žláz postupně narůstá (Tab. 4 v **příloze 4**). V pozdějších juvenilních instarech byl u druhu *A. a. lamperti* počet spigotů v porovnání s odpovídajícími instary zbývajících tří modelových druhů vyšší. Počínaje subadultními stadii je u všech čtyř druhů patrný pohlavní dimorfismus – zatímco u subadultních samic se počet spigotů oproti předchozímu instaru zvýšil, u subadultních samců narostl jen nepatrně. U dospělých samců je počet spigotů prakticky stejný jako u subadultních samců, u dospělých samic je počet spigotů vyšší (Tab. 4 v **příloze 4**).

4.2.3. Aciniformní žlázy a spigoty

U postembryí jsou aciniformní žlázy ve formě primordií, které lze histologicky odlišit od primordií piriformních žláz (Fig. 12 v **příloze 4**). Na rozdíl od ampulátních a piriformních žláz ale nejsou patrné žádné základy spigotů ani na PMS, ani na PLS. První instar je již vybaven 5–13 aciniformními žlázami ústíci na PMS a PML. Počet aciniformních spigotů na PMS je u všech čtyř studovaných druhů víceméně shodný (2–4), ale jejich počet na PLS se již výrazně liší (Tab. 4 v **příloze 4**). Od druhého instaru se na snovacím poli objevují aciniformní „tartipores“ (Fig. 9 v **příloze 4**). Na rozdíl od piriformních žláz, u nichž se všechny spigoty střídají s „tartipores“, se vždy jeden aciniformní spigot s „tartipore“ nestřídá a svléká se *in situ*. Tento spigot má jak na PMS, tak na PLS shodné umístění, a to vždy na okraji snovacího pole přiléhající k vnitřní ploše snovací bradavky (Fig. 15 v **příloze 4**). Z tohoto důvodu je počet aciniformních „tartipores“ vždy o jeden nižší, než byl počet spigotů v předchozím instaru (Tab. 6 v **příloze 4**).

Počet spigotů, jak na PMS, tak na PLS, postupně s každou ekdyzí přibývá.

U juvenilních jedinců druhů *T. lutetiana* a *P. amentata* je počet aciniformních spigotů na PLS nižší než u druhů *A. a. lamperti* a *X. nemoralis* (Tab. 4 v **příloze 4**). U všech čtyř druhů se v počtu aciniformních žláz, stejně jako u žláz piriformních, projevuje od subadultního stadia pohlavní dimorfismus – přírůstek nových žláz je u subadultních samců nižší než u subadultních samic. U druhu *P. amentata* se ale tento rozdíl projevil již v 6. (pre-subadultním) instaru, tedy v době, kdy ještě nebylo možné pohlaví morfologicky odlišit. U dospělých samců je počet spigotů velmi podobný počtu u subadultních samců, s výjimkou druhu *A. a. lamperti* (Tab. 4 v **příloze 4**). Spigoty, které jsou u starších juvenilních instarů lokalizovány na okraji snovacího pole, jsou delší než spigoty umístěné v centru snovacího pole. Tento rozdíl pravděpodobně kompenzují zakřivení snovací bradavky tak, aby ve výsledku všechny spigoty končily ve stejné výšce.

4.2.4. Tubuliformní žlázy a spigoty

Tento typ žláz je přítomen pouze u dospělých samic. Ústí jak na PMS, tak na PLS a jejich spigoty se od aciniformních spigotů odlišují podle silnějšího vyústění. Počty tubuliformních spigotů jsou shrnuty v Tab. 4 (v **příloze 4**), kromě těch případů, kdy byla vyústění spigotů ulámaná, a počet tubuliformních spigotů proto nemohl být určen.

4.3. Karyologie (příloha 2)

4.3.1. Základní karyologická charakteristika

Karyotypy pavouků se sestavují zpravidla ze spermatogoniálních mitóz. Proto i pro karyologický výzkum je nutné znát životní cyklus druhu, protože spermatogoniální mitózy probíhají u slíd'áků především v subadultním stadiu, těsně před adultní ekdyzí.

Samčí karyotypy druhu *T. lutetiana* a zástupců rodu *Arctosa* se skládají z 28 chromozomů ($2n^{\sigma} = 28$), u zástupců rodu *Xerolycosa* je $2n^{\sigma} = 22$. Chromozomy všech vyšetřovaných druhů jsou akrocentrické. Systém chromozomového určení pohlaví je u všech zde studovaných pavouků X_1X_20 . V centromerických oblastech jsou detekovatelná malá množství konstitutivního heterochromatinu, dva páry autozomů nesou v terminální pozici nukleolární organizátory (NORs).

4.3.2. Průběh meiózy

Nejdůležitějším aspektem meiózy pavouků, která u slíd'áků dospívajících v létě probíhá zpravidla po adultní ekdyzi, je chování pohlavních chromozomů X_1 a X_2 . V průběhu samčí meiózy, od leptotene (Fig. 2A v **příloze 2**) až často po metafázi II, jsou pohlavní chromozomy pozitivně heteropyknotické (tmavěji zbarvené) a lokalizované na okraji jádra, zatímco během samičí meiózy jsou izopyknotické, a od autozomů proto nerozlišitelné (Fig. 2C v **příloze 2**). V zygotene (Fig. 2B v **příloze 2**) jsou již chromozomy polarizovány a vytvářejí tzv. bouquet, který přetrvává až do pachytene, během které jsou patrné jednotlivé chromomery, tzv. centromerické knoby a sekundární konstriktce; pohlavní chromozomy asociují za vzniku tzv. sex-body (Fig. 2D v **příloze 2**).

V diplotene jsou autozomy u všech druhů uspořádány do bivalentů (13 u druhu *T. lutetiana* a zástupců rodu *Arctosa*; 10 u zástupců rodu *Xerolycosa*) a pohlavní chromozomy zůstávají v časně diplotene ještě ve formě „sex-body“ (Fig. 3B, 5A a 7C v **příloze 2**). Oddělují se až v pozdní diplotene a jejich chování se přitom u jednotlivých druhů liší. U zástupců rodu *Arctosa* a druhu *X. miniata* zůstávají pohlavní chromozomy pozitivně heteropyknotické a kondenzované (Fig. 3A a 7A v **příloze 2**), zatímco u druhů *T. lutetiana* a *X. nemoralis* se dekondenzují a stávají se izopyknotickými s autozomy. U druhu *T. lutetiana* je navíc na obou pohlavních chromozomech pozorovatelná konstriktce (Fig. 5B a 5C v **příloze 2**) a u druhu *X. nemoralis* jsou proximální konce obou pohlavních chromozomů achromatické (Fig. 7D v **příloze 2**).

Během diakineze dochází k tzv. terminalizaci chiasmat (Fig. 3C a 7B v **příloze 2**) a u druhů *T. lutetiana* a *X. nemoralis* k opětovné kondenzaci pohlavních chromozomů (Fig. 5D a 7F v **příloze 2**). V metafázi I se bivalenty rozcházejí (Fig. 3D v **příloze 2**) a v anafázi I se oba pohlavní chromozomy ocitají u jednoho pólu dělicího se jádra (Fig. 3E a 8A v **příloze 2**) – v této chvíli vznikají dva typy anafázních jader: spermie vzniklá z jádra bez pohlavních chromozomů dá po oplození vznik samci, spermie vzniká z jádra s pohlavními chromozomy samici. Podobně jako anafáze I vypadá metafáze II (Fig. 3F a 8B v **příloze 2**), při níž dochází k lehkému zpoždění separace pohlavních chromozomů. V anafázi II jsou patrné chromatidy čtyř budoucích haploidních jader.

4.4. Reprodukční chování (příloha 1 a 3)

4.4.1. Epigamní chování

Během období rozmnožování jsou pavouci nejvíce aktivní, proto se toto období na fenogramech projevuje jako vrchol křivky aktivity daného druhu. Epigamní neboli námluvní chování slouží k jednoznačné identifikaci konspecifického samce a k rozeznání konspecifickou samicí. Studováno bylo u druhů *T. lutetiana* a *A. a. lamperti*, u kterých dosud nebylo popsáno.

V přítomnosti samice inicializovali samci obou studovaných druhů epigamní chování po 1–2 minutách. Vlastní průběh námluv je ale u obou druhů odlišný. Zatímco epigamní projevy samců druhu *T. lutetiana* je spíše jednodušší a zakládají se zejména na vibracích – bubnování prvních dvou párů nohou o podklad a vibrace zadečkem, epigamní projevy samců druhu *A. a. lamperti* jsou navíc i vizuální – kromě bubnování makadly (doprovázené možnou stridulací – Fig. 2a v **příloze 3**) a vibrací zadečku samci též mávají prvním párem nohou a cukají celým tělem. Samci obou druhů se následně snaží natočit čelem k samici a samec druhu *A. a. lamperti* se jí snaží kontaktovat prvními dvěma páry nohou (Fig. 2b v **příloze 3**). Přípravenost k páření dávají samice obou druhů najevo zcela odlišnými způsoby. Samice druhu *T. lutetiana*, která čeká v uzavřené noře, zvedne první pár nohou (Fig. 1 v **příloze 1**), čímž prorazí strop nory a umožní samci vstup do nory. Následují dvouvtěrinové kontakty nejprve prvním a v zápětí i druhým párem nohou (Fig. 2 v **příloze 1**) a samec ihned zaujímá kopulační polohu. Samice druhu *A. a. lamperti*, která v době námluv běhá po povrchu rašeliníku, signalizuje samci svoji připravenost tak, že skrčí první dva páry nohou, skloní hlavohrud' k podkladu (Fig. 2b v **příloze 3**) a umožní samci vystoupit na její hřbet. Délka epigamního chování druhu *A. a. lamperti* trvá zpravidla do jedné minuty, ale u druhu

T. lutetiana je velký rozdíl v tom, kde byla samice umístěna. Zatímco v Petriho misce námluvy skončily do dvou minut, u samic, které byly v norách, trvaly průměrně 8,5 min (Fig. 3 v **příloze 1**).

4.4.2. Průběh kopulace

Kopulační poloha samce je u obou druhů stejná, poloha samic se liší jen skrčenými prvními dvěma páry nohou u druhu *A. a. lamperti* (Fig. 2c v **příloze 3**) a tím, že ke kopulaci u druhu *T. lutetiana* dochází v noře samice. Kopulace obou druhů je charakteristická pravidelným střídáním inzercí pravého a levého makadla: po výměně strany dochází vždy k jedné inzerci makadla, během níž dojde vždy jen k jedné expanzi hematodochy. Počet inzercí je u druhu *T. lutetiana* nejčastěji šest a u druhu *A. a. lamperti* čtyři (Fig. 3 v **příloze 3**). Délka inzercí u obou druhů postupně narůstá (Fig. 4 v **příloze 3**).

Samci obou druhů během kopulace kývají zadečkem, ale samci druhu *T. lutetiana* navíc charakteristicky pohybují nohama: když samec kopuluje levým makadlem, rytmicky se dotýká („poplacává“) první levou nohou zadečku samice v oblasti snovacích bradavek a současně se svoji druhou pravou nohou otírá („hladí“) o třetí levou nohu samice (Fig. 4 v **příloze 1**). Někteří samci též pohybují svoji druhou levou nohou. Samec tyto pohyby začíná vykonávat nejpozději během druhé inzerce; pokud tak neučiní, samice během třetí nebo čtvrté inzerce kontaktuje samcovu nohu sama, a donutí tak samce tyto pohyby začít vykonávat. Rovněž délka kopulace se mezi oběma druhy lišila: Zatímco délka kopulace u druhu *T. lutetiana* je 4–5 min. (jak v případě kopulací v Petriho misce, tak v noře – Fig. 3 v **příloze 1**), délka kopulace u druhu *A. a. lamperti* je v průměru 37 min. (nejdelší pozorovaná kopulace trvala 1,5 hod.).

4.4.3. Opatrování kokonu a potomstva

Samice obou druhů určitý čas po kopulaci (tabulka 2) upředou kokon, který nosí pod zadečkem, připředený ke snovacím bradavkám – samičky druhu *T. lutetiana* ho navíc jistí 4. párem nohou (Fig. 5 v **příloze 1**). Z vajíček do něho snesených se po dvou týdnech líhnou postembrya, která se po dalších dvou týdnech svlékají, opouštějí kokon a vylézají na zadeček samice. Oba druhy se liší počtem mlád'at, počtem dní a způsobem, jakým je o mlád'ata postaráno (tabulka 2). Samice druhu *A. a. lamperti* před tím, než mlád'ata opustí kokon, vytvoří pavučinový úkryt, ve kterém svá mlád'ata (na zadečku) hlídají. Po týdnu tento úkryt roztrhnou a teprve během následujícího týdne se mlád'ata rozutečou. Samice druhu *T.*

lutetiana, které o kokon i mlád'ata pečují ve svých norách, po určitém čase noru v nočních hodinách opouštějí, aby se mlád'ata mohla rozprchnout a vytvořit si vlastní nory.

Tabulka 2: Časová charakteristika reprodukčního chování druhů *Tricca lutetiana* a *Arctosa alpigena lamperti*. Jednotlivé sloupce znamenají: časové období mezi kopulací a upředěním kokonu; mezi upředěním kokonu a vylíhnutím postembrya; mezi vylíhnutím postembrya a okamžikem, kdy nymfa 1. instaru opustila kokon; jak dlouho setrvaly nymfy 1. instaru na zadečku samice; kolik mlád'at samice odchovaly. Uvedeny jsou průměrné hodnoty převzaté z **příloh 1 a 3**.

Druh	Kopulace – kokon (dny)	Kokon – líhnutí (dny)	Líhnutí – opuštění (dny)	Vození (dny)	Počet mlád'at
<i>Tricca lutetiana</i>	21	15	16	6	24
<i>Arctosa alpigena lamperti</i>	14	16	19	14	42

5. Diskuze a závěry

Tato práce, ale i mnohé další aplikované výzkumy na pavoucích ukazují, jak nezbytně nutné je předem znát základní biologické údaje o druhu, který chceme studovat. Pro studium ontogeneze snovacího aparátu slíďáků byly vybrány čtyři modelové druhy pavouků, a to *Tricca lutetiana*, *Arctosa alpigena lamperti*, *Pardosa amentata* a *Xerolycosa nemoralis*. Základní informace o biologii prvních dvou druhů, které jsou na našem území vzácné (BUCHAR & RŮŽIČKA 2002), byly částečně známy z předchozí práce autora (DOLEJŠ *et al.* 2008a,b, 2010). O zbývajících dvou druzích překvapivě téměř žádné údaje o jejich biologii známy nebyly, přestože na našem území vyskytují velmi hojně (BUCHAR & RŮŽIČKA 2002), a mohly proto být snadno dostupným objektem arachnologického výzkumu. Vlastnímu výzkumu snovacího aparátu tedy nutně musel předcházet výzkum životních cyklů modelových druhů.

Životní cykly všech čtyř studovaných druhů jsou stenochronní, s jediným obdobím rozmnožování na jaře nebo v létě a rovněž podobným počtem instarů, což umožnilo pozdější vzájemné porovnání jednotlivých fází ontogeneze jejich snovacího aparátu (Tab. 4 v **příloze 4**). Délka životního cyklu se ale u každého druhu liší (Fig. 16 v **příloze 4**). Nejkratší, jednoletý životní cyklus má druh *P. amentata*, podobně jako ostatní druhy tohoto rodu ve střední Evropě (viz Tabulka 1). Dvouletý životní cyklus druhů *X. nemoralis* a *A. a. lamperti* patrně souvisí s jejich pomalým růstem, resp. výskytem v chladných klimatických podmínkách. Délka životního cyklu druhu *A. a. lamperti* se shoduje s délkou životního cyklu druhu *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (FRAMENAU *et al.* 1996) a obecné představě o délce životního cyklu ostatních střeoevropských představitelů tohoto rodu (SCHAEFER 1976). Největším překvapením byl ale tří- nebo dokonce čtyřletý životní cyklus druhu *T. lutetiana*. WIEBES (1956, 1960) jeho délku pouze odhadoval (viz tabulka 1) na základě relativně nízkého počtu pozorovaných jedinců. Ve skutečnosti pavouci tohoto druhu přezimují dvakrát jako juvenilové, potřetí jako dospělci a samice dokonce počtvrté. Tak dlouhý životní cyklus je srovnatelný spíše s velkými zástupci slíďáků, jako je např. *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) (ŘEZÁČ *et al.* 2008), *Lycosa fasciiventris* Dufour, 1835 (ORTA *et al.* 1993) či střeoevropští zástupci rodu *Trochosa* (ENGELHARDT 1964). U všech těchto druhů žijí samice alespoň o jeden rok déle než samci. V případě druhu *T. lutetiana* je dlouhý životní cyklus pravděpodobně důsledkem pasivního způsobu lovu, protože na rozdíl od výše uvedených slíďáků jsou pavouci druhu *T. lutetiana* závislí na tom, jaká kořist jim „vleze“ do nory

(DOLEJŠ *et al.* 2008b). Je nutné si ale uvědomit, že zde zjištěná charakteristika životních cyklů a zejména počtu instarů platí spolehlivě jen pro středoevropské populace. Jak bylo dříve ukázáno na zástupcích rodu *Pardosa* (tabulka 1) a druhu *Pisaura mirabilis* (BONARIC 1974), zejména severoevropské populace pavouků mohou mít životní cyklus delší.

Fenologie druhů *P. amentata* a *X. nemoralis* byly publikované již v dřívějších pracích (viz tabulka 1) a zde zjištěné výsledky jim z velké míry odpovídají; zpřesňující informace k jedinému dosud uveřejněnému fenogramu druhu *T. lutetiana* (STEINBERGER 1986) jsou podány v této práci (Fig. 2 v **příloze 3**). Fenologie druhu *A. a. lamperti* je poprvé uveřejněna rovněž až v rámci tohoto výzkumu (Fig. 1 v **příloze 3**). Z těchto fenologických dat jasně vyplývají termíny nejvyšší aktivity druhů. To může být využito v následných studiích jako vodítka, kdy je nejpříhodnější čas získat z přírody pavouky v konkrétním stadiu ontogeneze potřebném pro daný výzkum, ať se již jedná o studium snovacího aparátu, reprodukčního chování nebo cytogenetiky.

Pro karyologická hodnocení jsou nejvhodnější subadultní a adultní (čerstvě po poslední ekdyzi) samci. V rámci této práce bylo takto okaryotypováno celkem 11 druhů patřících do rodů *Arctosa*, *Tricca* a *Xerolycosa*. Karyotypy šesti druhů (*A. a. lamperti*, *A. cinerea*, *A. figurata*, *A. maculata*, *A. renidescens* a *T. lutetiana*) byly zveřejněny vůbec poprvé. U zástupců rodů *Arctosa* a *Tricca* je $2n = 28$, což představuje ancestrální stav celé nadčeledi Lycosoidea (**příloha 2**). Dalším přínosem bylo zjištění počtu nukleolárních organizátorů aktivních během spermatogoniální mitózy metodou stříbření, která byla pro tyto účely standardizovaná (**příloha 2**). Dosud byly publikovány výsledky týkající nukleolárních organizátorů jen u jednoho druhu slíd'áka (WISE 1983). Systém chromozomového určení pohlaví je u všech studovaných slíd'áků typu X_1X_20 , heterogametické pohlaví je samec. Jelikož jsou všichni pavouci predátoři, museli si samci (zejména zrakově se orientujících pavouků) vyvinout ritualizované chování zabraňující tragickému konci nejen produktů jejich meiózy.

Námluvy sledovaných druhů, *T. lutetiana* a *A. a. lamperti*, plně odpovídají mikrohabitatu a části dne, ve kterém se samice v době rozmnožování nachází. U obou druhů je součástí námluv jistě i chemická komunikace (srov. TIETJEN & ROVNER 1982), jejíž studium ale nebylo předmětem této práce. Vibrace přítomné u prvně jmenovaného druhu se dobře šíří půdou, a jsou tedy vhodným komunikačním prostředkem mezi jedinci, kteří na sebe nevidí. Podobný efekt má taktilní komunikace v přítmí nory (druh *T. lutetiana* je aktivní v noci – **příloha 1**). Naopak vizuální (a pravděpodobně i akustická) komunikace druhého uvedeného druhu nachází uplatnění v prostředí, kde na sebe pavouci dobře vidí (druh *A. a.*

lamperti je aktivní za denního světla – **příloha 3**). Pokusy se samicemi druhu *T. lutetiana* navíc ukázaly, jak významně mohou laboratorní podmínky ovlivnit průběh epigamního chování u norujících druhů (viz Fig. 3 v **příloze 3**). Proto při budoucím studiu epigamního chování norujících druhů bude nutné pavoukům během pokusu poskytnout takové podmínky, které by co nejvíce odpovídaly jejich přirozenému prostředí. Toto ale již neplatí pro průběh kopulace; jak bylo zjištěno, průběh kopulace je u norujících druhů v přirozených a laboratorních podmínkách stejný. U obou druhů je ale průběh kopulace zcela charakteristický: u druhu *T. lutetiana* to jsou nezvyklé pohyby nohou samce, jejichž analogie byla pozorována pouze u indického druhu *Lycosa chaperi* Simon, 1885 (SADANA 1972), a u druhu *A. a. lamperti* je to neobvyklá délka kopulace, která se tak zařadila na pomyslné první místo v délce kopulací u zástupců rodu *Arctosa*. Po oplození samičky snesou vajíčka do pavučinového kokonu, v němž začíná ontogeneze nové generace pavouků.

Postembrya (v kokonu) nemají ještě snovací aparát funkční – na snovacích bradavkách jsou patrná nejvýše základy spigotů. Snovací žlázy jsou taktéž přítomny pouze ve formě primordií, která již jsou ale histologicky odlišitelná na primordia žláz ampulátních, piriformních a aciniformních. Jelikož ani u postembryí křížáků a ostníků není snovací aparát ještě funkční (YU & CODDINGTON 1990; TOWNLEY & TILLINGHAST 2009), lze předpokládat, že snovací aparát nebude funkční u postembryí žádných pavouků (FOELIX 2011). Naopak pavouci prvního instaru (mimo kokon a po několik dní nošení na zadečku samice) jsou již vybaveni kompletním snovacím aparátem sestávajícím z funkčních tří výše uvedených žláz. „Tartipores“ se ale zatím na snovacím poli nevyskytují. Snovací aparát slíďáků prvního instaru studovali jen dva polští autoři (JAWOROWSKI 1896; WĄSOWSKA 1977). TOWNLEY & TILLINGHAST (2009) u mlád'at prvního instaru rodů *Araneus* a *Mimetus* rovněž pozorovali již zcela funkční snovací aparát a také žádné „tartipores“.

Sekundární ampulátní, piriformní a aciniformní „tartipores“ se začínají objevovat u mlád'at od druhého instaru. Funkční a nefunkční žlázy, které by spigotům a „tartipores“ odpovídaly, se ale histologicky nedají odlišit, protože mediální řez nefunkční žlázy vypadá stejně jako sagitální řez žlázy funkční. Počet piriformních i aciniformních spigotů se každým instarem zvyšuje a nově přibylé spigoty se objevují na okraji snovacího pole (přibývají centrifugálně). Nižší přírůstky aciniformních spigotů pozorovaných u druhu *T. lutetiana* (viz Tab. 4 v **příloze 4**) lze vysvětlit způsobem života v nevypředené noře (DOLEJŠ *et al.* 2008b) a centrifugální přibývání spigotů na snovacím poli se děje pravděpodobně pouze z prostorových důvodů.

U subadultních jedinců se objevuje pohlavní dimorfismus v počtu piriformních a aciniformních spigotů. U druhů, u nichž samci a samice dospívají v různých instarech, odpovídá počet spigotů subadultního samce počtu spigotům pre-subadultní samice. Naopak u druhů, kde obě pohlaví dospívají ve stejném instaru, se počty spigotů subadultních samců a pre-subadultních samic liší (viz Tab. 4 v **příloze 4**). Největší rozdíly jsou ve stavbě snovacího aparátu dospělců (např. APSTEIN 1889). U dospělých samic se objevují tubuliformní žlázy a spigoty, kdežto u samců se naopak redukují jak 2^oMA, tak 2^omA žlázy a jejich spigoty se mění v „nubbins“. Tato redukce sekundárních ampulátních žláz pouze u samců je charakteristická jen pro slíďáky a ty čeledi, u kterých samice sekundární ampulátní vlákna používají pro připravení kokonu ke snovacím bradavkám. U ostatních čeledí jsou jak 2^oMA, tak 2^omA žlázy redukovány i u samic (TOWNLEY & TILLINGHAST 2003). U samic některých druhů slíďáků mohou být sekundární ampulátní spigoty nápadně zvětšené (TOWNLEY & TILLINGHAST 2003). Ze zde studovaných druhů toto platí ale jen pro druh *P. amentata*, který s kokonem pobíhá po vegetaci. Ostatní druhy opatrují kokon buď v norách (SMOLA 2007; **příloha 1**), nebo v pavučinovém zámotku (**příloha 3**), a proto pravděpodobně zesílená vlákna nepotřebují.

Jedinci druhu *T. lutetiana* jsou překvapivě vybaveni jen malým počtem piriformních, aciniformních a tubuliformních žláz (viz Tab. 4 v **příloze 4**). Důvodem může být opět život v nevypředené noře (DOLEJŠ *et al.* 2008b) a produkce jen jednoho relativně malého kokonu (s poměrně nízkým počtem vajíček) za rok (**příloha 1**), který neklade takové nároky na snovací aparát. V porovnání s tímto druhem má norující druh *L. singoriensis* (BARTOŠ 1932), který navíc přede dva kokony za sezónu (PRISECARU *et al.* 2010) obsahující až 250 vajíček (Buchar, pers. com.), mnohem více výše uvedených žláz (JAWOROWSKI 1896). Výbava snovacího aparátu tedy nesouvisí s fylogenezí či taxonomickým zařazením, ale se způsobem života a velikostí snůšky toho kterého druhu.

Ampulátní, piriformní a aciniformní žlázy, jejichž spigoty se v ontogenezi střídají s „tartipores“, byly popsány u křížáků (YU & CODDINGTON 1990; TOWNLEY *et al.* 1993; TOWNLEY & TILLINGHAST 2009). TOWNLEY & TILLINGHAST (2003) popsali toto střídání u ampulátních žláz u slíďáků. Zároveň také upozornili, že podobné změny mohou existovat i u piriformních a aciniformních žláz, ale tyto změny nepopsali. V rámci této studie je proto poprvé popsáno střídání spigotů s „tartipores“ u piriformních a aciniformních žláz slíďáků (**příloha 4**). U těchto pavouků se všechny spigoty piriformních i aciniformních žláz střídají s „tartipores“. Jedinou výjimkou je jeden aciniformní spigot (jak na PMS, tak na PLS), který se svléká *in situ* a s žádným „tartipore“ se nestřídá. Jelikož jsou tyto spigoty na obou typech

snovacích bradavek ve stejné pozici, lze je prohlásit za homologické. U křížáků a ostníků je situace odlišná – část piriformních i aciniformních žláz se svléká *in situ* a část se střídá s „tartipores“ (TOWNLEY & TILLINGHAST 2009). Důvodem může být odlišné využívání pavučinových vláken. Zatímco většina slíďáků loví bez použití pavučinových vláken, křížáci vlákna využívají k tkaní lapacích sítí, balení kořisti atd. Křížáci tedy mají dvě skupiny piriformních a aciniformních žláz: ty, jejichž spigoty se střídají s „tartipores“ (používají je při ekdyzi), a ty, jejichž spigoty se svlékají *in situ* (používají je k lovu kořisti). Z toho vyplývá, že juvenilní slíďáci využívají aciniformních vláken výhradně při ekdyzi (dospělci pak i ke konstrukci spermatických pavučin a jako součást kokonu). Je důvod se domnívat, že v průběhu proekdyze piriformní žlázy produkují přichytné terčíky (stejně jako v období mimo ekdyze) pro sekundární ampulární vlákna a aciniformní žlázy produkují jakési „lešení“ k upevnění těla svlékajícího se pavouka (to je někdy patrné na odvržené kutikule snovacích bradavek – viz Fig. 15c v **příloze 4**). Tuto domněnku podporuje i to, že před ekdyzí jsou aciniformní žlázy aktivnější (RICHTER 1970c).

Tímto je objasněna dosud neznámá funkce aciniformních žláz u (juvenilních) slíďáků. Nicméně funkce oné jedné žlázy (na PMS a PLS), jejíž spigot se svléká *in situ*, je dosud neznámá – pokud se totiž spigot nestřídá s „tartipore“, funkce žlázy nesouvisí s ekdyzí. Možná jde o jakýsi atavismus žlázy, která nebyla určena k participaci při ekdyzi. Takové žlázy, které se nezúčastní ekdyze, jsou přítomné u sklípkošů, kteří se svlékají bez jakéhokoliv zajištění ve vypředených norách (HAUPT 2003). Zajištění těla svlékajícího se pavouka bylo dokumentováno u sklípkanů a araneomorfních pavouků (Huber 2009 in FOELIX 2011; obr. 3), je proto možné jej považovat za apomorfii podřádu Opisthothelae, jehož zástupci mají snovací bradavky na konci těla, v pozici, která lépe umožní zajištění těla svlékajícího se pavouka. Tomu odpovídá i výskyt „tartipores“ – nejsou přítomny u sklípkošů, vyskytují se až u sklípkanů a araneomorfních pavouků (SHEAR *et al.* 1989). Systém střídání spigotů s „tartipores“ se pravděpodobně vyvinul k zajištění pavouků během ekdyze, čímž bylo umožněno, že se pavouci z podřádu Opisthothelae mohou svlékat na mnohem širší škále míst, a nejsou při tom vázáni na bezpečí své nory jako sklípkoši.



Obr. 3: Svlečená kutikula sklípkanu druhu *Brachypelma vagans* (Ausserer, 1875). Na snovacích bradavkách jsou patrná vlákna pomocného „lešení“, kterým se pavouk jistil během ekdyze (foto autora).

6. Použitá literatura

- ADAMS C. W. M. 1956: A stricter interpretation of the ferric ferricyanide reaction with particular reference to the demonstration of protein-bound sulphhydryl and di-sulphide groups. *J. Histochem. Cytochem.* **4**: 23–35.
- AITCHISON C. W. 1980: A preliminary study of the phenology of winter-active spiders. *Verh. 8th Int. Arachnol. Kongr. Wien.* 61–66.
- AITCHISON C. W. 1984: The phenology of winter-active spiders. *J. Arachnol.* **12** (3): 249–271.
- ALDERWEIRELDT M. & MAELFAIT J.-P. 1988: Life cycle, habitat choice and distribution of *Pardosa amentata* (Clerck, 1757) in Belgium (Araneae, Lycosidae). *Bull. Soc. sci. Bretagne* **59**: 7–15.
- APSTEIN C. 1889: Bau und Function der Spinndrüsen der Araneida. *Arch. Naturgesch.* **5** (1): 5–50.
- ARAUJO D., SCHNEIDER M. C., PAULA-NETO E. & CELLA D. M. 2013: The spider cytogenetic database. Available in www.arthropodacytogenetics.bio.br/spiderdatabase [9.8.2013].
- BARTOŠ E. 1932: Jak vyhrabává *Trochosa singoriensis* (Laxm) chodby. *Příroda* **25** (5): 162–163.
- BÍLEK P. 1992: Cuticular spinning structures reveal evolutionary relationships in araneomorph spiders. *Sbor. ved. Prací LF UK Hradec Králové* **35** (4): 353–370.
- BONARIC J.-C. 1974: Le développement post-embryonnaire de *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). *C. R. Acad. Sc. Paris D* **278**: 3227–3230.
- BONTE D. & MAELFAIT J.-P. 2001: Life history, habitat use and dispersal of a dune wolf spider (*Pardosa monticola* [Clerck, 1757] Lycosidae, Araneae) in the Flemish coastal dunes (Belgium). *Belg. J. Zool.* **131** (2): 145–157.
- BRISTOWE W. S., LOCKET G. H. 1926: The courtship of British lycosid spiders, and its probable significance. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **96** (1): 317–347.
- BROEN B. VON & MORITZ M. 1963: Beiträge zur Kenntnis der Spinnentierfauna Norddeutschlands I. Über Reife- und Fortpflanzungszeit der Spinnen (Araneae) und Weberknechte (Opiliones) eines Moorgebietes bei Greifswald. *Dtsch. Ent. Z.* **10** (3/5): 379–413.
- BUDDLE C. M. 2000: Life history of *Pardosa moesta* and *Pardosa mackenziana* (Araneae, Lycosidae) in central Alberta, Canada. *J. Arachnol.* **28** (3): 319–328.
- BUCHAR J. 1962: Příspěvek k arachnofauně louky (Beitrag zur Arachnofauna der Wiese). *Rozpravy ČSAV, Řada MPV* **72** (7): 101–109.
- BUCHAR J., BABRAKZAI H. & HODEK I. 1989: Life cycle and phenology of the spider *Pisaura mirabilis* (Araneae) in central Europe. *Acta Entomol. Bohemoslov.* **84**: 414–418.
- BUCHAR J. & RŮŽIČKA V. 2002: *Catalogue of spiders of the Czech Republic*. Peres, Praha, 351 pp.
- CANARD A. 1990: Eléments pour une biologie de population de *Pardosa nigriceps* (Thorell, 1856). *Bull. Soc. Eur. Arachnol. Hors Serie* **1**: 44–49.

- CERA I. & SPUNĚIS V. 2011: Seasonal activity of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) in coastal dune habitats at Akmensrags-Ziemupe Nature Reserve, Latvia. *Environmental and Experimental Biology* **9**: 91–97.
- CORDES D. 1991: Phänologie und Lebenszyklus von Wolfspinnen (Araneae: Lycosidae) auf Wirtschaftswiesen des Altmühltals/Bayern. *Arachnol. Mitt.* **2**: 1–19.
- COSTA F. G. & SOTELO J. R. 1994: Stereotypy and versatility of the copulatory pattern of *Lycosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae) at cool versus warm temperatures. *J. Arachnol.* **22** (3): 200–204.
- DOLEJŠ P. 2008: *Srovnání životních projevů dvou druhů pavouků Tricca lutetiana a Arctosa lamperti* (Araneae: Lycosidae). Diplomová práce PšF UK, Praha, 109 pp.
- DOLEJŠ P. 2013: Do really all wolf spiders carry spiderlings on their opisthosomas? The case of *Hygrolycosa rubrofasciata* (Araneae: Lycosidae). *Arachnol. Mitt.* **45**: 30–35.
- DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCHAR J. 2008a: Životní cyklus slíďáka *Tricca lutetiana* (Araneae: Lycosidae). In BRYJA J., NEDVĚD O., SEDLÁČEK F. & ZUKAL J. (eds), *Zoologické dny České Budějovice 2008, Sborník abstraktů z konference 14.–15. února 2008*. Ústav biologie obratlovců AV ČR, Brno, p. 46.
- DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCHAR J. 2008b: Subterrestrial life of *Arctosa lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **36** (1): 202–203.
- DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCHAR J. 2010: Biology of a rare mountain-peat-bog wolf spider *Arctosa alpigena lamperti* (Araneae: Lycosidae). In ŠUSTR P. (ed.), *Research actualities in Bohemian/Bavarian Forest IV, Abstract book, Srní 19.–20.10.2010*. Vimperk, p. 27.
- DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCHAR J. 2012: Reproduction of *Arctosa alpigena lamperti* (Araneae: Lycosidae) – where, when, how, and how long? *Invertebr. Reprod. Dev.* **56** (1): 72–78.
- DOMAGK G. 1933: Neuerungen auf dem Gebiet der histologischen Technik. *Medizin und Chemie* **1**: 126–136.
- DONDALE C. D. 1977: Life histories and distribution patterns of hunting spiders (Araneida) in an Ontario meadow. *J. Arachnol.* **4** (2): 73–93.
- DONDALE C. D. 1986: The subfamilies of wolf spiders (Araneae: Lycosidae). In BARRIENTOS J. A. (ed.), *Actas X Congreso Internacional de Aracnología, Jaca*. Jaca, España, pp. 327–332.
- DOWNES M. F. 1987: A proposal for standardization of the term used to describe the early development of spiders, based on a study of *Theridion rufipes* Lucas (Araneae: Theridiidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.* **7** (6): 187–193.
- DYKE D. VON & LOWRIE D. C. 1975: Comparative life histories of the wolf spiders *Pardosa ramulosa* and *P. sierra* (Araneae: Lycosidae). *SW Nat.* **20** (1): 29–44.
- EASON R. R. 1964: Maternal care as exhibited by wolf spiders (Lycosids). *Proc. Ark. Acad. Sci.* **18**: 13–19.
- EASON R. R. 1969: Life history and behavior of *Pardosa lapidicina* Emerton (Araneae: Lycosidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **42** (3): 339–360.
- EDGAR W. D. 1971a: Seasonal weight changes, age structure, natality and mortality in the wolf spider *Pardosa lugubris* Walck in Central Scotland. *Oikos* **22** (1): 84–92.
- EDGAR W. D. 1971b: The life-cycle, abundance and seasonal movement of the wolf spider, *Lcosa* (*Pardosa*) *lugubris*, in Central Scotland. *J. Anim. Ecol.* **40** (2): 303–322.

- EDGAR W. D. 1971c: Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (Walckenaer). *Oecologia* **7**: 136–154.
- EDGAR W. D. 1972: The life-cycle of the wolf spider *Pardosa lugubris* in Holland. *J. Zool. Lond.* **168**: 1–7.
- ENGELHARDT W. 1964: Die mitteleuropäischer Arten der Gattung *Trochosa* C. L. Koch, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **54**: 219–392.
- FOELIX R. 2011: *Biology of spiders*. 3rd ed. Oxford University Press, New York, 419 pp.
- FOOT N. C. 1933: The Masson trichrome staining methods in routine laboratory use. *Stain. technol.* **8**: 101.
- FRAMENAU V., DIETERICH M., REICH M. & PLACHTER H. 1996: Life cycle, habitat selection and home ranges of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). *Rev. suisse Zool. Suppl.*: 223–234.
- FUJII Y. 1976: Pulli-carrying behaviour in wolf spiders (Lycosidae, Araneae). *Bull. Nippon Dent. Univ. Gen. Educ.* **5**: 143–151.
- GERHARDT U. 1923: Weitere sexualbiologische Untersuchung an Spinnen. *Arch. Naturgesch. A* **89** (10): 1–225.
- GLATZ L. 1972: Der Spinnapparat haplogyner Spinnen (Arachnida, Araneae). *Z. Morph. Tiere* **72**: 1–25.
- GLATZ L. 1973: Der Spinnapparat der Orthognatha (Arachnida, Araneae). *Z. Morph. Tiere* **75**: 1–50.
- GOLDNER J. 1938: A modification of the Masson trichrome technique for routine laboratory purposes. *Am. J. Pathol.* **14** (2): 237–243.
- GOMORI G. 1950: A rapid one-step trichrome stain. *Am. J. Clin. Pathol.* **20**: 661–664.
- GRAEFE G. 1964: *Die Brutfürsorge bei Pardosa lugubris (Walckenaer 1802) (Araneae, Lycosidae)*. Disertační práce Ludwig-Maximilians-Universität, München, 119 pp.
- GRANSTRÖM U. 1973: Pitfall traps for studying the activity of groundliving spiders (Araneida). *Aquilo Ser. Zool.* **14**: 93–98.
- HACKMAN W. 1948: Chromosomenstudien an Araneen mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. *Acta Zool. Fenn.* **54**: 1–101.
- HAJER J. 1979: The construction of the cribellum of some specimens of family Dictynidae. *Fauna Bohem. Septemtr.* **4**: 53–76.
- HAJER J. 1982: Notes on the Biologie of Spiders *Titanoeca obscura* (Walck., 1802). *Fauna Bohem. Septemtr.* **7**: 151–165.
- HAJER J. 1983: Notes on the Pseudocalamistrum of the Cribellatae Spiders. *Fauna Bohem. Septemtr.* **8**: 137–144.
- HAJER J. 1986: *Snovací ústrojí kribelátních pavouků, jeho stavba, postembryonální vývin a možnosti využití při studiu otázek fylogenetických a taxonomických*. Disertační práce PFF UK, Praha, 143 pp.
- HAJER J. 1991: Notes on the spinning apparatus of the spiders *Hyptiotes paradoxus* C. L. K. 1834, and *Uloborus walckenaerius* Latr., 1806 (Araneae: Uloboridae). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* **16** (1): 99–103.

- HAJER J., HAJER J. & ŘEHÁKOVÁ E. 2011: Mating behaviour of *Theridiosoma gemmosum* (Araneae: Theridiosomatidae) – the unusual role of the mating dragline silk. *Arch. Biol. Sci.* **63** (1): 199–208.
- HAJER J., MALÝ J., HRUBÁ L. & ŘEHÁKOVÁ D. 2009: Egg Sac Silk of *Theridiosoma gemmosum* (Araneae: Theridiosomatidae). *J. Morphol.* **270**: 1269–1283.
- HAJER J., MALÝ J. & ŘEHÁKOVÁ D. 2013: Silk fibres and silk-producing organs of *Harpactea rubicunda* (C. L. Koch 1838) (Araneae, Dysderidae). *Microsc. Res. Tech.* **76** (1): 28–35.
- HAJER J. & ŘEHÁKOVÁ D. 2003: Spinning activity of the spider *Trogloneta granulum* (Araneae, Mysmenidae): Web, cocoon, cocoon handling behaviour, draglines and attachment discs. *Zoology* **106**: 223–231.
- HAJER J. & ŘEHÁKOVÁ D. 2006: Silk produced by anterior lateral spinnerets of the *Trogloneta granulum* (Araneae, Mysmenidae). Remarks on dragline-associated behavior of spiders. *Period. Biol.* **108**: 27–35.
- HARVEY P. R., NELLIST D. R. & TELFER M. G. (eds) 2002. *Provisional atlas of British spiders (Arachnida, Araneae)*, Volume 2. Biological Records Centre, Huntingdon, pp. 215–406.
- HAUPT J. 2003: The Mesothelae – a monograph of an exceptional group of spiders (Araneae: Mesothelae). *Zoologica* **154**: 1–102.
- HAUPT J. & KOVOOR J. 1993: Silk-gland system and silk production in Mesothelae (Araneae). *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, 1^e s.* **14**: 35–48.
- HEYDEMANN B. 1960: Verlauf und Abhängigkeit von Spinnensukzessionen im Neuland der Nordseeküste. *Verh. dt. zool. Ges.* **28**: 431–457.
- HOLLANDER J. DEN 1971: Life-histories of species of the *Pardosa pullata* group, a study of ten populations in the Netherlands (Araneae, Lycosidae). *Tijdschr. Entomol.* **114** (8): 255–281.
- HØYE T. T., HAMMEL J. U., FUCHS T. & TOFT S. 2009: Climate change and sexual size dimorphism in an Arctic spider. *Biol. Lett.* **2009** (5): 542–544.
- CHIARLE A., KRONESTEDT T. & ISAIA M. 2013: Courtship behavior in European species of the genus *Pardosa* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **41** (2): 108–125.
- ITÄMIES J. & JARVA-KÄRENLAMPPI M.-L. 1987: Phenology of wolf spiders (Araneae, Lycosidae) at Pulkkila, Central Finland in 1980. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica.* **63**: 73–80.
- ITÄMIES J. & RUOTSALAINEN M. 1984: Phenology of wolf spiders (Araneae, Lycosidae) at Hämeenkyrö, SW Finland in 1980. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica.* **60**: 145–152.
- JAWOROWSKI A. 1896: Die Entwicklung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* Laxm. mit Berücksichtigung der Abdominalhänge und der Flügel bei den Insekten. *Zeitschr. Naturw.* **30** (23): 39–74.
- 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*. *Funct. Ecol.* **17**: 737–746.
- JUST P. 2012: *Ekologie a epigamní chování slídáků rodu Alopecosa (Araneae: Lycosidae). Ecology and courtship behaviour of the wolf spider genus Alopecosa (Araneae: Lycosidae).* Bakalářská práce PšF UK, Praha, 38 + II pp.

- KASTON B. J. 1936: The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomol. Am.* **16**: 97–167.
- KOVOOR J. 1976. Caracteres adaptatifs et caracteres familiaux des glandes sericigenes le genere *Hippasa* E. Simon (Araneidae, Lycosidae). *C. R. Arachnologie Fr., Les Eyzies* 83–96.
- KOVOOR J. 1977: La soie et les glandes séricigènes des arachnides. *Ann. Biol.* **16** (3–4): 97–171.
- KOVOOR J. 1987: Comparative structure and histochemistry of silk-producing organs in arachnids. In NENTWIG W. (ed.), *Ecophysiology of spiders*. Springer – Verlag, pp. 160–186.
- KRONESTEDT T. 1990. Separation of two species standing as *Alopecosa aculeata* (Clerck) by morphological, behavioural and ecological characters, with remarks on related species in the *pulverulenta* group (Araneae, Lycosidae). *Zool. Scr.* **19**: 203–225.
- LAMBEETS K. 2009: Voorkomen, ecologie en fenologie van de Grindwolfspin [*Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777), Lycosidae] langsheen de Grensmaas. *Nieuwsbr. Belg. Arachnol. Ver.* **24** (1–3): 21–32.
- LIU F. & ZHAO J. 2000: Spiderling morphological feature of instars of *Arctosa kiangsiensis*. *Acta Arachnol. Sin.* **9** (1): 38–40.
- MARSHALL S. D., PAVUK D. M. & RYPSTRA A. L. 2002: A comparative study of phenology and daily activity patterns in the wolf spider *Pardosa milvina* and *Hogna helluo* in soybean agroecosystems in southwestern Ohio (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **30** (3): 503–510.
- MASSON P. 1929: Some histological methods; trichrome stainings and their preliminary technique. *J. Tech. Methods.* **12**: 75–90.
- MCMANUS J. F. A. 1946: Histological demonstration of mucin after Periodic acid. *Nature* **158**: 202.
- MERRETT P. 1968: The phenology of spiders on heathland in Dorset. Families Lycosidae, Pisauridae, Agelenidae, Mimetidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Argiopidae. *J. Zool. Lond.* **156**: 239–256.
- MILASOWSKY N. & ZULKA K. P. 1998: *Pardosa maisa* (Araneae, Lycosidae) in eastern Austria, with data on habitat and phenology. *Bull. Br. arachnol. Soc.* **11** (1): 23–25.
- MILLER G. L. & MILLER P. R. 1987: Life cycle and courtship behavior of the burrowing wolf spider *Geolycosa turricola* (Treat) (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **15** (3): 385–394.
- MIYASHITA K. 1968: Growth and Development of *Lycosa T-insignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae). *Appl. Ent. Zool.* **3** (2): 81–88.
- MIYASHITA K. 1969: Seasonal Changes of Population Density and Some Characteristics of Overwintering Nymph of *Lycosa T-insignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae). *Appl. Ent. Zool.* **4** (1): 1–8.
- MOWRY R. W. 1956: Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. *J. Histochem. Cytochem.* **4**: 407.
- NADOLNY A. A. & KOVBLYUK M. M. 2012: Members of *Pardosa amentata* and *P. lugubris* species group in Crimea and Caucasus with notes on *P. abagensis* (Aranei: Lycosidae). *Arthropoda Selecta* **21** (1): 67–80.
- NICULESCU-BURLACU F. 1968: Quelques aspects de l'écologie des lycosidés (Araneae) d'une forêt de plaine de Roumanie. *Rev. Roum. Biol. Zool.* **13** (5): 293–299.

- NOFLATSCHER M.-T. 1988: Ein Beitrag zur Spinnenfauna Südtirols: Epigäische Spinnen an Xerotherm- und Kulturstandorten bei Albeins. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* **75**: 147–170.
- NOORDIJK J. 2008: De fenologie van *Arctosa perita* (Araneae, Lycosidae) (The phenology of *Arctosa perita* (Araneae, Lycosidae)). *Nieuwsbrief SPINED* **25**: 30–33.
- ORTA J. M., MOYA J. & BARRIENTOS J. A. 1993: Datos fenológicos de una población de *Lycosa tarentula fasciiventris* L. Dufour, 1835, en el Noreste de la Península Ibérica (Araneae, Lycosidae). *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.* **26** (345): 15–26.
- PETERS H. M. 1990: On the structure and glandular origin of bridging lines used by spiders for moving to distant places. *Acta Zool. Fennica* **190**: 309–314.
- PÉTILLON J., PUZIN C., ACOU A. & OUTREMAN Y. 2009: Plant invasion phenomenon enhances reproduction performance in an endangered spider. *Naturwissenschaften* **96**: 1241–1246.
- PICKAVANCE J. R. 2001: Life-cycles of four species of *Pardosa* (Araneae, Lycosidae) from the Island of Newfoundland, Canada. *J. Arachnol.* **29** (3): 367–377.
- PLATNICK N. I. 2013: The world spider catalog, version 14.0. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html> [6.8.2013].
- POLLAK O. J. 1944: A rapid trichrome stain. *Arch. Path.* **37**: 294–295.
- PRACH F. K. 1860: Život pavouků pravých či předoucích (Araneae). *Živa* **8** (2): 80–93.
- PRISECARU M., IOSOB A. & CRISTEA O. T. 2010: Observations regarding the growth in captivity of wolf-spider specie *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770). *Studii și Cercetări, Biologie* **19**: 33–38.
- PUNZO F. 2006: Life history, ecology, and behavior of the wolf spider, *Arctosa littoralis* (Araneae: Lycosidae) in Florida. *Florida Scient.* **69** (2): 99–115.
- RICHTER C. J. J. 1970a: Relation between habitat structure and development of the glandulae ampullaceae in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia* **5**: 185–199.
- RICHTER C. J. J. 1970b: Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia* **5** (3): 200–214.
- RICHTER C. J. J. 1970c: Morphology and function of the spinning apparatus of the wolf spider *Pardosa amentata* (Cl.) (Araneae, Lycosidae). *Z. Morph. Tiere* **68**: 37–68.
- RICHTER C. J. J. & VAN DER KRAAN C. 1970: Silk production in adult males of the wolf spider *Pardosa amentata* (Cl.) (Araneae, Lycosidae). *Neth. J. Zool.* **20**: 392–400.
- RICHTER C. J. J., STOLTING H. C. J. & VLIJM L. 1971: Silk production in adult females of the wolf spider *Pardosa amentata* (Lycosidae, Araneae). *J. Zool., Lond.* **165**: 285–290.
- ROVNER J. S. 1971: Mechanisms controlling copulatory behavior in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Psyche* **78**: 150–165.
- ROVNER J. S. 1973: Copulatory pattern supports generic placement of *Schizocosa avida* (Walckenaer) (Araneae: Lycosidae). *Psyche* **80**: 245–248.
- ROVNER J. S., HIGASHI G. A. & FOELIX R. F. 1973: Maternal behavior in wolf spiders: the role of abdominal hairs. *Science* **182**: 1153–1155.
- RUSSELL-SMITH A. & SWANN P. 1972: The activity of spiders in Coppiced Chestnut Woodland in southern England. *Bull. Br. arachnol. Soc.* **2** (6): 99–103.

- ŘEZÁČ M., MACÍK S., DOLANSKÝ J., HENRIQUES S., CHVÁTALOVÁ I., KORBA J., KORENKO S., MACEK R., ŠNAJDARA P., VINKLER S. & CHMELOVÁ K. 2008: Návrat tarantule aneb slíďák tatarský opět v České republice. *Živa* **56** (1): 25–27.
- SADANA G. L. 1972: Mechanics of copulation in *Lycosa chaperi* Simon (Araneida: Lycosidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.* **2** (5): 87–89.
- SAMU F., NÉMETH J., TÓTH F., SZITA É., KISS B. & SZINETÁR C. 1998: Are two cohorts responsible for the bimodal life-history pattern in the wolf spider *Pardosa agrestis* in Hungary? In SELDEN P. A. (ed), *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh 1997*, pp. 215–221.
- SHAER W. A., PALMER J. M., CODDINGTON J. A. & BONAMO P. 1989: A Devonian Spinneret: Early Evidence of Spiders and Silk Use. *Science* **246**: 479–481.
- SHULTZ J. W. 1987: The origin of the spinning apparatus in spiders. *Biol. Rev.* **62**: 89–113.
- SCHAEFFER M. 1976: Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida). *Zool. Jb. Syst.* **103**: 127–289.
- SCHAEFFER M. 1977: Winter ecology of spiders (Araneida). *Z. ang. Ent.* **83** (2): 113–134.
- SCHMOLLER R. 1970: Life histories of Alpine tundra Arachnida in Colorado. *Am. Midl. Nat.* **83** (1): 119–133.
- SMOLA V. 2007: Překvapivé chování běžného druhu slíďáka. *Živa* **55** (1): 31–33.
- SMRŽ J. 1989: Internal anatomy of *Hypochthonius rufulus* (Acari, Oribatida). *J. Morph.* **200**: 215–230.
- SOKOLOV I. I. 1960: Studies on nuclear structures in spiders (Araneina). I. Karyological peculiarities in spermatogenesis. *Vopr. tsitol. protistol.* 160–186.
- STEINBERGER K.-H. 1986: Fallenfänge von Spinnen am Ahrnkopf, einem xerothermen Standort bei Innsbruck (Nordtirol, Österreich). *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* **73**: 101–118.
- STEINBERGER K.-H. 1990: Phenology and Habitat-selection of „xerothermic“ spiders in Austria (Lycosidae, Gnaphosidae). *CR 12eme Coll. europ. Arachn. Paris*: 325–333.
- STĘPCZAK K. 1975: The life-cycle of the wolf spider *Pardosa lugubris* (Walck.) (Lycosidae, Aranei) based on seasonal variations of its abundance. *Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznań D.* 113–122.
- STRATTON G. E. 2005: Evolution of ornamentation and courtship behavior in *Schizocosa*: insights from a phylogeny based on morphology (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **33** (2): 347–376.
- STRATTON G. E., HEBETS E. A., MILLER P. R. & MILLER G. L. 1996: Pattern and duration of copulation in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **24** (3): 186–200.
- STRATTON G. E. & LOWRIE D. C. 1984: Courtship behavior and life cycle of the wolf spider *Schizocosa mccoocki* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **12** (2): 223–228.
- SUDD J. H. 1972: The seasons of activity of some spiders at Spurn Head, East Yorkshire. *Bull. Br. arachnol. Soc.* **2** (6): 104–107.
- SUZUKI S. 1954: Cytological studies in spiders. III. Studies on the chromosomes of fifty-seven species of spiders belonging to seventeen families, with general considerations on chromosomal evolution. *J. Sci. Hiroshima Univ. (B)* **15**: 23–136.

- ŠMAHA J. 1985: Některé výsledky průzkumu arachnofauny Státní přírodní rezervace Týřov. Einige Ergebnisse der Arachnofaunaforschung im Staatlichen Schutzgebiet Týřov. *Bohemia centralis* **14**: 189–224.
- TIETJEN W. J. & ROVNER J. S. 1982: Chemical communication in lycosids and other spiders. In WITT P. N. & ROVNER J. S. (eds), *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 249–279.
- TOFT S. 1976: Life-histories of spiders in a Danish beech wood. *Natura Jutl.* **19**: 5–40.
- TÖPFER-HOFFMAN G., CORDES D. & VON HELVERSEN O. 2000: Cryptic species in the *Pardosa lugubris* group (Araneae, Lycosidae), with description of two new species. *Bull. Br. arachnol. Soc.* **11** (7): 257–274.
- TOWNLEY M. A. & TILLINGHAST E. K. 2003: On the use of ampullate gland silks by wolf spiders (Araneae, Lycosidae) for attaching the egg sac to the spinnerets and a proposal for defining nubbins and tartipores. *J. Arachnol.* **31** (2): 209–245.
- TOWNLEY M. A. & TILLINGHAST E. K. 2009: Developmental changes in spider spinning fields: a comparison between *Mimetus* and *Araneus* (Araneae: Mimetidae, Araneidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **98**: 343–383.
- TOWNLEY M. A., TILLINGHAST E. D. & CHERIM N. A. 1993: Moulting-related changes in ampullate silk gland morphology and usage in the araneid spider *Araneus cavaticus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **340**: 25–38.
- TRACIUC E. 1971: L'appareil séricigène chez *Pardosa lugubris* (Lycosidae, Araneae). *Rev. Roum. Biol. Zool.* **16** (3): 171–174.
- TRETZEL E. 1954: Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **42**: 634–691.
- VLIJM L. 1962: Vorming van de eicoon bij de Wolfspin *Pardosa amentata* (Lycosidae). *De Levende Nat.* **65**: 25–28.
- VLIJM L., KESSLER-GESCHIERE A. M. 1967: The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae, Lycosidae). *J. Anim. Ecol.* **36** (1): 31–56.
- WARBURTON C. 1890: The spinning apparatus of geometric spiders. *Quart. J. Microsc. Sci.* **31**: 29–40.
- WAŚOWSKA S. 1966: Comparative morphology of the spinning fields in females of some spider species. *Zool. Pol.* **16** (1): 9–29.
- WAŚOWSKA S. 1977: Studies on the spinning apparatus in spiders. Postembryonic morphology of the spinning apparatus. *Zool. Pol.* **26** (3–4): 355–407.
- WIEBES J. T. 1956: *Tricca lutetiana* Simon, a rare spider, new to the Dutch fauna (Araneae, Lycosidae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. (C)* **59** (3): 405–415.
- WIEBES J. T. 1960: De Wolfspinnen van Meijndel (Araneae, Lycosidae en Pisauridae). *Ent. Ber.* **20**: 56–62, 69–74, 83–89.
- WISE D. 1983: An electron microscope study of the karyotypes of two wolf spiders. *Can. J. Genet. Cytol.* **25**: 161–168.
- WORKMAN C. 1979: Life cycles, growth rates and reproductive effort in lycosid and other spiders. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* **15**: 48–55.
- YU L. & CODDINGTON J. A. 1990: Ontogenetic changes in the spinning fields of *Nuctenea cornuta* and *Neoscona theisi* (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.* **18** (3): 331–345.

7. Přílohy

Příloha 1

DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCAR J. 2010: Courtship, mating and cocoon maintenance of *Tricca lutetiana* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology* **38** (3): 504–510, [DOI: 10.1636/Hi09-29.1](https://doi.org/10.1636/Hi09-29.1). (IF 0,901)

Příloha 2

DOLEJŠ P., KOŘÍNKOVÁ T., MUSILOVÁ J., OPATOVÁ V., KUBCOVÁ L., BUCAR J. & KRÁL J. 2011: Karyotypes of central European spiders of the genera *Arctosa*, *Tricca*, and *Xerolycosa* (Araneae: Lycosidae). *European Journal of Entomology* **108** (1): 1–16. [PDF](#) (IF 1,061)

Příloha 3

DOLEJŠ P., KUBCOVÁ L. & BUCAR J. 2012: Reproduction of *Arctosa alpigena lamperti* (Araneae: Lycosidae) – where, when, how, and how long? *Invertebrate Reproduction & Development* **56** (1): 72–78, [DOI: 10.1080/07924259.2011.617072](https://doi.org/10.1080/07924259.2011.617072). (IF 0,520)

Příloha 4

DOLEJŠ P., BUCAR J., KUBCOVÁ L. & SMRŽ J. manuscript: Dynamics of spinning apparatus of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) during their life cycle. *Invertebrate Biology* **submitted**: 43 pp.

Errata: Tab. 2: List of material studied. hc = hand collecting, J = juvenile found in nature, pt = pitfall traps, re = rearing spiderlings from cocoons, S = spiderling reared from cocoon; sw = sweeping

Tab. 3: Ontogeny of the species studied. Lengths of carapaces of appropriate instars are given in mm, standard deviations in parenthesis.