

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Urška PRISTOVŠEK

**VEDENJE EVNUHOV PRI PAJKIH VRSTE  
*HERENNIA MULTIPUNCTA***

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij – 2. stopnja

Ljubljana, 2013



UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Urška PRISTOVŠEK

**VEDENJE EVNUHOV PRI PAJKIH VRSTE *HERENNIA  
MULTIPUNCTA***

MAGISTRSKO DELO  
Magistrski študij Ekologije in biodiverzitete

**EUNUCH BEHAVIOUR OF SPIDER SPECIES *HERENNIA  
MULTIPUNCTA***

M. SC. THESIS  
Master Study Programmes

Ljubljana, 2013

Magistrsko delo je zaključek magistrskega študija Ekologije in biodiverzitete. Opravljeno je bilo na Biološkem inštitutu Jovana Hadžija ZRC SAZU v Ljubljani.

Po sklepu Komisije za študij 1. in 2. stopnje Oddelka za biologijo Biotehniške fakultete je bil 9. 3. 2012 za mentorja magistrskega dela predlagan doc. dr. Matjaž Kuntner, za somentorico magistrskega dela doc. dr. Simona Kralj Fišer, za recenzenta pa doc. dr. Cene Fišer.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Rok KOSTANJŠEK  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Matjaž KUNTNER  
ZRC SAZU, Biološki inštitut Jovana Hadžija

Članica: doc. dr. Simona KRALJ FIŠER  
ZRC SAZU, Biološki inštitut Jovana Hadžija

Član: doc. dr. Cene FIŠER  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 28. 10. 2013

Diplomsko delo je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svojega dela v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddala v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Urška Pristovšek

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du2
DK	595.4:591(043.2)=163.6
KG	Evnuhi/ <i>Herennia multipuncta</i> /spolno vedenje/tekmovanje med samci/kopulatorni čepi
AV	PRISTOVŠEK, Urška, diplomirani biolog (UN)
SA	KUNTNER, Matjaž (mentor)/ KRALJ-FIŠER, Simona (somentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 83
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
LI	2013
IN	VEDENJE EVNUHOV PRI PAJKIH VRSTE <i>HERENNIA MULTIPUNCTA</i>
TD	Magistrsko delo (Ekologija in biodiverzitet)
OP	52 str., 1 pregl., 11 sl., 1 pril., 134 vir.
IJ	Sl
JI	sl/en
AI	

Pod pritiskom spolne selekcije se je razvilo veliko število razmnoževalnih strategij. Pajki veljajo za idealne modelne organizme za raziskave evolucije spolne biologije. V tej študiji smo raziskovali spolno biologijo pajkov vrste *Herennia multipuncta*, ki so spolno velikostno dimorfni in imajo kompleksne genitalije. Samci te vrste med parjenjem z odlomom svojih sekundarnih genitalij (pedipalпов) začepijo samičine spolne odprtine; po parjenju – če jih samica ne kanibalizira – ostanejo na samičini mreži in jo varujejo pred tekmeci. Samci so brez pedipalпов, t.i. evnuhi, sterilni; zaradi tega so samci te vrste mono-/bigini (pajki imajo parne genitalije). V delu nas je zanimal sam potek čepitve samice in samčeva emaskulacija ter prilagodljivost te samčeve strategije. Predvidevali smo, da je emaskulacija prilagoditev, ki poveča možnosti za prevlado v tekmi med samci za spolno zrele samice. Prilagodljivost emaskulacije smo testirali s tremi hipotezami, in sicer: 1.) evnuhi so agresivnejši od deviških samcev; 2.) evnuhi so bolj vzdržljivi od deviških samcev in 3.) zlomljen pedipalp v samičini spolni odprtini (čep) preprečuje nadaljnja parjenja. Rezultati so pokazali, da je pojav evnuhov pri *H. multipuncta* adaptiven, saj čepitev drugim samcem učinkovito preprečuje vstavitve pedipalpa; evnuhi so tudi bolj agresivni in bolj vzdržljivi kot deviški samci. Slednje prilagoditve jim dajejo večje možnosti za zmago, tako na nivoju tekmovanja spermijev, kot tekmovanja med samimi samci ter posledično uspešno prilastitev samice.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Du2  
DC 595.4:591(043.2)=163.6  
CX Eunuch/ *Herennia multipuncta*/sexual behaviour/male competition/mating plugs  
AU PRISTOVŠEK, Urška  
AA KUNTNER, Matjaž (supervisor)/ KRALJ-FIŠER, Simona (co-advisor)  
PP SI-1000 Ljubljana, Večna pot 83  
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology  
PY 2013  
TI EUNUCH BEHAVIOUR OF SPIDER SPECIES *HERENNIA MULTIPUNCTA*  
DT M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)  
NO 52 p., 1 tab., 11 fig., 1 ann., 134 ref.  
LA Sl  
AL sl/en  
AB

Many different mating strategies evolved under the pressure of sexual selection. Spiders are considered an ideal model organism for studying evolution of sexual biology. This study explores the sexual biology of *Herennia multipuncta*, a spider species with sexual size dimorphism and complex genitalia. Males of this species break off a part of their genitals (pedipalps) during copulation to plug with it female genital openings (epigyna). After mating, those males that are not cannibalized remain with the female and guard her. Males without pedipalps, so called eunuchs, are functionally sterile. They are obligated to mono or bigamy due to single pair of pedipalps. In this thesis we investigated the plugging behavior and male emasculation and adaptiveness of this male strategy. We hypothesized that emasculation increases male chances for success in competing with other males for sexually receptive females. We tested adaptiveness of emasculation with three hypotheses: 1.) Eunuchs are more aggressive than unmated males 2.) Eunuchs are more agile than unmated males 3.) Mating plugs in female genital openings prevent further mating. My results show that the eunuch phenomenon in *H. multipuncta* is adaptive. Eunuchs are more aggressive and agile compared with unmated males. Mating plugs were effective and no further mating in plugged female genital opening was possible. Those adaptations provide the eunuch advantage in male-male competition and female monopolisation.

## KAZALO

<b>KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA .....</b>	<b>III</b>
<b>KEY WORDS DOCUMENTATION .....</b>	<b>IV</b>
<b>KAZALO .....</b>	<b>V</b>
<b>KAZALO PREGLEDNIC .....</b>	<b>VII</b>
<b>KAZALO SLIK .....</b>	<b>VIII</b>
<b>KAZALO PRILOG.....</b>	<b>IX</b>
<b>1 UVOD .....</b>	<b>1</b>
<b>2 PREGLED OBJAV .....</b>	<b>2</b>
2.1 TEKMOVANJE MED SAMCI ZA SPOLNO ZRELE SAMICE .....	2
<b>2.1.1 Tekmovanje spermijev in druge prilagoditve, ki zvišujejo samčev razmnoževalni uspeh.....</b>	<b>4</b>
2.2 SAMIČINA IZBIRA .....	5
2.3 SPOLNI SISTEMI .....	6
<b>2.3.1 Monogamija .....</b>	<b>6</b>
<b>2.3.2 Poliandrija.....</b>	<b>8</b>
<b>2.3.3 Poliginija.....</b>	<b>9</b>
2.4 PARITVENE STRATEGIJE .....	10
<b>2.4.1 Alternativna paritvena strategija (angl. alternative mating strategy) .....</b>	<b>10</b>
<b>2.4.2 Pogojna paritvena strategija (angl. conditional mating strategies) .....</b>	<b>11</b>
<b>2.4.3 Razlikovalna paritvena strategija (angl. distinct mating strategies) .....</b>	<b>11</b>
2.5 BOJ MED SPOLOMA .....	12
2.6 SPOLNA MORFOLOGIJA PAJKOV .....	12
2.7 SPOLNI KANIBALIZEM .....	13
2.8. POJAV EVNUHOV .....	14
2.9. OPIS VRSTE.....	16
<b>2.9.1. Sistematska uvrstitev: .....</b>	<b>16</b>
<b>2.9.2 Spolna biologija vrste <i>Herennia multipuncta</i>.....</b>	<b>18</b>
<b>3 METODE.....</b>	<b>20</b>

3.1	GOJENJE PAJKOV .....	20
3.2	POSKUSI IN VEDENJSKA OPAZOVANJA .....	21
3.4	MORFOLOŠKI PREGLED GENITALIJ .....	23
3.5	STATISTIČNA ANALIZA .....	24
<b>4</b>	<b>REZULTATI .....</b>	<b>24</b>
<b>5</b>	<b>RAZPRAVA .....</b>	<b>30</b>
<b>6</b>	<b>SKLEPI .....</b>	<b>35</b>
<b>7</b>	<b>POVZETEK .....</b>	<b>35</b>
<b>8</b>	<b>VIRI.....</b>	<b>38</b>

**ZAHVALA**

**PRILOGE**



## KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Rezultati statističnih analiz: primerjava različnih vedenj glede na spolne statuse samcev .....	25
---	----

## KAZALO SLIK

Slika 1: Samica <i>H. multipuncta</i> in na njej samec polevnuh (Kuntner).....	16
Slika 2: Razširjenost <i>H. multipuncta</i> (Kuntner, 2005: 426). .....	17
Slika 3: Epigina <i>H. multipuncta</i> : levo epigina ventralno; desno epigina ventralno s čepom samčevega emboličnega konduktorja (Kuntner, 2005: 400). .....	18
Slika 4: Etogram spolnega vedenja pri vrsti <i>H. multipuncta</i> (Kuntner in sod., 2009b: 263).....	19
Slika 5: Samec evnuh (Kuntner) .....	20
Slika 6: Evnuh (levo) in neparjen samec, ki tekmujeta za samico (Cheng). .....	22
Slika 8: Razdalja do samice (cm), primerjalno med deviškimi samcem in evnuhom. Evnuhi se zadržujejo statistično značilno bližje samici kot deviški samci. ....	26
Slika 7: Agresivnost samcev (frekvenca) primerjalno med deviškimi samcem in evnuhom. Evnuhi so statistično značilno agresivnejši od deviških samcev. Na sliki so vidni osamelci, ki se nahajajo zunaj intervala. ....	26
Slika 9: Vzdržljivost (s) primerjalno med deviškimi samci in evnuhi. Evnuhi imajo višjo vzdržljivost kot deviški samci, vendar razlika ni statistično značilna. ....	28
Slika 10: Vzdržljivost z izbrisanim starim evnuhom (s) primerjalno med deviškimi samcem in evnuhom. Evnuhi imajo statistično signifikantno višjo vzdržljivost kot deviški samci.....	29
Slika 11: Epigina s kopolatornim čepom, označenim s puščico (na sliki levo) (Kuntner in sod., 2009b: 258). .....	30

## KAZALO PRILOG

Priloga A: Test boljšega borca .....	54
--------------------------------------	----

## 1 UVOD

Razmnoževanje je osnovna lastnost živih bitij. Koliko potomstva prispeva posameznik v naslednjo generacijo, relativno na povprečje populacije, opisuje fitness. Višji fitness bodo imeli posamezniki, ki so sposobni preživeti v danem okolju in se uspešno pariyo. Skozi evolucijo so se razvile številne razmnoževalne strategije, ki se lahko razlikujejo tako med osebki iste vrste kot med vrstami. Če želimo razumeti evolucijo razmnoževalnih strategij, moramo raziskati, kako se paritvene strategije med vrstami razlikujejo in kateri so morebitni vzroki za medvrstne ter znotrajvrstne razlike v spolni biologiji.

V tradicionalni spolni biologiji velja, da je samčeva strategija parjenje s čim več samicami, medtem ko so samice izbirčnejše in se pariyo z maloštevilnimi, a zelo kvalitetnimi samci (Darwin, 1859; Bateman, 1948; Trivers, 1972). Spolno razliko v razmnoževalnih strategijah lahko razložimo z razlikami med spolnimi celicami samcev in samic. Samci imajo velik spolni potencial; njihove spolne celice so številne, a majhne z malo založnimi snovmi. Številčnost spolnih celic jim omogoča, da lahko oplodijo več samic. Samice imajo drugačno razmnoževalno strategijo kot samci, ki pogosto zahteva večje vložke energije. Imajo manjše število večjih spolnih celic, bogatih s hranili, kar zahteva večji energetski vložek. Poleg tega pri nekaterih vrstah samice nosijo in ležejo oplojena jajčeca ter celo skrbijo za zarod. Posledica tega je, da si samice za parjenje skrbno izberejo maloštevilne, a kvalitetne samce (Clutton-Brock in Parker, 1992).

Pajki so dobri modelni organizmi za preučevanje evolucije razmnoževalnih strategij, saj pri njih najdemo veliko variacij le-teh, tako med vrstami kot znotraj njih (Eberhard, 2004; Schneider in Andrade, 2011). Zunanji spolni organi pajkov so parni, vrstno raznoliki in predstavljajo dejavnik, ki je ključen za evolucijo paritvenih sistemov ter strategij. Zunanji spolni organi so običajno tako specifični, da se v taksonomiji uporabljajo za identifikacijo vrst pajkov (Foelix, 2011). Najbolj raziskana je spolna biologija pri družinah križevcev (Araneidae), nefilidov (Nephilidae) in krogljarjev (Theridiidae) (Schneider in Andrade, 2011). V pričujočem delu smo se ukvarjali s spolno biologijo vrste *Herennia multipuncta* (Nephilidae), kar bo pripomoglo k razumevanju evolucije spolnega vedenja širše skupine nefilidov.

## 2 PREGLED OBJAV

### 2.1 TEKMOVANJE MED SAMCI ZA SPOLNO ZRELE SAMICE

Moških spolnih celic je veliko več kot ženskih, zato se samci praviloma borijo za možnost oploditve samičinih jajčec. Tekmovanje med samci za spolno zrele samice bistveno vpliva na samčev razmnoževalni uspeh in preživetje, t.i. biološki fitnes (Hutingford in Turner, 1987). Samec, ki v borbi zmaga, ima praviloma prednostni in/ali ekskluzivni dostop do parjenja s samico. Samci, ki se med borbo poškodujejo ali podležejo poškodbam, imajo majhne možnosti za parjenje. V evoluciji so se oblikovala posebna pravila borbe med osebki, ki jih razlaga »teorija iger« (angl. game theory) (Enquist in Leimar, 1990). Ta teorija predvideva, da je motivacija osebka za izražanje agresivnega vedenja v fizični borbi odvisna od: 1) tega, kako je za njegov fitnes pomembna dobrina, za katero se bori; 2) lastnih borilnih sposobnosti in 3) ocene borilnih sposobnosti tekmeča. Izid tekmovanja med osebki je ugoden za tiste posameznike, ki pravilno ocenijo tako vrednost dobrine kot na primer zrelost samice, kot tudi svoje borilne sposobnosti glede sposobnosti sotekmovalca (Parker 1970; Maynard Smith in Parker, 1976). Pomemben dejavnik, ki vpliva na agresivno vedenje samca in stopnjo tveganja v borbi, je njegova pričakovana razmnoževalna vrednost; t.j. koliko možnosti ima za nadaljnja parjenja (Enquist in Leimar, 1990). Če je posameznikov razmnoževalni potencial visok, bi se moral izogibati borbam in s tem tveganju, da se poškoduje; če pa je razmnoževalni potencial nizek, bi se moral boriti z vso močjo (Fromhage in Schneider, 2005; Innocent in sod., 2007). Običajno je borba med samci simbolična; sestavljena je iz groženj in agresivnih drž ter je brez smrtnih izidov. Kadar je samic malo, se tekmovalnost poveča, pogostejša pa je tudi borba do smrti (Maynard Smith in Price, 1973; Enquist in Leimar, 1990; Bean in Cook, 2001).

Tekmovalno vedenje samcev za spolno zrele samice je odvisno tudi od števila (gostote) tekmecev, dostopnosti in vrednosti dobrine, za katero tekmujejo, ter od sorodnosti tekmecev (Murray in Gerrard, 1985; Enquist in Leimar, 1987; West in sod., 2001, 2002; Reinhold, 2003; Kokko in Rankin, 2006; Kasumovic in sod., 2008; Moore in sod., 2008; Elias in sod., 2010; Innocent in sod., 2011). Verjetnost srečanja med samcem in samico je odvisna od gostote samic, velikosti ustreznega habitata in od povezanosti (razdalj) med

ustreznimi habitatami (Schneider in Lubin, 1998). Če je verjetnost, da samec sreča samico visoka, lahko pričakujemo, da se bo nevarnosti spopada izognil (Fromhage in Schneider, 2005a; Innocent in sod., 2007). Pričakovati smemo tudi nasprotno: če je verjetnost, da samec sreča samico majhna, bo samec ves svoj razmnoževalni uspeh stavil na prvo samico, ki jo sreča (Buskirk in sod., 1984). Podobno učinkuje tudi gostota samcev: če je le-ta nizka, ni potrebe po branjenju starševstva (Fromhage in sod., 2005, 2008; Kralj-Fišer & Kuntner, 2012).

Teorijo iger lahko uporabimo tudi za razlaganje tekmovanja med samci pri pajkih, ki med parjenjem poškodujejo svoje genitalije (distalni del pedipalpa; slovenski izraz za pedipalp je tipalo, vendar ima pri pajkih funkcijo razmnoževanja. Zato bomo v nalogi uporabljali izraz pedipalp) in tako začepijo spolne odprtine samic (Fromhage in Schneider, 2006; Kuntner, 2005, 2007; Kuntner in sod., 2008; Kuntner in sod., 2009b; Uhl in sod., 2010). Takšen pojav je pogost pri družinah nefilidov (Kuntner in sod., 2008), kroglíčarjev (Knoflach in van Harten, 2001; Knoflach, 2002) in križevcev (»Zygiellidae«) (Kralj-Fišer in sod., neobjavljeno; Kuntner in sod., neobjavljeno). Samec pedipalp zlomi delno ali popolno. Hipoteza »čepitve samičinih spolnih odprtin« predvideva, da ostanki zlomljenega pedipalpa fizično preprečujejo nadaljnje parjenje (Kralj-Fišer in sod., 2011a). Začepitev samičinih odprtin je lahko učinkovita, vendar ni nujno (Kuntner, 2005). Pri večini vrst so samci s poškodovanimi ali z manjkajočimi pedipalpi funkcionalno sterilni in se kot taki ne morejo več razmnoževati (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Samcem z manjkajočimi pedipalpi pravimo evnuhi (Robinson in Robinson, 1978). Glede na teorijo iger lahko postavimo hipotezo (»pojav boljših borcev«), ki pravi, da se evnuhi proti drugim samcem borijo na vso moč, saj so brez razmnoževalnega potenciala. V nasprotnem primeru se deviški samci intenzivni borbi raje izognejo in tako ne tvegajo potencialnih poškodb (Fromhage in Schneider, 2005a; Innocent in sod., 2007). To hipotezo – »pojav boljših borcev« – so potrdili pri vrsti *Nephilengys malabarensis*, kjer si samci med parjenjem odstranijo pedipalpe (Kralj-Fišer in sod., 2011a), ne pa tudi pri drugem nefilidu vrste *Nephilingis livida* (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Razlike v agresivnem vedenju samcev zgoraj omenjenih vrst razlagajo s tremi hipotezami. (1) Čepi so različno učinkoviti; pri vrsti *N. malabarensis* (tudi pri vrstah rodu *Herennia*) imajo samci daljše, tanjše in bolj ukrivljene embolične konduktorje (angl. embolic conductors) v primerjavi z *N. livida*, kjer

so konduktorji krajši, širši in s širšo konico (Kuntner, 2007). Širši embolični konduktorji naj bi bili učinkoviti paritveni čepi (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). To dejstvo lahko razloži, zakaj samci *N. livida*, ki so se že parili, niso agresivni do snubcev, ki so prišli za njimi. Parjenje s samico, ki ima začepljeno epigino, ni možno, zato evnuhom vrste *N. livida* samice ni potrebno braniti. Druga hipoteza (2) je, da so deviški samci pri *N. livida* (ne pa pri *N. malabarensis*) sposobni zaznati status njihovega tekmeca, evnuha, in se zato bolj agresivno vedejo v tekmi s še enim deviškim samcem. Ker zaznajo, da je evnuh sterilen in jim tako ne predstavljajo tekmeca, se z njim ne borijo (Stoltz in sod., 2008; Kralj-Fišer in sod., 2011b). Tretja (3) razlaga pa je, da je agresivno vedenje odvisno od ekoloških dejavnikov. Ekološki dejavniki, ki morebiti vplivajo na agresivno vedenje samcev, so nizka gostota samic znotraj habitata, velikost habitata, razdalje med habitatnimi krpami (Schneider in Lubin, 1998) ter gostota tekmecev in sorodstvene vezi med njimi (Murray in Gerrard, 1985; Enquist in Leimar, 1987; West in sod., 2001, 2002; Reinhold, 2003; Kokko in Rankin, 2006; Kasumovic in sod., 2008; Moore in sod., 2008; Elias in sod., 2010; Innocent in sod., 2011).

V študiji na vrsti *N. livida* poročajo, da je gostota samic pri tej vrsti manjša kot pri *N. malabarensis*, vendar objektivnih podatkov nimajo (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Ni jasno, ali je razlika v vedenju evnuhov vezana na vrstno značilno vedenje (hipoteza 1 in 2) ali je rezultat plastičnega odziva na ekološke dejavnike (hipoteza 3).

### **2.1.1 Tekmovanje spermijev in druge prilagoditve, ki zvišujejo samčev razmnoževalni uspeh**

Kadar se samice pariyo z več kot enim samcem v krajšem časovnem obdobju, ni nujno, da bo starševstvo samcev enakomerno razporejeno (Michl in sod., 2002). Vzrok za to se lahko skriva v samici ali samcu. Tekmovanje spermijev za oploditev jajčeca je pogost pojav v živalskem kraljestvu, tako pri zunanji (pri ribah) kot pri notranji oploditvi (žuželke, ptiči in sesalci) (Birkhead in Møller, 1998). Posledica tekmovanja samcev za samico so lahko različno oblikovani ali mobilni spermiji (Pizzari in Birkhead, 2002). Na primer, pri vrsti muharja (*Ficedula hypoleuca*) so odkrili, da jajčeca učinkoviteje oplodijo samci, ki imajo spermije z daljšim bičem (Calhim in sod., 2009).

Obstajajo pa še druge prilagoditve, ki so se razvile pri samcih za večjo možnost oploditve samic. Na primer, pri kačjem pastirju, *Calopteryx maculata*, samci branijo svoje teritorije, kjer samice odlagajo svoja jajčeca. Kadar samica prileti k potoku, da bi odložila svoja jajčeca, obišče več teritorijev in se tako pari z več samci (Waage, 1979), njihovo seme pa shranjuje v posebnem organu (spermateki). Takšno vedenje samic ustvarja tekmovanje med samci za oploditev jajčec (Parker, 1970). Posledica pritiska spolne selekcije na samce so nenavadno oblikovani penisi. Med parjenjem delujejo kot krtača, ki odstrani semenčeca predhodnika iz spermateke. Ugotovili so, da samec pred ejakulacijo odstrani 90 do 100 odstotkov sperme predhodnika (Waage, 1979).

Če bi poznali le primer kačjih pastirjev, bi lahko sklepali, da je oploditev samice zgolj posledica tekmovanja med samci. V resnici pa imajo samice pogosto aktivno vlogo pri določanju tega, čigava sperma bo oplodila njena jajčeca (Pizzari in Birkhead, 2000; Simmons, 2001). O kriptični izbiri samice govorimo takrat, kadar se samica pari z več samci ter se tudi odloči, čigava sperma bo oplodila njena jajčeca (Eberhard, 1996). Tudi samice prej omenjenega kačjega pastirja lahko odstranijo neželjeno spermo tako, da se ponovno parijo. Pri nekaterih vrstah si lahko samice celo same odstranijo neželjeno spermo (Davies, 1983).

## 2.2 SAMIČINA IZBIRA

Tako kot samci tudi samice težijo k parjenju s čim več različnimi samci, saj to poveča možnosti preživetja potomcev (Stockley, 1997). Samice izbirajo kvalitetne samce z določenimi lastnostmi (hipoteza dobrih genov) in/ali tiste samce, ki jim omogočajo največ dobrin, npr. starševsko varstvo, teritorij in dostop do hrane (Alcock, 2005).

Lep primer za samičino izbiro je afriška ptica *Euplectes progne*, kjer imajo samci izredno dolgo repno perje (do pol metra). Dolgo perje je energetsko potratno in si ga lahko privoščijo le samci, ki so v dobri telesni kondiciji. Poleg tega, da je energetsko potratno, so samci zaradi dolgega perja tudi bolj opazni za plenilce. Ta samčeva lastnost se ohranja zaradi tega, ker samice izbirajo za parjenje samce z daljšimi repi (Andersson, 1982).



Analize kažejo, da je predkopulatorna samičina izbira daleč najpomembnejša za evolucijo spolnih strategij (Endler, 1986; Kingsolver in sod., 2001). Slednje so ugotovili pri 80 % preučevanih vrst, sledi tekmovanje med samci (50 %) in nato postkopulatorno tekmovanje spermijev (20 %).

## 2.3 SPOLNI SISTEMI

Pri živalih poznamo različne spolne sisteme, kot so monogamija, poligamija (ki vključuje poliginijo, poliandrijo in poliginiandrijo) in promiskuiteta.

Samice, ki vlagajo več energije in časa v starševstvo, se – delno tudi zaradi bioloških omejitev (večja jajčeca z več hranilnimi snovmi) – pariyo z le nekaj izbranimi samci. Samci se želijo pariti z največ samicami (temu pojavu pravimo poliginija) in s tem želijo povečati svoj razmnoževalni uspeh. Uvodoma omenjeni primer, ki je veljal za najpogostejši model spolnega sistema, – monogamne samice in poligamni samci (Bateman, 1948; Trivers, 1972), danes ni več veljaven. Poznamo še druge spolne sisteme.

### 2.3.1 Monogamija

Monoginija, kjer se samec pari izključno z eno samico, v živalskem svetu ni pogost pojav; značilen pa je za nekatere vrste pajkov. Poznamo nekaj evlucijskih razlag za pojav monogamije pri samcih.

Hipoteza samčeve pomoči pri skrbi za potomce pravi, da samci ostanejo z eno samico zaradi ekoloških dejavnikov, ki zahtevajo dodatno starševsko skrb in zaščito mladičev (Emlen in Oring, 1977). Skrb za zarod poveča možnost preživetja potomcev. Okoljski pogoji lahko določajo, da imajo samci, ki pomagajo skrbeti samicam za mladiče, višji fitness kot tisti, ki se pariyo z več samicami, vendar ne skrbijo za mlade. Tak primer pri pajkih je visoka smrtnost samcev med iskanjem naslednje samice; samec ima višji razmnoževalni uspeh, če ostane pri eni samici (Kasumovic in Andrade, 2004).

Hipoteza varovanja samic ponuja drugačno razlago za pojav monoginije. Monoginija naj bi se razvila kot posledica varovanja samic, ki jih samec brani pred tekmeci. Razvila naj bi se pri vrstah, kjer se samice pariyo večkrat (Emlen in Oring, 1977). V interesu prvega samca je, da ostane s samico, kadar so le-te redke ali pa jih težko najde. Znan je primer kozice *Hymenocera picta*, kjer samec raje ostane s samico več tednov, kot pa da bi poskušal oploditi še druge samice (Wickler in Seibt, 1981). Pri pajkih pa je znan primer pajka *Zygiella x-notata*, kjer se varovanje samic spreminja glede na stopnjo tekmovanja med samci (Bel-Venner in sod., 2008). Kadar je tekmovalnost večja, večji samci varujejo plodnejše samice. Manjši samci ne želijo izgubiti proti večjemu in močnejšemu samcu, zato se raje izogibajo takšnim parom. Kadar pa tekmovalnost ni visoka, se samci vseh velikosti pariyo z večimi samicami, ne glede na kakovost samice (Bel-Venner in sod., 2008).

Hipoteza monoginije, uveljavljene s strani samic, je podobna hipotezi varovanja samic, le da v tem primeru samice samcem onemogočajo, da bi bili poligini. Na primer, samice ptic *Alca torda* napadejo samca, ki pokaže zanimanje za samico iz sosednjega gnezda (Wagner, 1992).

Znotraj naštetih hipotez, ki razlagajo pojav monoginije v živalskem svetu, je težko najti razlago zanjo pri pajkih, saj samci pajkov ne skrbijo za svoj zarod. Vendar se kar pri nekaj vrstah pajkov samci v svojem življenju pariyo le z eno ali največ dvema samicama (pajki imajo parne spolne organe) (Schneider in Fromhage, 2010). Mono-/bi-ginija se je razvila neodvisno pri različnih skupinah pajkov in je povezana z izjemnimi paritvenimi strategijami. Te strategije vključujejo samčevo samožrtvovanje samici med parjenjem, ki ga lahko zasledimo pri nekaterih vrstah rodu *Latrodectus* (krogličarji), čepitev samičinih spolnih odprtih (večina nefilidov: *Herennia*, *Nephilengys*, *Nephilingis* in *Nephila*) (Kuntner in sod., 2008) ter varovanje samice pred in po parjenju (nefilidi, [Fromhage in Schneider, 2005a]).

Čepitev samičinih spolnih odprtih je pojav, kjer samec med parjenjem v samici zlomi del svojega spolnega organa (pedipalpa). Posledica čepitve je, da se samec in samica (vendar ne pri vseh vrstah) z že uporabljenim spolnim organom ne moreta več pariti (Andrade in

sod., 2005). Če se samica kljub čepu še (lahko) pari, govorimo o poliandriji; če se ne more, govorimo o mono-/bi-giniji. Pri nekaterih vrstah pajkov rodu *Herennia*, *Nephilengys* in *Tidarren*, samec odlomi cel pedipalp (Kuntner, 2005; Knoflach in van Harten, 2006).

### 2.3.2 Poliandrija

Poliandrija je pojav, kjer ima samica več spolnih partnerjev. Razlag za pojav poliandrije je več.

Hipoteza zagotovitve oplojenosti govori o tem, da se z dodatnimi spolnimi partnerji zmanjša možnost, da ostane samica neoplojena. Samice nekaterih vrst, poleg njihovega primarnega partnerja, sprejmejo in vabijo dodatne spolne partnerje (Birkhead in Møller, 1992). Ta hipoteza je podprta z raziskavo na vrsti ptice *Agelaius phoeniceus*, kjer so ugotovili, da imajo jajca samic z več spolnimi partnerji večjo verjetnost izleganja, kot jajca monogamnih samic (Gray, 1997). Študija na pajku *Nephila pilipes* je pokazala, da samice te vrste izležejo oplojen kokon le, če so se parile z vsaj tremi samci (Kuntner in sod., 2012).

Hipoteza dobrih genov pravi, da se samice pariyo z večimi samci, zaradi domnevne prednosti genetsko raznolikega potomstva (Evans in Magurran, 2001).

Glede na hipotezo o genski skladnosti oz. hipotezo o izognitvi parjenja v sorodstvu je preživetje potomcev odvisno od heterozigotnosti. Preživetje je večje pri parjenju z nesorodniki (angl. outbreeding) in manjše pri parjenju v sokrvju (angl. inbreeding) (Zeh in Zeh, 1996, 1997). Samice, ki so se parile z genetsko podobnim samcem, imajo manj viabilne potomce kot samice, ki so se parile z genetsko različnim samcem (Jennions in Petrie, 2000). V študiji, ki so jo izvedli na črčikih vrste *Grillus bimaculatus* (Tregenza in Wedell, 2002), se samice negativnim vplivom genetske neskladnosti parjenja s sorodnikom izognejo z dodatnim parjenjem z genetsko nesorodnim samcem. Ugotovili so, da imajo jajčeca samic, ki so se parile samo s sorodnikom, nižji uspeh izleganja kot samice, ki so se parile tudi z genetsko nesorodnim samcem. Ta hipoteza je opisana pri pajkih vrste *Argiope*

*lobata*, kjer samice za oploditev izberejo spermo manj sorodnih samcev (Welke in Schneider, 2009).

Hipoteza o materialnih prednostih govori o tem, da se samice včasih pariyo z več samci, da si zagotovijo določene vire, kot so hrana, teritorij ali socialni status. Ptičjim samicam že prej omenjene vrste *A. phoeniceus* je dovoljeno iskanje hrane na teritorijih samcev, s katerimi so se parile medtem, ko monogamne samice, ki se z njimi niso parile, samci preženejo iz teritorija (Gray, 1997).

### 2.3.3 Poliginija

V poliginem sistemu se samci pariyo z več samicami. V smislu teorije spolne selekcije so težnje samcev, da bi bili poligini, dobro razumljeni. Iz evlucijske perspektive pa je zanimiva ogromna raznolikost strategij za doseganje poliginije. Te strategije so:

poligino varovanje samic (angl. female defense polygyny) se pojavlja tam, kjer se samice združujejo v tako velikih skupinah, da jih samec lahko ubrani. Samci tekmujejo med sabo za skupine samic. Znan primer za takšno vedenje so levi. Pri pajkih te strategije ni, ker so večinoma nesocialni in pogosto kanibalistični.

poligino varovanje virov (angl. resource defense polygyny) se pojavlja tam, kjer samice ne živijo stalno skupaj. Samec varuje predele, ki so bogati z viri in jih obiskujejo samice. Tako si samec zagotovi dostop do samic, s katerimi se tudi pari. Zanimiv primer za poligino varovanje virov je riba vrste *Lamprologus callipterus*, kjer samci zbirajo zapuščene polžje hišice v katere samice izležejo svoja jajčeca. Samci, ki so uspešni pri zbiranju in branjenju polžjih hišic imajo lahko zelo dober razmnoževalni uspeh, saj lahko gnezdi pri enem samcu do 14 samic (Satto, 1994).

Poliginija zaradi prerivanja (angl. scramble competition polygyny) se pojavlja tam, kjer so samice redke in široko razpršene. Samec poskuša najti samice in se pariti z njimi, preden jih najdejo drugi samci. Pri pajkih z velikimi samicami in malimi samci (spolno velikostni dimorfizem) je ta strategija precej pogosta (Legrand in Morse, 2000). Pri tekmovanju z

drugimi samci ni vedno pomembna velikost osebka, ampak je pomembneje kdo bo prvi pri spolno zreli samici. Zato so samci, ki se redkeje levijo, sicer manjši, vendar imajo časovno prednost pred večjimi samci (Schneider in sod., 2000; Danielson-François in sod., 2012).

Pri pojavu poliginije vezane na paritvene teritorije (angl. lek polygyny), samci poskušajo braniti majhna območja, ki jih obiskujejo samice. Na teh paritvenih območjih se samci razkazujejo (Alcock, 2005).

## 2.4 PARITVENE STRATEGIJE

### 2.4.1 Alternativna paritvena strategija (angl. alternative mating strategy)

Samci, ki niso uspeli pridobiti ali nimajo lastnosti, ki so samicam privlačne, se poslužujejo alternativnih paritvenih strategij (Andersson, 1982; Gross, 1996). Pri doseganju oploditve se izognejo tekmovanju z drugimi samci in/ali samičini izbiri. Nekateri samci savanskih pavijanov (*Papio cynocephalus*), ki niso fizično dominantni, si na primer preko tvorbe zaveznitva z dominantnimi samci povečajo možnost parjenja (Noë in Sluijter, 1990). Pri sivih tjulnjih (*Halichoerus grypus*) se samci spopadajo za samice na obali. Manjši samci, ki ne bi zmagali proti fizično močnejšim samcem, se tekmi izognejo in se s samico pari v vodi v bližini kolonije. Tako povečajo svoj razmnoževalni uspeh in so glede na raziskave očetovstva pri tem enako uspešni kot večji samci (Wilmer in sod., 1999). Samci morskih legvanov, ki živijo v gostih kolonijah na Galapaških otokih, se močno razlikujejo v velikosti. Kadar se manjši samec poskuša pariti s samico (parjenje mora trajati vsaj tri minute), ga večji samec hitro odstrani. Manjši samci se zato poslužujejo alternativne paritvene strategije, pri kateri ejakulirajo in zadržijo spermo v telesu še preden pridejo do samice. Ko pridejo do samice, izvihajo penis v samičino kloako in »nakopičena« sperma se začne iztekati v samico. Tako nekaj njegove sperme konča v samici in s tem si samec poveča svoj razmnoževalni uspeh (Wilkelski in Baurle, 1996). Pri pajkih so opazili, da se nekateri samci pari s samico med zadnjo levitvijo pred spolno zrelostjo in medtem, ko se samica hrani. Tako izkoristijo čas, ko se le-ta ne more braniti; s tem zmanjšajo verjetnost kanibalizma (Schneider in Lubin, 1998; Fromhage in Schneider, 2005b). Tej samčevi strategiji rečemo tudi oportunistično parjenje.

#### **2.4.2 Pogojna paritvena strategija (angl. conditional mating strategies)**

Poznamo tudi pogojne strategije. Samci, ki so fizično šibkejši in ne bi mogli zmagati proti močnejšemu tekmecu, se borbi izognejo in poskušajo narediti najboljše iz sicer slabe situacije (Alcock, 2005). Na primer, majhni samci postranic iz rodu *Jassa*, ki so bili med odraščanjem hranjeni s slabšo hrano, se poskušajo prikrasti k samicam in se z njimi pariti (vsaj enkrat) brez tekmovanja z ostalimi samci. Samcem s takšnim vedenjem pravimo satelitski samci. Močnejši samci, ki so imeli visoko proteinsko planktonsko dieto, se vedejo agresivno do drugih samcev in si poskušajo prilastiti samice (Kurdizel in Knowles, 2002). Pri vrstah s pogojno strategijo je zmožnost, da sprejmejo »pogojno« strategijo, adaptivna. Samci, ki so manjši ali kako drugače oslabljeni, imajo s pogojno strategijo višji fitness (tako se ta strategija v naravi ohranja), kot če bi vztrajali pri strategiji njihovih dominantnih nasprotnikov.

Pogojna paritvena strategija je prisotna tudi pri pajkih skakačih (Salticidae), kjer samci uporabljajo različne strategije glede na lokacijo in spolno zrelost samice (Richman in Jackson, 1992). Isti samec bo dvoril samici z vibracijami, kadar je samica v zapredku oz. z vizualnimi signali, če je samica na prostem. Drugačno strategijo lahko uporabi tudi v primeru, ko v zapredku najde spolno nezrelo samico. Najprej ji samec dvori z vibracijami, nato pa splete nad samico dodatno komoro, kjer počaka, da spolno dozori (Jackson, 1982).

#### **2.4.3 Razlikovalna paritvena strategija (angl. distinct mating strategies)**

Kadar se samci iste vrste močno razlikujejo in imajo različne paritvene strategije, govorimo o razlikovalni paritveni strategiji. Najbolj poznan primer takega vedenja je opisan na vrsti morskega enakonožca *Paracerceis sculpta*, ki živi v spužvah. Če bi odprli spužvo, bi v njej našli samice, ki so si med sabo bolj ali manj podobne in samce treh različnih velikosti: veliki (alfa), srednji (beta) in majhni (gama). Vsak ima svoj vedenjski fenotip. Velik alfa samec poskuša odstraniti ostale samce iz spužve. Kadar se srečata dva alfa samca, se vname boj, ki lahko traja več ur, preden se eden od tekmecev vda. Če alfa samec najde v spužvi gama samca, ga prime in izvrže iz nje. Ni presenetljivo, da se gama samci izogibajo alfa samcem in se obenem poskušajo pariti s samicami (Shuster, 1989).

Kadar pa se srečata alfa in beta samec, se beta samec vede kot samica. Z mimikrijo samice lahko beta samec shaja z alfa samcem in se pari s samico.

## 2.5 BOJ MED SPOLOMA

Spolni sistemi in paritvene strategije se tekom evolucije ves čas spreminjajo. Zanimiv primer boja med spoloma je bil opisan pri pajkih nefilidih (Kuntner in sod., 2009c), kjer prevladuje spolno velikostni dimorfizem (angl. sexual size dimorphism). Razmerje med spoloma je v prid samcem, saj samice potrebujejo več časa, da dosežejo večjo velikost in spolno zrelost (Higgins 1992, 1993, 2002). Znani so primeri, kjer je razmerje med spoloma kar 6 : 1 (*Nephila pilipes*, Kuntner in sod., 2009b). Relativno pogostejši samci se zbirajo in tekmujejo med sabo na samičini mreži (Fromhage in sod., 2005; Miller, 2007). Poleg spolnega razmerja, ki je za samce neugodno, je njihova smrtnost med iskanjem samice zelo visoka (Vollrath in Parker, 1992; Andrade, 2003). Zaradi tega je najboljša strategija za samca, da si prilasti in oplodi eno samico. Prilasti si jo lahko s čepitvijo genitalij in z varovanjem pred tekmeci (Fromhage in Schneider, 2006). Samice se želijo izogniti prilastitvi samcev z različnimi prilagoditvami, kot sta na primer spolni kanibalizem in genitalije, ki onemogočajo učinkovitost genitalnih čepov (Parker, 1970; Eberhard, 1985, 1996, 2004; Arnquist, 1998). Te vedenjske in morfološke strategije odražajo različne interese spolov, kar opazamo kot »boj med spoloma«, zaradi katerega morfologija in vedenje evoluirata skupaj (koevolucija).

## 2.6 SPOLNA MORFOLOGIJA PAJKOV

Samci pajkov imajo namesto primarnih kopulatornih organov modificirane parne pedipalpe za prenos sperme. Pri »primitivnih« megalomorfnih ali haploginih pajkih (Mygalomorphae, Haplogynae, a ne Mesothelae) imajo samci le malo modificirane pedipalpe in samice preproste kopulatorne organe. Pri evlucijsko mlajših enteleginih pajkih (Entelegynae) so spolni organi bolj kompleksni; med diferenciranim palpom samca in kompleksno epigino samice pa obstaja močna odvisnost (Huber 2003; Ramos in sod., 2005; Eberhard in Huber, 2010).

Pedipalpi so sekundarni spolni organi in niso neposredno povezani z gonadami. Med parjenjem prenesejo spermo preko neodvisnih osemenjevalnih tubulov v samičine organe za shranjevanje sperme (spermateke) (Foelix, 2011).

Haplogini samci imajo tarzusa palpa preprost, sestavljen iz cimbuma in bulbosa, ki nosi podaljšek v obliki hruškastega mehurčka in embolusa. V mehurčku samci shranjujejo spermo v duktu (spermatoforu), ki si jo prenesejo iz notranjih spolnih organov. Ozka konica mehurčka se imenuje embolus. Stena kopulatornih organov enteleginih pajkov je iz trdih, sklerotiziranih delov (skleritov) in membran (hematodochae); skleriti lahko nosijo posebne izrastke (angl. protrusions), ki igrajo pomembno vlogo med kopulacijo. Membranski deli so napihljivi in omogočajo hidravlično razširjanje (Homann, 1935). Kompleksne genitalije enteleginih pajkov lahko razumemo, če jih obravnavamo kot funkcionalne enote (Grasshoff, 1975; Weiss, 1982).

Končni del samičinega ovidukta imenujemo *uterus externus*. Pri haploginih pajkih se konča kot primarna spolna odprtina (gonopor), ki je neposredno povezana s spermateko (seminalni receptakel). Pri haploginih pajkih je kopulatorni dukt tudi oploditveni dukt in torej sperma potuje v spermateko ter iz nje po istem duktu. Samice enteleginih pajkov imajo poseben kopulatorni organ (epigino), ki se nahaja pred genitalno odprtino. Epigina je kompleksna, rahlo dvignjena, sklerotizirana ploščica z večimi kutikularnimi vdolbinami (Foelix, 2011). S spermateko jo povezuje kopulatorni dukt in poseben oploditveni dukt, kar pomeni, da so entelegine genitalije »pretočne« (sperma potuje v eni smeri).

## 2.7 SPOLNI KANIBALIZEM

Spolni kanibalizem, kjer praviloma večja samica pred, med ali po parjenju požre samca, je v naravi redek pojav. Precej pogost pa je pri pajkih iz družin križevcev in kroglíčarjev (Foelix, 2011). Pri tistih spolno velikostno dimorfnih vrstah, kjer sta čepitev in poškodovanje genitalij prisotna, je spolni kanibalizem pogost (Wilder in Rypstra, 2008; Roggenbuck in sod., 2011). V teh primerih razlagamo pojav spolnega kanibalizma kot samičino proti-prilagoditev na čepitev genitalij, saj samice s kanibalizmom lahko



kontrolirajo, s katerimi samci se bodo parile in koliko časa (koliko sperme bo samec injiciral) (Elgar in sod., 2000; Schneider in sod., 2006).

Pojavljanje kanibalizma ima lahko pri pajkih pomembne posledice – iskanje partnerja in parjenje sta po vsej verjetnosti povezana z različnimi samičinimi paritvenimi odločitvami. To dovoljuje zanimive povezave med ekologijo in spolnim vedenjem (Elgar, 1988; Newman in Elgar, 1991; Johnson, 2005a). Poleg tega kanibalizem pomembno vpliva na evolucijo vedenjskih, morfoloških in razvojnih lastnosti, ki vplivajo na razmnoževanje samcev.

Zaradi selekcije so tudi samci razvili strategije za izogib spolnemu kanibalizmu. Samci se lahko izognejo kanibalizmu in kontroli samice tako, da se pariyo oportunistično, t.j. medtem ko se samica levi in se ne more braniti ali pa med prehranjevanjem (Schneider in Lubin, 1998; Fromhage in Schneider, 2005b). Kljub temu, da samica izgubi kontrolo nad izbiro partnerja med levitvijo ali prehranjevanjem, obstaja možnost, da ohrani nekaj kontrole nad oploditvijo (Fromhage in Schneider, 2005b). Ta pojav imenujemo kriptična izbira samice, kjer naj bi samica za oploditev izbirala med ejakulanti različnih samcev, ki so shranjeni v spermatekah (Thornhill, 1983; Birkhead in sod., 1993; Eberhard, 1996). Poleg oportunističnega parjenja so pri pajku vrste *Nephilengys malabarensis* odkrili, da se lahko izogne kanibalizmu, s t.i. parjenjem na daljavo (Li in sod. 2012). Hipoteza parjenja na daljavo pravi, da del samčevega palpa, s katerim začepi samico, prenaša spermo nemoteno tudi po tem, ko postane čep v samičini epigini (Knoflach in van Harten, 2001; Kralj-Fišer s sod., 2011a). S tem samci podaljšajo trajanje prenosa sperme in povečajo količino prenesene sperme (Li in sod., 2012).

## 2.8 POJAV EVNUHOV

V pričujočem magistrskem delu nas je zanimal predvsem pojav evnuhov in adaptivnost njihovega vedenja pri vrsti *H. multipuncta*. Evnuhe najdemo le pri nekaterih dvokrilcih: Ceratopogoninae (Downes, 1978) in pajkih iz družin nefilidov: *Herennia*, *Nephilengys* in *Nephilingis* (Kuntner s sod., 2008), krogličarjev: *Echinotheridion* in *Tidarren* (Knoflach in van Harten, 2001; Knoflach, 2002) in križevcev: *Acusilas*, *Caerostris*, *Deliochus*,

*Phonognatha* (Kralj-Fišer in sod., neobjavljeno; Kuntner in sod., neobjavljeno). Pri dvokrilcih in pajkih mrežarjih (angl: orb-web spiders) je pojav evnuhov povezan z velikostno spolnim dimorfizmom (kjer so samice večji spol) in spolnim kanibalizmom (Downes, 1978; Knoflach in van Harten, 2001; Knoflach, 2002; Ramos in sod., 2004; Agnarsson, 2006; Miller, 2007; Kuntner in sod., 2009a; Kuntner in sod., 2009c; Kralj-Fišer in sod., 2011a; Kralj-Fišer in Kuntner, 2012; Kralj-Fišer in sod., 2012; Lee in sod., 2012). Samci si zlomijo del pedipalpa na določeni točki, navadno med palpovo tibijo in tarzom (Kuntner in sod., 2008) Samci si odlomijo del pedipalpa med kopulacijo, popolnoma pa si ga odtrgajo sami po kopulaciji, npr. pri rodu *Herennia* (Kuntner in sod., 2009b). V primeru vrste *Nephilengys malabarensis* samci večinoma ves pedipalp odtrgajo med kopulacijo (Robinson in Robinson, 1980; Kralj-Fišer in sod., 2011a; Li in sod., 2012). V obeh primerih ostane samec brez pedipalпов, t.i. evnuh. Ker so evnuhi sterilni, se odpira vprašanje o adaptivnosti lomljenja pedipalпов med parjenjem. Adaptivnost tega vedenja so do sedaj razlagali z različnimi hipotezami, kot npr.: (1.) odlomljen palp, ki ostane v samičini spolni odprtini, drugim samcem fizično onemogoča parjenje s samico. Evnuh je posledično zmagovalec v spolni tekmi, saj bodo jajčeca oplojena samo z njegovo spermo (Parker, 1970; Elgar, 1998; Simmons, 2001; Huber, 2005); (2.) teorija iger (Enquist in Leimar, 1983, 1987, 1990) predvideva, da se bo osebek, ki nima več možnosti za razmnoževanje (v tem primeru evnuh), vedel bolj tvegano kot osebek, ki ima še ves razmnoževalni potencial (v tem primeru samec, ki se še ni paril). Hipotetično se bo sterilni evnuh v tekmovanju s samcem, ki se še ni paril, vedel agresivneje. Agresivno vedenje evnuha posledično pomeni uspešno varovanje samice in s tem prednost v tekmi spermijev (Robinson in Robinson, 1980; Kuntner, 2005, 2007, Kuntner in sod., 2009a; Kralj-Fišer in sod., 2011a); (3.) hipoteza boljše vzdržljivosti predvideva, da samci zlomijo pedipalp v celoti, ker je pedipalp velik in težak v primerjavi z drugimi deli telesa. Odlomljen organ tako prispeva k večji vzdržljivosti in prinaša prednost v tekmovanju z drugimi samci med varovanjem samice (Kralj-Fišer in sod., 2011a; Li in sod., 2012); (4.) hipoteza parjenja na daljavo predvideva, da je lomljenje pedipalpa prilagoditev samcev na spolni kanibalizem. Iz odlomljenega dela pedipalpa izteka seme v samičino epigino tudi po tem, ko je samec že na varnem pred samico (Knoflach in van Harten, 2001; Kralj-Fišer in sod., 2011a). Hipoteze so bile pri nekaterih vrstah potrjene, pri drugih pa ne. Odlomljen palp v samičini spolni odprtini onemogoča nadaljnje parjenje pri vrsti *Nephilingis livida* (Kralj-Fišer in

Kuntner, 2012) in delno (v 75 %) pri vrsti *Nephilengys malabarensis* (Kralj-Fišer in sod., 2011a). Evnuhi so boljši borci in se vedejo bolj agresivno pri vrsti *Nephilengys malabarensis* (Kralj-Fišer in sod., 2011a), a ne pri *Nephilingis livida* (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Hipoteza boljše vzdržljivosti in hipoteza parjenja na daljavo sta potrjeni pri vrsti *Nephilengys malabarensis* (Lee in sod., 2012; Kralj-Fišer in sod., 2011a).

## 2.9 OPIS VRSTE

### 2.9.1 Sistematska uvrstitev

**Deblo:** Arthropoda (členonožci)

**Razred:** Arachnida (pajkovci)

**Red:** Araneae (pajki)

**Podred:** Araneomorphae (pravi pajki, labidognatni pajki)

**Družina:** Nephilidae

**Rod:** *Herennia*

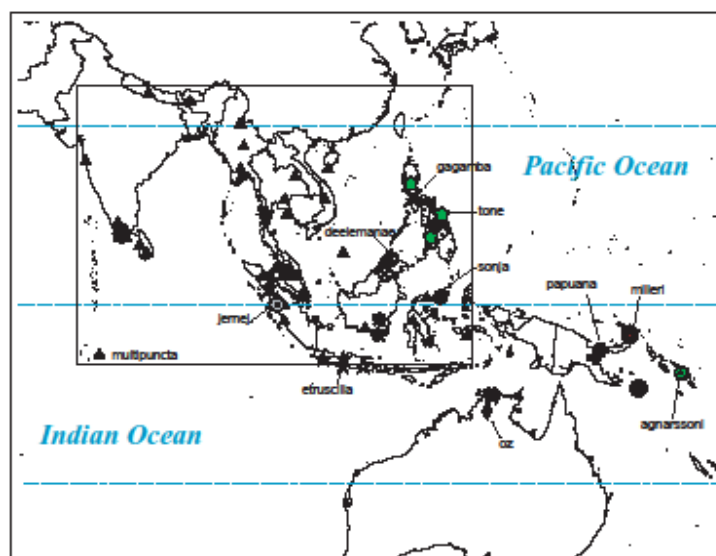
**Vrsta:** *Herennia multipuncta* (Doleschall, 1859)



Slika 1: Samica *H. multipuncta* in na njej samec polevnuh (Kuntner).

Poleg vrste *Herennia multipuncta* (Slika 1) v ta rod spada še deset vrst, in sicer: *Herennia agnarssoni* Kuntner, 2005, *Herennia deelemanae* Kuntner, 2005, *Herennia etruscilla* Kuntner, 2005, *Herennia gagamba* Kuntner, 2005, *Herennia jernej* Kuntner, 2005, *Herennia milleri* Kuntner, 2005, *Herennia oz* Kuntner, 2005, *Herennia papuana* Thorell, 1881, *Herennia sonja* Kuntner, 2005 in *Herennia tone* Kuntner, 2005.

*Herennia multipuncta* je splošno razširjena v južni in jugovzhodni Aziji (Slika 2). Najdena je bila v naslednjih državah: Šrilanka, Indija, Nepal, Mjanmar, Tajska, Malezija, Singapur, Indonezija (Sumatra, Zahodna Java, Borneo, Sulawesi, Ambon), Filipini, Vietnam, Kitajska in Tajvan (Kuntner, 2005).



Slika 2: Razširjenost *H. multipuncta* (Kuntner, 2005: 426).

*Herennia multipuncta* je pogosta na drevesih in stenah hiš v bližini ljudi. Ta vrsta je najbolj sinantropna v rodu in naseljuje degradirana antropogena območja v Južni in Jugovzhodni Aziji.

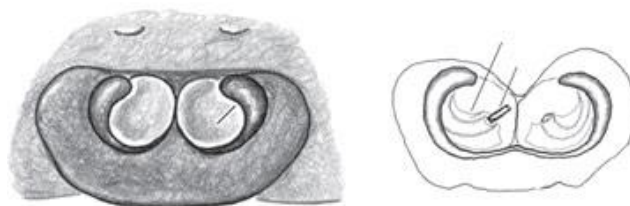
Pajki iz rodu *Herennia* gradijo mreže, ki so tik ob drevesnih deblih, kamnih ali stenah tako, da mreža sledi obliki substrata. Vdolbina na mreži, kjer pajek počiva, se dotika substrata. Mreža odraslih pajkov je nesimetrična (Kuntner in sod., 2009).

### 2.9.2 Spolna biologija vrste *Herennia multipuncta*

Pajki vrste *H. multipuncta* so spolno velikostno dimorfni, samica je za približno 70 % večja in težja od samca (Kuntner, 2005). Odrasli samci ne pletejo mrež, poiščejo spolno (ne) zrelo samico in ostanejo z njo na njeni mreži.

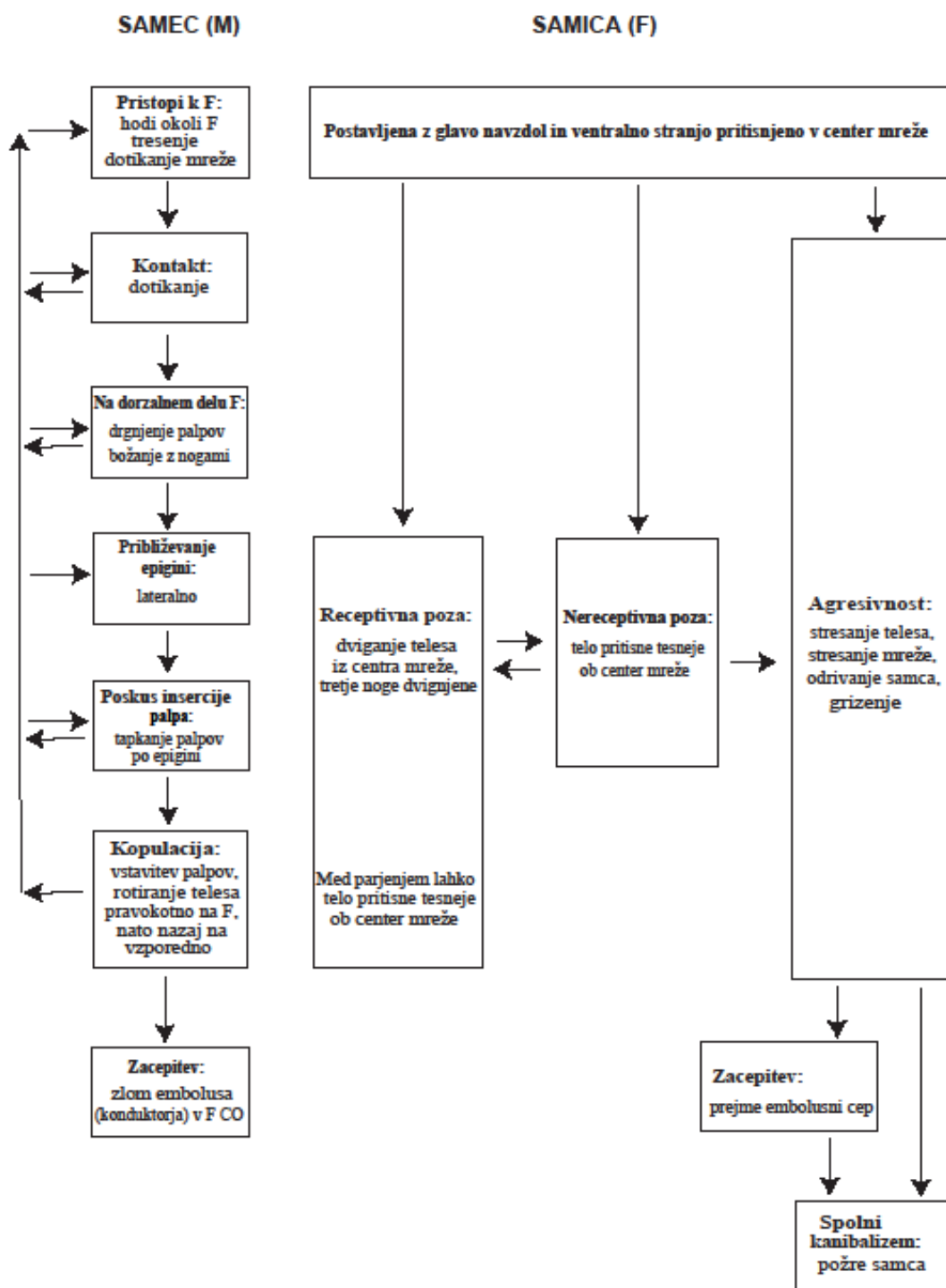
*Herennia multipuncta* so entelegini pajki. Samice imajo pred genitalno odprtino epigino. Pri *H. multipuncta* so okrogle komore (angl. chambers) epigine, ločene z ozko pregrado. Lateralne stene komor so močno sklerotizirane in črne barve (glej Sliko 3).

Paritveni kanal (kopulatorni dukt) je širok, dolg in zaobljen. Pri enteleginih vrstah naj bi veljalo pravilo »prioriteta prve sperme« (angl. first sperm priority), zaradi česar se samci domnevno borijo za ekskluzivno parjenje s samico.



Slika 3: Epigina *H. multipuncta*: levo epigina ventralno; desno epigina ventralno s čepom samčevega emboličnega konduktorja (Kuntner, 2005: 400).

Paritveno vedenje pri vrsti *H. multipuncta* je razvidno iz etograma (Slika 4) (Kuntner in sod., 2009b). Študija morfoloških pregledov na *H. multipuncta* je pokazala, da samci lomijo pedipalpe (glej Sliko 5) v samici in jih začepijo (75 – 80 % samic je bilo začepljenih). Čepi v samičini genitalni odprtini so veliki in se lahko raztezajo v zunanost. Opazili so, da je po en čep v eni genitalni odprtini, kar nakazuje na nezmožnost začepljenja drugega samca v isto genitalno odprtino (Kuntner, 2005). V približno polovici parjenj pride do spolnega kanibalizma (Kuntner in sod., 2009c). Več avtorjev je v naravi opazilo, da se samci *H. multipuncta* po parjenju zadržujejo v okolici samice, kar nakazuje na varovanje samice pred drugimi samci (Robinson in Robinson, 1980; Kuntner, 2005). Do sedaj še ni znano, kakšna je funkcija evnuhov pri vrsti *H. multipuncta*.



Slika 4: Etogram spolnega vedenja pri vrsti *H. multipuncta* (Kuntner in sod., 2009b: 263).

V nalogi smo testirali:

- ali so evnuhi bolj agresivni od deviških samcev;
- ali so evnuhi bolj vzdržljivi kot deviški samci;
- ali zlomljen pedipalp znotraj samičine spolne odprtine onemogoča ponovno parjenje v začepljeno spolno odprtino.



Slika 5: Samec evnuh (Kuntner)

Naše hipoteze so bile, da (so) pri vrsti *H. multipuncta*:

- evnuhi bolj agresivni od deviških samcev;
- evnuhi bolj vzdržljivi kot deviški samci;
- zlomljen pedipalp znotraj samičine spolne odprtine onemogoča ponovno parjenje v začepljeno spolno odprtino.

### 3 METODE

#### 3.1 GOJENJE PAJKOV

Preučevane osebkje *H. multipuncta* so v vedenjski laboratorij na ZRC SAZU prinesli iz naslednjih lokalitet:

Kitajska: Hainan;

Vietnam: Cuc Phuong;

Singapur: Bukit Timah, Pulau Ubin, Kent Ridge;

Tajvan: Nantou.

Pajki so bili prineseni v plastičnih fijoлах s penastim pokrovom. Prineseni pajki so bili v različnih razvojnih fazah od kokona do odraslega osebkca. Kokone smo dali v plastične lončke in jih navlažili enkrat tedensko. Ko so se pajki izlegli iz kokonov, smo jih še do druge levitve hranili v plastičnih lončkih s svojimi brati in sestrami. Nato je bil vsak pajek preložen v svoj označen plastičen lonček (250 ml) z luknjo, ki je bila zamašena z vato. Odrasle samice smo prestavili v steklene okvirje (50 x 50 x 10 cm), kjer so si lahko spletle mrežo.

Temperatura v laboratoriju je bila stalna, 27 °C. Vlažnost je bila 70 %, fotoperioda pa 12:12 ur. Pajke smo vsak dan navlažili. Hranili smo jih dvakrat na teden z vinskimi mušicami in s črički, odrasle samice pa z mokaerji in muhami.

### 3.2 POSKUSI IN VEDENJSKA OPAZOVANJA

Pri testiranju hipotez smo sledili metodam, ki so jih uporabili pri testiranju enakih hipotez na vrsti *N. malabarensis* (prva in tretja hipoteza: Kralj-Fišer s sod. 2011; druga hipoteza Lee s sod. 2012).

#### 1) Evnuhi so bolj agresivni od deviških samcev

Samici v steklenem okvirju smo s čopičem prenesli na mrežo dva samca. Imeli smo dve vrsti poskusov, in sicer:

kontrolno, kjer smo deviški samici na mrežo dali dva deviška samca (N = 22).

Poskus, kjer smo parjeni samici dali na mrežo evnuha (ki se je predhodno paril z njo) in deviškega samca (N = 22) (glej Sliko 6).





Slika 6: Evnuh (levo) in neparjen samec, ki tekmujeta za samico (Cheng).

Med poskusom smo zapisovali vsa opažena vedenja v prej pripravljen obrazec (glej prilogo

A). Opažena vedenja smo razdelili na:

varovanje samice (hoja proti samici, dotikanje samice);

lokomotorno aktivnost (hoja, stanje pri miru);

antagonizem med samcema, kjer smo ocenili stopnjo agresije obeh samcev:

- stanje pri miru, hoja = 0;
- hoja proti samcu = 1;
- stresanje mreže = 2;
- lovljenje samca = 3;
- napad na samca = 4;
- ugriz samca = 5.

Zabeležili smo si tudi:

- kakšna je bila razdalja med samcem in samico;
- razdaljo med samcema;
- beg pred samcem;
- padec z mreže.

Na koncu vsakega poskusa smo zabeležili, kateri od samcev je sprožil antagonistične interakcije, kateri samec je bil zmagovalec in če se je kateri od samcev paril s samico. Vsak poskus je trajal 30 minut. Med posameznimi poskusi so pajki počivali vsaj 24 ur.

## 2) Evnuhi so bolj vzdržljivi kot deviški samci

Da smo ugotovili, ali so evnuhi bolj vzdržljivi kot deviški samci, smo merili čas do izčrpanosti samca. Poskus je potekal tako, da smo odraslega samca dali v plastično posodo (25 x 20 x 10 cm). Merjenje časa se je začelo, ko se je samec začel premikati. Da se je samec premikal ves čas poskusa, smo zagotovili tako, da smo se ga takoj, ko se je ustavil, nežno dotaknili s čopičem. Poskus se je končal, ko se samec po treh zaporednih dotikih ni več premaknil. Poskus smo ponovili dvakrat na istem deviškem samcu (N = 30) in potem poskus ponovili na samcu, ki je postal evnuh (N = 9).

3) Zlomljen pedipalp znotraj samičine spolne odprtine onemogoča ponovno parjenje v začepljeno spolno odprtino.

Samici, ki se je že parila v obe kopulatorni odprtini (N = 23), smo na mrežo dali deviškega samca in opazovali, če bo prišlo do ponovnega parjenja. Poskus smo ponovili še enkrat z drugim deviškim samcem v razmaku vsaj 24 ur. Posamezni poskus je trajal 60 minut.

## 3.4 MORFOLOŠKI PREGLED GENITALIJ

Odraslim parjenim samicam, ki smo jih opazovali v prej omenjenih poskusih (N = 21), smo pregledali kopulatorne odprtine pod Leica MZ16 stereomikroskopom (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Epigine smo izrezali in pregledali njihovo zunanost pod povečavo v kavdalni smeri. Nato smo odprli spermateke s skalpelom, da smo lahko pregledali njihovo notranost. Zanimalo nas je, ali imajo samice čepe in kolikšno je njihovo število.

### 3.5 STATISTIČNA ANALIZA

Hipotezi 1 in 2 smo testirali z Wilcoxonovim testom ( $N = 22$ , pri hipotezi 1;  $N = 9$ , pri hipotezi 2). Wilcoxonov test je statistični neparametrični test, ki se uporablja kadar primerjamo dva sorodna oz. podobna vzorca in želimo ugotoviti ali se povprečni rangi populacije razlikujejo. Statistično razliko med vzorci smo določili pri  $p < 0.05$ , vsi testi so bili dvosmerni. Za statistično analizo smo uporabili program PASW Statistics.

## 4 REZULTATI

### Paritveno vedenje

Opazili smo, da si samci med parjenjem zlomijo končni del pedipalpa (embolični konduktor) znotraj samičine spolne odprtine, kasneje pa si poškodovani palp v celoti sami odgriznejo.

#### 1. Evnuhi so bolj agresivni od deviških samcev

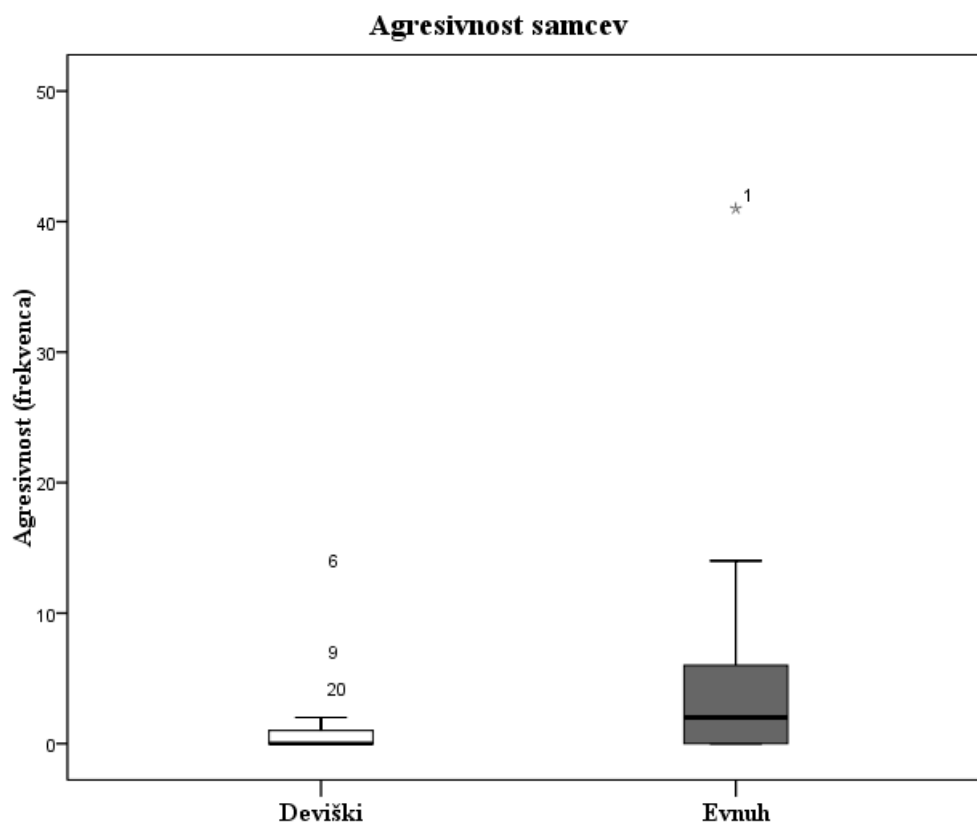
Med sabo smo primerjali različna vedenja samcev v dveh različnih testih: 1) kontrolni test – dva deviška samca (V1 in V2) in eksperimentalni test – deviški samec in evnuh (V in E).

Preglednica 1: Rezultati statističnih analiz: primerjava različnih vedenj glede na spolne statuse samcev.

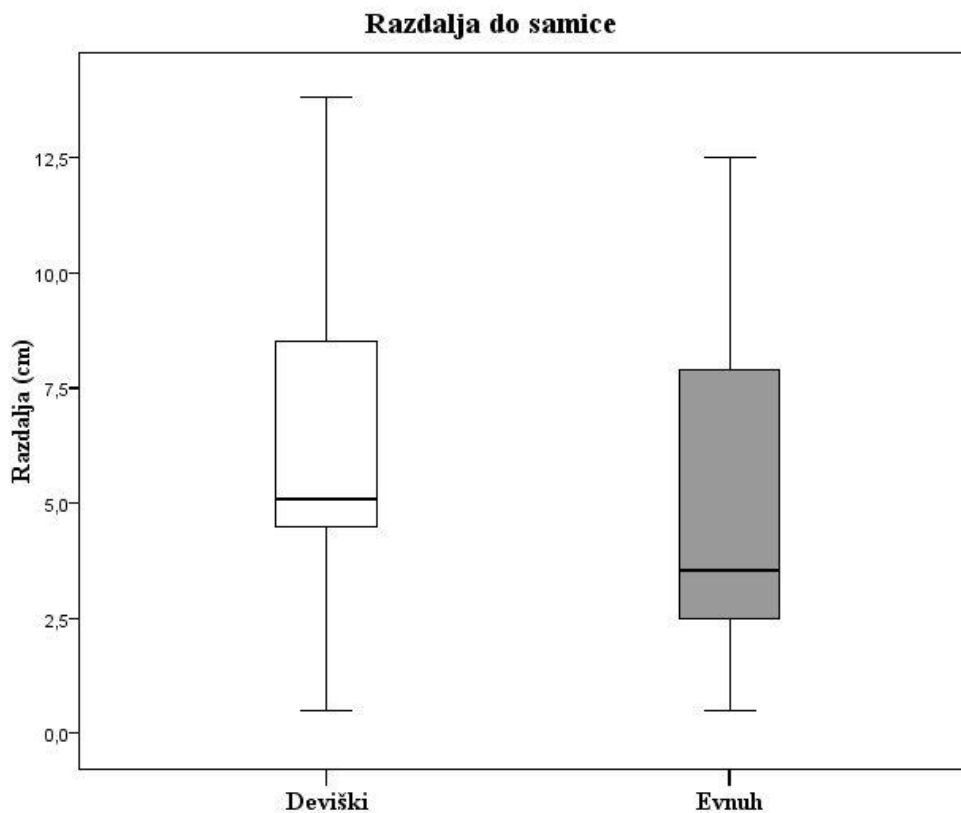
VEDENJE	V 1 in V 2 (deviška samca)	V in E (deviški samec in evnuh)
WL (premikanje okončin)	Z = -1,13 p = 0,266	Z = -0,139 p = 0,889
W (hoja)	Z = -3,185 p = 0,001	Z = -0,094 p = 0,925
<b>Df (razdalja od samice)</b>	Z = -0,104 p = 0,917	Z = -2,127 <b>p = 0,033</b>
TF (dotikanje samice)	Z = -1,802 p = 0,72	Z = -1,549 p = 0,121
<b>AGG (agresija do drugega samca)</b>	Z = -0,987 p = 0,323	Z = -2,588 <b>p = 0,010</b>
ESC (pobeg od samca)	Z = -1,000 p = 0,317	Z = -1,414 p = 0,157

Po primerjanju deviških samcev v premikanju okončin smo ugotovili, da med njimi ni statistične razlike ( $Z = -1,13$ ;  $p = 0,266$ ). Prav tako nismo opazili statističnih razlik med deviškimi samci pri naslednjih vedenjih: razdalji od samice ( $Z = -0,104$ ;  $p = 0,917$ ), dotikanju samice ( $Z = -1,802$ ;  $p = 0,72$ ), agresiji do drugega samca ( $Z = -0,987$ ;  $p = 0,323$ ) in pobegu od samca ( $Z = -1,000$ ;  $p = 0,317$ ). Statistično razliko smo opazili med deviškimi samci pri hoji ( $Z = -3,185$ ;  $p = 0,001$ ).

Po primerjanju deviških samcev z evnuhi nismo opazili statističnih razlik v naslednjih vedenjih: premikanju okončin ( $Z = -0,139$ ;  $p = 0,889$ ), hoji ( $Z = -0,094$ ;  $p = 0,925$ ), dotikanju samice ( $Z = -1,549$ ;  $p = 0,121$ ) in pobegu od samca ( $Z = -1,414$ ;  $p = 0,157$ ). Statistično razliko smo opazili med deviškimi samci in evnuhi pri razdalji od samice ( $Z = -2,127$ ;  $p = 0,033$ ) in agresiji do drugega samca ( $Z = -2,588$ ;  $p = 0,010$ ).



Sika 7: Agresivnost samcev (frekvenca) primerjalno med deviškimi samci in evnuhom. Evnuhi so statistično značilno agresivnejši od deviških samcev. Na sliki so vidni osamelci, ki se nahajajo zunaj intervala.



Slika 8: Razdalja do samice (cm), primerjalno med deviškimi samci in evnuhom. Evnuhi se zadržujejo statistično značilno bližje samici kot deviški samci.

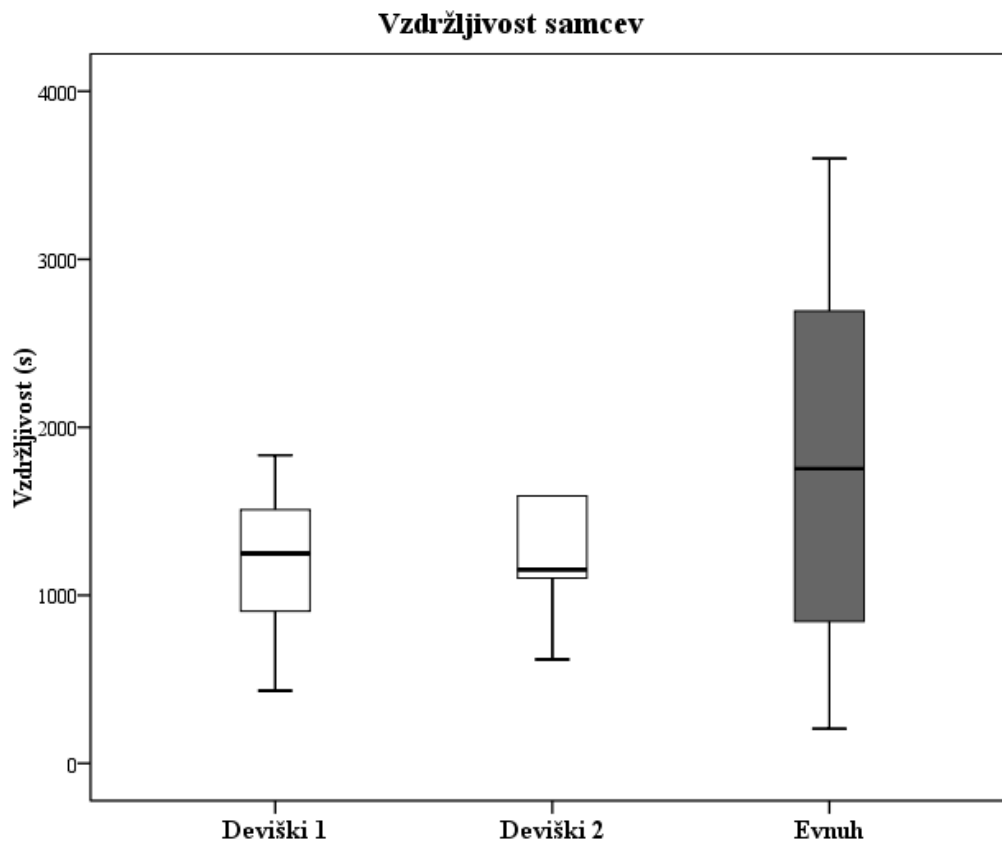
Pokazali smo, da se evnuhi zadržujejo statistično značilno bližje samici kot deviški samci (Tabela 1, Slika 8), poleg tega so statistično značilno bolj agresivni (Tabela 1, Slika 7). Deviški samec in evnuh se nista razlikovala po številu premikanja okončin, količini hoje, številu dotikanj samice in v pobegu od samca (Tabela 1).

V kontrolnem primeru se deviška samca po pričakovanjih nista vedenjsko razlikovala (po številu premikanja okončin, številu dotikanj samice, razdalji do samice in v pobegu od samca) z izjemo v hoji (Tabela 1).

2. Evnuhi so bolj vzdržljivi kot deviški samci.

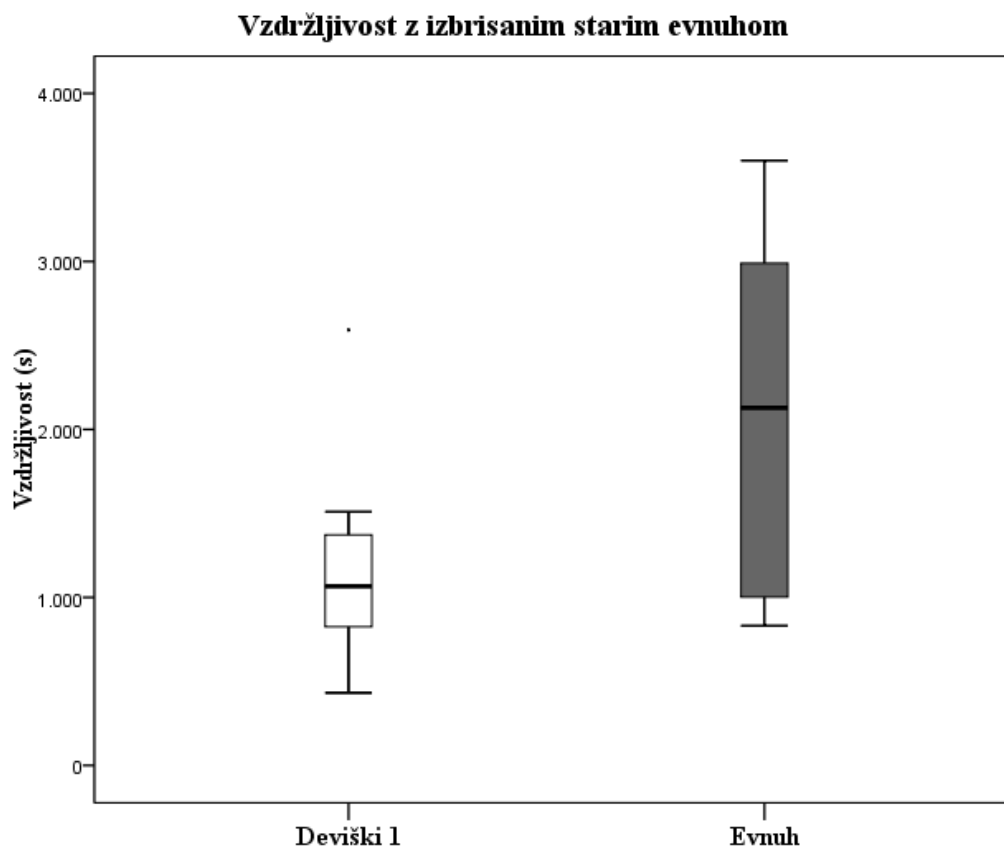
Vzdržljivost deviških samcev v času ostane nespremenjena (V 1, V 2:  $Z = -0,59$ ;  $N = 30$ ;  $p = 0,555$ ). Primerjali smo, ali se prvo izmerjena vzdržljivost deviškega samca (V 1) in drugo izmerjena vzdržljivost istega deviškega samca (V 2) razlikujeta.

Ko so samci postali evnuhi, se je njihova vzdržljivost povečala, vendar ne statistično značilno (V, E:  $Z = -1,718$ ;  $N = 9$ ;  $p = 0,086$ ).



Slika 9: Vzdržljivost (s) primerjalno med deviškimi samci in evnuhi. Evnuhi imajo višjo vzdržljivost kot deviški samci, vendar razlika ni statistično značilna.

Po tem, ko smo iz analize izločili starega evnuha (poskus vzdržljivosti opravljen 52 dni po parjenju) je vzdržljivost med deviškimi samci (V 1) in evnuhi značilno različna (V, E:  $Z = -2,521$ ;  $N = 8$ ,  $p = 0,012$ , Slika 9).



Slika 10: Vzdržljivost z izbranim starim evnuhom (s) primerjalno med deviškimi samci in evnuhom. Evnuhi imajo statistično signifikantno višjo vzdržljivost kot deviški samci.

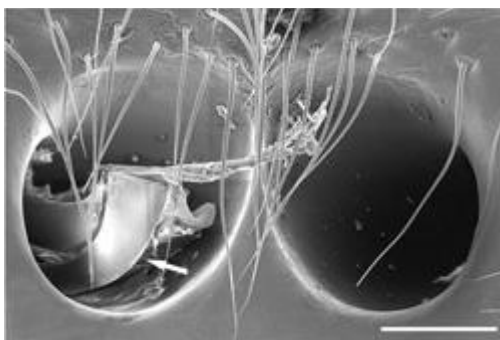
3. Zlomljen pedipalp znotraj samičine spolne odprtine onemogoča ponovno parjenje v začepljeno spolno odprtino.

Pri vseh opazovanih samicah (N = 23, 100 %) se samec ni ponovno paril z že začepljeno samico.

#### 4. Morfološki pregled genitalij

Pri vseh samicah (N = 21, 100 %), ki so se v poskusih parile s samci, so bili najdeni kopolatorni čepi (glej Sliko 11). Nobena od samic ni imela po več čepov v isti kopolatorni odprtini.





Slika 11: Epigina s kopulatornim čepom, označenim s puščico (na sliki levo) (Kuntner in sod., 2009b: 258).

## 5 RAZPRAVA

V magistrskem delu nas je zanimala spolna biologija vrste *H. multipuncta*, predvsem kakšni bi lahko bili ekološki in evlucijski razlogi za pojav evnuhov pri tej vrsti. Potrdili smo, da je pojav evnuhov pri *H. multipuncta* adaptiven, saj se z zlomom pedipalpa izognejo tekmovanju spermijev vsaj na tri načine, in sicer: 1) samci z odlomom pedipalpa začepijo samičine genitalije tako, da se njihovi tekmeči z »začepljeno samico« ne morejo več pariti; evnuhi so (2) bolj agresivni in imajo (3) večjo fizično vzdržljivost kot deviški samci, kar jim daje boljše možnosti za uspešno branjenje oplojene samice pred drugimi samci.

Glede na naše rezultate in opazovanja so spolno velikostno dimorfni pajki *H. multipuncta* monogamni/bigamni. Znotraj nefilidov so pretežno mono- ali bigamne tudi vse ostale vrste, za katere je značilno lomljenje celih pedipalпов; to sta obe vrsti rodu *Nephilengys*, vse vrste rodu *Nephilingis* in vrste rodu *Herennia*, kjer so opisani samci (Kuntner, 2005, 2007; Kuntner in sod., 2008; Kuntner in sod., 2009c).

Čeprav se v naravi samci zagotovo poslužujejo alternativnih načinov parjenja, npr. med zadnjo samičino levitvijo v odraslost, teh načinov v laboratorijskem okolju nismo (mogli) opazili. Večina samčevih strategij v tekmi samcev za spolno zrelo samico pa je verjetno tudi v naravnem okolju del neposrednega boja med samci, saj so le-ti podobnih velikosti in vedenjskih značilnosti.

Samci *H. multipuncta* med parjenjem zlomijo končni del pedipalpa (embolični konduktor) znotraj samičine odprtine, kasneje pa si poškodovani palp v celoti sami odgriznejo. Podoben primer »samosterilizacije« so pokazali pri pajku vrste *Caerostris darwini* (Gregorič in Cheng, neobjavljeno) in *Tidarren argo*, ki si sicer enega od palpov odgrizne pred kopulacijo (Knoflach in van Harten, 2001). Po drugi strani pajki *N. livida* in *N. malabarensis*, pri katerih so ravno tako prisotni evnuhi, samci odlomijo pedipalpe med samim parjenjem (Kuntner, 2007; Kralj-Fišer s sod. 2011; Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Cel pedipalp ostane v samici vsaj še štiri ure po parjenju in je viden na zunaj, notranji čep pa ostane dlje (Kuntner in sod., 2009; Kralj-Fišer in sod., 2011; Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Pri *N. malabarensis* so pokazali, da takšen odlomljen pedipalp služi za neprekinjen prenos sperme, čeprav je samec že fizično odstranjen (Li in sod., 2012), kar pri *H. multipuncta*, ki v samici zlomi samo del pedipalpa, vsekakor ni mogoče.

Medvrstno razliko v samem času in načinu lomljenja bi lahko razložili z razliko v stopnji spolnega kanibalizma. Pri *N. malabarensis* in *N. livida* (75 % in 83 %; Kralj-Fišer in sod., 2011; Kralj-Fišer in Kuntner, 2012) je spolni kanibalizem precej bolj pogost kot pri *H. multipuncta* (50 %, Kuntner in sod., 2009c). Zlom celega pedipalpa s še iztekajočo spermo (»hipoteza parjenja na daljavo«) in poskus izogiba spolnemu kanibalizmu je pri prvih dveh primerih lahko torej proti-adaptacija na samičin spolni kanibalizem, medtem ko morda pri slednji vrsti zaradi nižje stopnje kanibalizma selekcija ni izoblikovala tovrstne adaptacije. V tem primeru se je vsak tip vedenja evnuhov v evoluciji razvil posebej. Ker pa je *Herennia* sestrski rod rodu *Nephilengys*, ne pa tudi rodu *Nephilingis*, obstaja tudi alternativna razlaga. Alternativna razlaga je, da je bilo predniško vedenje vseh teh treh rodov neposredno lomljenje pedipalпов v samičino kopulatorno odprtino. Prednik rodu *Herennia* pa je to vedenje modificiral v kasnejše lomljenje celotnih pedipalпов.

Podobno kot pri vrsti *N. malabarensis* so se evnuhi pri *H. multipuncta* izkazali za agresivnejše pri obrambi samice od deviških samcev (Kralj-Fišer in sod., 2011). Ta rezultat je v skladu s teorijo iger, ki predvideva, da se samci s potencialno nižjo razmnoževalno vrednostjo borijo na vso moč, samci z visoko pričakovano razmnoževalno vrednostjo pa se borbi izogibajo (Enquist in Leimar, 1990). V našem primeru ima sterilen evnuh nično

razmnoževalno prihodnost, ki v boju proti deviškemu samcu nima kaj izgubiti in se zato bori na vso moč, da ohrani že vložen razmnoževalni potencial. Drugače povedano, evnuh brani drugim samcem, da bi se parili s samico, ki jo je oplodil. Podobne primere so pokazali tudi pri drugih vrstah, kjer so samci po parjenju sterilni; na primer pri *Nephila fenestrata* (Fromhage in Schneider, 2005a). Poleg višje agresivnosti se evnuhi *H. multipuncta* zadržujejo na mreži bližje samicam. To potrjuje domnevo, da evnuhi varujejo svoje samice pred drugimi samci, kar je poleg začepljenja način za prilastitev samice. Ta rezultat se sklada z opazovanji v naravi, kjer so opazili evnuhe *H. multipuncta* na samičinih mrežah (Robinson in Robinson, 1980; Kuntner, 2005) ali kar na samicah (Slika 3).

Evnuhi niso bili samo bolj agresivni, ampak so bili tudi fizično bolj vzdržljivi, kar jim dodatno omogoča bolj uspešno branjenje njihovih samic. Podobno kot pri vrsti *N. malabarensis* (Lee in sod., 2012), so bili evnuhi pri *H. multipuncta* bolj vzdržljivi. Razlog za boljšo vzdržljivost evnuhov lahko razložimo s tem, da so pedipalpi precej težki glede na telesno težo in lahko s tem, ko jih odstranijo, pridobijo na vzdržljivosti (Lee in sod., 2012). V pričujočem delu pedipalпов sicer nismo tehtali, ocenjujemo pa, da je pri *H. multipuncta* razmerje med velikostjo telesa in pedipalпов podobno kot pri *N. malabarensis*, kar pomeni, da palpa predstavljata približno 9 % celotne mase telesa (Lee in sod., 2012).

V prvotni analizi smo pokazali, da imajo evnuhi višjo vzdržljivost kot deviški samci, vendar ne statistično značilno. Statistično značilno razliko med deviškimi samci in evnuhi smo opazili po tem, ko smo iz analize izbrisali evnuha, ki se je paril 52 dni pred testom vzdržljivosti. Temu odstopanju od ostalih podatkov je zelo verjetno botrovala starost evnuhov, čeprav pri raziskavi, opravljeni na *N. malabarensis* ni bilo povezave med vzdržljivostjo in starostjo evnuha (Lee in sod., 2012).

Zastavlja se vprašanje, zakaj evnuhi pri *H. multipuncta*, ki učinkovito začepijo samico, agresivno branijo samico. Pri vrsti *N. livida*, ki imajo ravno tako učinkovite čepe, evnuhi svojih samic namreč niso branili (Kralj-Fišer in Kuntner, 2012). Samci *H. multipuncta* imajo embolične konduktorje podobne *N. malabarensis*; le-ti so tanki, dolgi in ukrivljeni, zato naj bi bili zato manj učinkoviti kot pri *N. livida*, ki imajo krajše in širše embolične konduktorje (Kuntner, 2005). Po morfološkem pregledu genitalij samic, ki so se parile,

lahko rečemo, da se najdeni čepi v genitalijah samic popolnoma ujemajo z odlomljenimi palpi samcev med opazovanji parjenj. Zato sklepamo, da so kljub obliki embolični konduktorji pri *H. multipuncta* verjetno učinkoviti kot čepi. Agresivnost evnuhov pri *H. multipuncta* kljub domnevno učinkovitemu čepljenju si razlagamo na dva načina. Morda samci s funkcionalnimi palpi, ki se sicer poskušajo pariti z začepjeno samico; 1) lahko samici po nekem času in poskusih odstranijo čep (Fromhage, 2011); 2) morda celo lahko prenesejo spermo v samico brez poškodb genitalij. Prvo možnost bi bilo vredno podrobneje raziskati, druga pa se nam ne zdi verjetna, saj pri samcu *H. multipuncta* nikoli nismo opazili napihnjene hematodohe, po kateri prepoznamo prenos sperme iz pedipalpa. Za raziskavo druge razlage bi lahko uporabili tehniko sterilnih samcev (npr. Schneider in sod., 2006) ali pa genetske raziskave starševstva.

Zanimivo opažanje, ki smo ga zasledili med paritvenimi poskusi je, da se samci po tem, ko so se parili z enim palpom, večkrat niso želeli še enkrat pariti z isto samico, čeprav smo jim dali več dni časa. Ker smo za poskuse potrebovali popolne evnuhe (samce brez obeh palpov), smo polevnuhe poskusili pariti še z drugimi, deviškimi samicami. S temi novimi samicami so se polevnuhi večinoma parili. Iz slednjega sklepamo, da samci *H. multipuncta* izbirajo samico in poskušajo število oplojenih samic povečati na dve. Tovrstna bigamna strategija je iz evlucijskega stališča vsekakor adaptivna, saj samci s takšno prilagoditvijo domnevno povečajo gensko variabilnost svojih potomcev.

Drugo zanimivo opažanje je bilo, da se samci *H. multipuncta* s Tajvana niso parili s samicami iz drugih lokalitet. Naša opažanja lahko pomenijo, da so pajki iz Tajvana druga vrsta; to bomo lahko potrdili ali ovrgli šele v nadaljnjih študijah. Ker so bili za naše vedenjske poskuse uporabljeni pajki iz različnih lokalitet, ni izključeno, da so uporabljene različne populacije pajkov vplivale na naše rezultate. Za prihodnje raziskave bi lahko uporabili isto populacijo *H. multipuncta* in tako ugotovili, ali so rezultati primerljivi z našimi oz. ali na rezultate vplivajo osebki z različnih populacij.

Spolni sistemi in paritvene strategije se v evoluciji, predvsem zaradi pritiska spolne selekcije ves čas spreminjajo. Kuntner in sod. (2009b, 2009c) so predlagali, kako je znotraj nefilidov potekala evolucija spolnih strategij in to je predvsem pod pritiskom »boja med

spoloma«. Pajki predniške skupine nefilidov – rod *Clitaetra* – so poligamni in imajo preprosta spolovila (Kuntner, 2006). Skupine, ki so se razvile kasneje, imajo kompleksnejša spolovila. Za večino le-teh je značilno, da samci s svojimi pedipalpi čepijo samice in so zato mono-/bigamni. Zaradi spolnih adaptacij samic, ki se samčevi monopolizaciji “želijo” izogniti, je čepljenje tekom evolucije postalo neučinkovito. Tako je v skupinah *Herennia*, *Nephilingis* in *Nephilengys* čepitev učinkovita, v evlucijsko mlajših skupinah nefilidov – v nekaterih vrstah iz rodu *Nephila* – pa je samica kljub čepom lahko poligamna, npr. *Nephila pilipes* (Kuntner in sod., 2009b). Glede na novo molekularno filogenijo nefilidov (Kuntner in sod., 2013) *Clitaetra* ni več bazalni takson, pač pa sta bazalna *Herennia* in *Nephilengys*. Še neobjavljeni novi testi kažejo, da se značilnost genitalne koevolucije ohrani, slika mono/poligamnosti pa postane kompleksnejša.

Čeprav poteka emaskulacija pri *H. multipuncta* drugače kot pri *N. malabarensis* in *N. livida*, čepi pri vseh bolj ali manj učinkovito preprečujejo samicam, da bi se ponovno parile. Pojav evnuhov je po vsej verjetnosti homologen vsem tem trem vrstam, a najdemo več podobnosti med *H. multipuncta* in *N. malabarensis*, kot pa med *N. malabarensis* in *N. livida*. Prihodnje raziskave bi lahko bile usmerjene v svojevrstne/posebne razlike v biologiji rodu *Nephilengys* in *Herennia*, da bi testirali homolognost ali konvergenco vedenj evnuhov.

V magistrskem delu smo raziskali spolno biologijo pajkov *Herennia multipuncta*. Ti pajki so spolno velikostno dimorfni, imajo kompleksna spolovila in spolne strategije, kot so čepitev samičinih genitalij z odlomom samčevih pedipalпов, spolni kanibalizem in čuvanje samice. Pojav evnuhov je adaptiven, saj je čepitev učinkovita; evnuhi pa so bolj agresivni in imajo višjo vzdržljivost kot deviški samci. Slednje prilagoditve jim dajejo večje možnosti za zmago tako na nivoju tekmovanja spermijev kot tekmovanja med samimi samci ter posledično uspešno prilastitvijo samice.

## 6 SKLEPI

Pri vrsti *Herennia multipuncta*:

- so evnuhi bolj agresivni od deviških samcev;
- so evnuhi bolj vzdržljivi kot deviški samci;
- zlomljen pedipalp znotraj samičine spolne odprtine onemogoča ponovno parjenje v začepljeno spolno odprtino.

## 7 POVZETEK

Razmnoževanje je osnovna lastnost živih organizmov. Pod pritiskom spolne selekcije so se razvile različne razmnoževalne strategije, najpogostejša v naravi pa je parjenje samca s čimveč samicami, le-te pa težijo k izbiri najkvalitetnejših samcev. Znotraj pajkov najdemo velik razpon spolnih strategij, zato veljajo za dobre modelne organizme za študij evolucije spolne biologije. V delu smo raziskovali spolno biologijo pajkov vrste *Herennia multipuncta*.

Podali smo pregled različnih razmnoževalnih strategij, kot so monogamija, poliandrija, poliginija ter razlikovalne, pogojne in alternativne paritvene strategije. Razlagamo tudi pojave, kot je samičina izbira, boj med spoloma, tekmovanje spermijev in tekmovanje samcev, s posebnim ozirom na teorijo iger. Ta teorija razlaga posebna pravila borbe med samci, ki so se razvila tekom evolucije. Predvideva, da je motivacija osebka za izražanje agresivnega vedenja v fizični borbi odvisna od lastnega pričakovanega razmnoževalnega potenciala, pomembnosti dobrine, za katero se bori, lastnih borilnih sposobnosti ter ocene borilnih sposobnosti tekmeca. Osrednja tema naše naloge je pokazati, ali je razmnoževalni potencial samca pomemben za izražanje agresije v borbi med samci.

Samci pajkov imajo namesto primarnih kopulatornih organov prilagojene parne pedipalpe za prenos sperme. Nekateri predstavniki družin nefilidov, krogličarjev in križevcev si poškodujejo te sekundarne genitalije (pedipalpe/palpe) in hkrati začepijo samičine spolne

odprtine z odlomljenimi deli. Pri večini vrst so samci s poškodovanimi ali z manjkajočimi palpi funkcionalno sterilni, zaradi tega so mono/bigamni. Ti kastrirani osebki nimajo nobenega razmnoževalnega potenciala več in se glede na teorijo iger lahko borijo na vse ali nič. Pajke, ki si sami odstranijo palpe, imenujemo evnuhi.

Evnuhi so sterilni in zato se postavlja več hipotez, zakaj se je tekom evolucije pojavil ta pojav. Prva govori o učinkovitosti čepov v samicah, ki preprečujejo njeno nadaljnje parjenje, druga o večji agresivnosti evnuhov do tekmecev ter tretja, da so evnuhi bolj vzdržljivi zaradi manjkajočega organa. Četrta hipoteza govori o parjenju na daljavo, kjer palp prenaša spermo v samico tudi po tem, ko je že odlomljen.

V nalogi smo testirali tri vprašanja oziroma tri hipoteze, in sicer:

- ali so evnuhi agresivnejši od deviških samcev?
- ali so evnuhi vzdržljivejši od deviških samcev?
- ali zlomljen palp v samičini spolni odprtini preprečuje ponovno parjenje?

Vprašanja smo testirali na pajku *Herennia multipuncta* iz družine nefilidov. Razširjena je v tropskem in subtropskem podnebjem Južne in Jugovzhodne Azije. Pri tej vrsti je prisoten precejšnji velikostni spolni dimorfizem, pogost je spolni kanibalizem, samci med parjenjem v samici zlomijo pedipalp in jo začepijo ter postanejo evnuhi. Po parjenju samci ostanejo na samičini mreži in jo varujejo pred drugimi samci. Zaradi slednjih lastnosti je vrsta primerna za raziskave spolne biologije. Za smernice smo se držali že opravljenih podobnih raziskav na drugih predstavnikih družine Nephilidae.

Vse pajke smo gojili v laboratoriju v kontroliranih pogojih. Poskusi za agresivnost evnuhov so potekali v steklenih okvirjih, kjer smo odrasli samici na mrežo dali evnuha in deviškega samca ter opazovali tekmovanje med njima. Za kontrolni poskus smo uporabili dva deviška samca. Test učinkovitosti čepov smo opravljali s samicami, ki so se že parile v obe kopolatorni odprtini ter opazovali, če se naslednji, deviški samci še vedno lahko pariyo z njimi. Za test vzdržljivosti smo primerjali vzdržljivost evnuha in deviškega samca. S

čopičem smo se samca dotaknili vsakič, ko se je ustavil. Poskus se je končal, ko se samec ni premaknil po treh zaporednih dotikih.

Rezultati so pokazali, da so evnuhi agresivnejši in tudi vzdržljivejši od deviških samcev. Učinkovitost čepov je bila 100 %. To pomeni, da se noben samec ni mogel pariti s samico, ki je imela začepljeni obe genitalni odprtini. Rezultati so bili pričakovani glede na predhodnje študije na drugih vrstah.

Opazili smo tudi pojav izbirčnosti samca po eni kopulaciji, t.j. takrat, ko ima na voljo samo še eno parjenje. Ta strategija, ki do sedaj še niso bila testirana pri pajkih, ki med parjenjem postanejo evnuhi, bi bila za samce adaptivna, saj bi bigamnost povečala genetsko variabilnost njihovih potomcev. Odkrili smo tudi, da se nekatere populacije *H. multipuncta* iz različnih lokacij niso hotele pariti med sabo, nadaljne raziskave pa bodo potrdile oz. ovrgle, ali gre morda za novo vrsto.



## 8 VIRI

- Agnarsson I. 2003. Spider webs as habitat patches-the distribution of kleptoparasites (Argyrodes, Theridiidae) among host webs (Nephila, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, 31: 344-349
- Agnarsson I. 2003. Phylogenetic placement of Echinotheridion (Araneae: Theridiidae) – do male sexual organ removal, emasculation, and sexual cannibalism in Echinotheridion and Tidarren represent evolutionary replicas? *Invertebrate Systematics*, 20: 415-429
- Aisenberg A., González M., Laborda A., Postiglioni R., Simó M. 2009. Reversed cannibalism, foraging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*, 37: 135-138
- Alcock J. 2005. *Animal Behaviour: An Evolutionary Approach*. Sunderland. Sinauer Associates: 596 str.
- Arnquist G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*, 393: 784-786
- Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299: 818-820
- Andrade M. C. B., Gu L., Stoltz J. A. 2005. Novel mate trait prolongs survival in suicidal mating. *Biology Letters*, 1: 276-279
- Bateman A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368
- Bean D., Cook J. M. 2001. Male mating tactics and lethal combat in the nonpollinating fig wasp *Sycoscapter australis*. *Animal Behaviour*, 62: 535-542

- Bel-Venner M. C., Dray S., Allaine D., Menu F., Venner S. 2008. Unexpected male choosines for mates in a spider. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 77-82
- Birkhead T. R., Møller A. P. 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. San Diego, Academic Press: 826 str.
- Birkhead T. R., Møller A. P., Sutherland W. J. 1993. Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs? *Journal of Theoretical Biology*, 161: 51-60
- Buskirk R. E., Frohlich C., Ross K. E. 1984. The natural selection of sexual cannibalism. *The American Naturalist*, 123: 612-625
- Calhim S., Lampe H. M., Slagsvold T., Birkhead T. R. 2009. Selection on sperm morphology under relaxed sperm competition in a wild passerine bird. *Biology Letters*, 51: 58-61
- Clutton-Brock, T. H., Harvey P. H. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, 67: 437-456
- Cross F. R., Jackson R. R., Pollard S. D. 2007. Male and female mate-choice decisions by *Evarcha culicivora*, an East African jumping spider. *Ethology*, 113: 901-908
- Danielson- François A., Hou C., Cole N., Tso I. M. 2012. Scramble competition for moulting females as a driving force for extreme male dwarfism in spiders. *Animal Behaviour*, 84, 4: 937-945
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species*. United Kingdom. John Murray: 502 str.
- Davies N. B., Halliday T. M. 1979. Competative mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Animal Behaviour*, 27: 1253-1267

- Davies N. B. 1983. Poliandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature*, 302: 334-336
- Downes J. A. 1978. Feeding and mating in insectivorous Ceratopogoninae (Diptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1-62
- Eberhard W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Cambridge. Harvard University Press: 244 str.
- Eberhard W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. New Jersey. Princeton University Press: 472 str.
- Eberhard W. G. 2004. Why study spider sex: Special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice. *Journal of Arachnology* 32: 545-556
- Eberhard W. G., Huber B. A. 2010. Spider genitalia: precise maneuvers with a numb structure in a complex lock. V: *Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Leonard J., Córdoba-Aguilar A. (eds.). Oxford. Oxford University Press, 552 str.
- Elgar M. A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. V: *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Elgar M. A., Crespi B. J. (eds.). Oxford. Oxford University Press, 376 str.
- Elgar M. A. 1998. Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids. V: *Sperm Competition and Sexual Selection*. Birkhead T. R., Moller A. P. (eds.). London. Academic Press, 783 str.
- Elgar M. A., Schneider J. M. 2004. Evolutionary significance of sexual cannibalism. *Advances in the Study of Behavior*, 34: 135-163

- Elgar M. A., Schneider J. M., Herberstein M. E. 2000. Female control of paternity in the sexual cannibalistic spider *Argiope keyserlingi*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 2439-2443
- Elias D. O., Botero C. A., Andrade M. C. B., Mason A. C., Kasumovic M. M. 2010. High resource valuation fuels »desperado« fighting tactics in female jumping spiders. *Behavioral Ecology*, 21: 868-875
- Emlen S. T., Oring L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223
- Endler J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton. Princeton University Press: 336 str.
- Enquist M., Leimar O. 1983. Evolution of fighting behavior: decision rules and the assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387-410
- Enquist M., Leimar O. 1987. Evolution of fighting behavior – the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127: 187-205
- Enquist M., Leimar O. 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour*, 39: 1-9
- Evans J. P., Magurran A. E. 2001. Patterns of sperm precedence and predictors of paternity in the Trinidadian guppy. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 719-724
- Foelix, R. F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford. Oxford University press: 400 str.
- Fromhage L. 2011. Mating unplugged: a model for the evolution of mating plug (dis-) placement. *Evolution*, 66: 31-39
- Fromhage L., Schneider J. M. 2005a. Virgin doves and mated hawks: contest behaviour in a spider. *Animal Behaviour*, 70: 1099-1104

- Fromhage L., Schneider J. M. 2005b. Safer sex with feeding females: sexual conflict in a cannibalistic spider. *Behavioral Ecology*, 16: 377-382
- Fromhage L., Schneider J. M. 2006. Emasculation to plug up females: the significance of pedipalp damage in *Nephila fenestrata*. *Behavioral Ecology*, 17: 353-357
- Fromhage L., Houston A. I., McNamara J. M. 2008. A model for the evolutionary maintenance of monogyny in spiders. *Journal of Theoretical Biology*, 250: 524-531
- Grasshoff M. 1975. Reconstruction of an evolutionary transformation – the copulatory organs of *Mangora* (Arachnida, Araneae, Araneidae). *Proceedings of the Sixth International Arachnological Congress*, 42: 273-284
- Gray E. M. 1997. Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour*, 53: 625-639
- Gross M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within species. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 92-98
- Hammer O. 1941. Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Videnskabelige Meddelser Dansk Naturhistorik Forening*, 105: 1-257
- Hellriegel B., Ward P. I. 1998. Complex female reproductive tract morphology: Its possible use in postcopulatory female choice. *Journal of Theoretical Biology*, 190: 179-186
- Higgins L. E. 1992. Developmental plasticity and fecundity in the orbweaving spider *Nephila clavipes*. *Journal of Arachnology*, 20: 94-106

- Higgins L. E. 1993. Constraints and plasticity in the development of juvenile *Nephila clavipes* in Mexico. *Journal of Arachnology*, 21: 107-119
- Higgins L. E. 2002. Female gigantism in a New Guinea population of the spider *Nephila maculata*. *Oikos*, 99: 377-385
- Homann H. 1935. Die Funktion des männlichen Spinnentasters im Versuch. *Zoologischer Anzeiger*, 109: 73
- Huber B. A. 2003. Rapid evolution and species-specificity of arthropod genitalia: fact or artifact? *Organisms Diversity and Evolution*, 3: 63-71
- Huber B. A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*, 80: 363-385
- Huntingford F. A., Turner A. K. 1987. *Animal Conflict*. London. Chapman and Hall: 448 str.
- Innocent T. M., Savage J., West S. A., Reece S. E. 2007. Lethal combat and sex ratio evolution in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 8: 709-715
- Innocent T. M., West S. A., Sanderson J. L., Hyrkkänen N., Reece S. E. 2011. Lethal combat over limited resources: testing the importance of competitors and kin. *Behavioral Ecology*, 22: 923-931
- Jackson R. R. 1982. The behavior of communicating in jumping spiders (Salticidae). V: *Spider communication: mechanisms and ecological significance*. Witt P., Rovner J. (eds.) Princeton, Princeton University Press
- Jackson R. R., Pollard S. D. 1990. Intraspecific interactions and the function of courtship in mygalomorph spiders: a study of *Porrhothele antipodiana* (Araneae, Hexathelidae) and a literature-review. *New Zealand Journal of Zoology*, 17: 499-526

- Jennions M. D., Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, 75: 21-64
- Kasumovic M. M., Andrade M. C. B. 2004. Discrimination of airborne pheromones by mate-searching male western black widow spiders (*Latrodectus hesperus*): species- and population-specific responses. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1027-1034
- Kasumovic M. M., Bruce M. B., Andrade M. C. B., Herbestein M. E. 2008. Spatial and temporal demographic variation drives within-season fluctuations in sexual selection. *Evolution*, 62: 2316-2325
- Kingsolver J. G., Hoekstra H. E., Hoekstra J. M., Berrigan D., Vignieri S. N., Hill C. E., Hoang A., Gibert P., Beerli P. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist*, 157: 245-261
- Knoflach B. 2002. Copulation and emasculation in *Echinotheridion gibberosum* (Kulczynski, 1899) (Araneae, Theridiidae). *European arachnology 2000*. Aarhus. Aarhus University Press: 358 str.
- Knoflach B., van Harten A. 2001. *Tidarren argo* sp. nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palp organ as a mating plug and sexual cannibalism. *Journal of Zoology*, 254: 449-459
- Knoflach B., van Harten A. 2006. The one-palped spider genera *Tidarren* and *Echinotheridion* in the Old World (Araneae, Theridiidae), with comparative remarks in *Tidarren* from America. *Journal of Natural History*, 40: 1483-1616
- Kokko H., Rankin D. J. 2006. Lonely harts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1466: 319-334

- Kralj-Fišer S., Kuntner M. 2012. Eunuchs as better fighters? *Naturwissenschaften*, 99: 95-101
- Kralj-Fišer S., Gregorič M., Zhang S. C., Li D., Kuntner M. 2011a. Eunuchs are better fighters. *Animal Behaviour*, 81: 933-939
- Kralj-Fišer S., Schneider J. M., Justinek Ž., Kalin S., Gregorič M., Kuntner M. 2011b. Mate quality, not aggressive spillover, explains sexual cannibalism in a size dimorphic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 145–151
- Kuntner M. 2005. A revision of *Herrenia* (Araneae: Nephilidae: Nephilinae), the Australasian »coin spiders«. *Invertebrate Systematics*, 19: 391-436
- Kuntner M. 2006. Phylogenetic systematics of the Gondwanan nephilid spider lineage Clitaetrinae (Araneae, Nephilidae). *Zoologica Scripta*, 35: 19-62
- Kuntner M. 2007. A monograph of *Nephilengys*, the pantropical »hermit spiders« (Araneae: Nephilidae: Nephilinae). *Systematic Entomology*, 32: 95-135
- Kuntner M., Agnarsson I. 2010. Web gigantism in Darwin's bark spider, a new species from Madagascar (Araneidae: Caerostris). *Journal of Arachnology*, 38: 346-356
- Kuntner M., Coddington J. A., Hormiga G. 2008. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*, 24: 147-217
- Kuntner M., Agnarsson I., Gregorič M. 2009a. Nephilid spider eunuch phenomenon induced by female or rival male aggressiveness. *Journal of Arachnology*, 37:266-271
- Kuntner M., Kralj-Fišer S., Schneider J. M., Li D. 2009b. Mate plugging via genital mutilation in nephilid spiders: an evolutionary hypothesis. *Journal of Zoology*, 277: 257-266



- Kuntner M., Coddington J. A., Schneider J. M. 2009c. Intersexual arms race? Genital coevolution in nephilid spiders (Araneae, Nephilidae). *Evolution*, 63: 1451-1463
- Kuntner, M., Gregorič, M., Zhang, S., Kralj-Fišer, S., Li, D. 2012. Mating plugs in polyandrous giants: Which sex produces them when how and why? *PLoS ONE* 7, 7: e40939
- Kuntner M., Arnedo M. A., Trontelj P., Lokovšek T., Agnarsson I. 2013. Towards a molecular phylogeny of nephilid spiders: Evolutionary history of a model lineage. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2013.06.008> (24. jul. 2013)
- Kurdziel J. P., Knowles L. L. 2002. The mechanisms of morph determination in the amphipod *Jassa*: implications for the evolution of alternative male phenotypes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269: 1749-1754
- Legrand R. S., Morse D. H. 2000. Factors driving extreme sexual size dimorphism of a sit-and-wait predator under low density. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 4: 643-664
- Li D., Oh J., Kralj-Fišer S., Kuntner M. 2012. Remote copulation: male adaptation to female cannibalism. *Biology Letters*, 1: 1-3
- Maynard Smith J., Price G. R. 1973. Logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15-18
- Maynard Smith J., Parker G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24: 159-157
- Michl G., Török J., Griffith S. C., Sheldon B. C. 2002. Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 5466-5470

- Miller J. A. 2007. Repeated evolution of male sacrifice behaviour in spiders correlated with genital mutilation. *Evolution*, 61: 1301-1315
- Moore J. C., Obbard D. J., Reuter C. West S. A., Ccook J. M. 2008. Fighting strategies in two species of fig wasp. *Animal Behaviour*, 76: 315-322
- Murray M. G., Gerrard R. 1985. Putting the challenge into resource exploitation – a model of contest competition. *Journal of Theoretical Biology*, 115: 367-389
- Noë R., Sluijter A. A. 1990. Reproductive tactics of male savanna baboons. *Behaviour*, 113: 117-170
- Parker G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews*, 45: 525-567
- Pizzari T., Birkhead T. R. 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, 405: 787-789
- Pizzari T., Birkhead T. R. 2002. The sexually-selected sperm hypothesis: sex-biased inheritance and sexual antagonism. *Biological Reviews*, 77: 183-209
- Platnick N. I. 2009. The world spider catalog, version 14.0 American museum of Natural History.  
<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html> (24. jul. 2013)
- Ramos M., Irschick D. J., Christenson T. E. 2004. Overcoming an evolutionary conflict: Removal of a reproductive organ greatly increases locomotor performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 4883-4887

- Ramos M., Coddington J. A., Christenson T. E., Irschick D. J. 2005. Have male and female genitalia coevolved? A phylogenetic analysis of genitalic morphology and sexual size dimorphism in web-building spiders (Araneae: Araneoidea). *Evolution*, 59: 1989-1999
- Reece S. E., Innocent T. M., West S. A. 2007. Lethal male-male combat in the parasitoid *Melittobia acasta*: are size and competitive environment important? *Animal Behaviour*, 74: 1163-1169
- Reinhold K. 2003. Influence of male relatedness on lethal combat in fig wasp: a theoretical analysis. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1171-1175
- Richman D. B., Jackson R. R. 1992. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 9, 2: 33-37
- Robinson M. H., 1982. Courtship and mating behaviour in spiders. *Annual Review of Entomology*, 27: 1-20
- Robinson M. H., Robinson B. 1978. The evolution of courtship systems in tropical araneid spiders. *Symposia of the Zoological Society of London*, 42: 17-29
- Robinson M. H., Robinson B. 1980. Comparative studies of the courtship and mating behaviour of tropical araneid spiders. *Pacific Insect Monographs*, 36: 35-218
- Roggenbuck H., Pekar S., Schneider J. M. 2011. Sexual cannibalism in the European garden spider *Araneus diadematus*: the role of female hunger and mate size dimorphism. *Animal Behaviour*, 81: 749-755
- Sato T. 1994. Active accumulation of spawning substrate: A determinant of extreme polygyny in a shell-brooding cichlid fish. *Animal Behaviour*, 48: 669-678
- Schneider J. M., Lubin Y. 1998. Intersexual conflict in spider. *Oikos*, 83: 496-506

- Schneider J. M., Herberstein M. E., De Crespigny F. C., Ramamurthy S., Elgar M. A. 2000. Sperm competition and small size advantage for males of the golden orb web spider *Nephila edulis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 6: 939-946
- Schneider J. M., Gilberg S., Fromhage L., Uhl G. 2006. Sexual conflict over copulation duration in a cannibalistic spider. *Animal Behaviour*, 71, 4: 781-788
- Schneider J. M., Lesmono K. 2009. Courtship raises male fertilization success through post-mating sexual selection in spider. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 3105-3111
- Schneider J., Fromhage L. 2010. Monogynous mating strategies in spiders. V: *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Kappeler P. (ed.). Göttingen. University of Göttingen: 707 str.
- Schneider J., Andrade M. C. B. 2011. *Mating Behaviour and Sexual Selection*. V: *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*. Herberstein M. E. (ed.). Cambridge. Cambridge University Press. 391 str.
- Schultz D., Taborsky M. 2005. Mate choice and sexual conflict in the size dimorphic water spider *Argyroneta aquatica* (Araneae, Argyronetidae). *Journal of Arachnology*, 33: 767-775
- Shuster S. M. 1989. Male alternative reproductive strategies in a marine isopod crustacean (*Paracerceis sculpta*): the use of genetic markers to measure differences in the fertilization success among alpha, beta, and gamma-males. *Evolution*, 43: 1683-1689
- Shuster S. M., Sassaman C. A. 1997. Genetic interaction between male mating strategy and sex ratio in a marine isopod. *Nature*, 338: 373-377
- Shuster S. M., Wade M. J. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350: 608-610

- Simmons L. W. 2001. Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects. New Jersey. Princeton University Press: 448 str.
- Stockley P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 154–159
- Stoltz J. A., Elias D. O., Andrade M. C. B. 2008. Females reward courtship by competing males in a cannibalistic spider. *Behavioral Ecology*, 62: 689-697
- Stoltz J. A., Elias D. O., Andrade M. C. B. 2009. Male courtship effort determines female response to competing rivals in redback spiders. *Animal Behaviour*, 77: 79-85
- Thornhill R. 1983. Cryptic Female Choice and Its Implications in the Scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *The American Naturalist*, 122: 765-788
- Tregenza T., Wedell N. 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, 415: 71-3
- Trivers R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. V: Sexual selection and the Descent of Man. Campbell B (ed.). str. 136-179
- Uhl G., Nessler S., Schneider J. 2010. Securing paternity in spiders? A review on occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation. *Genetica*, 138: 75-104
- Waage J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer. *Science*, 203: 916-918
- Wagner R. H. 1992. Mate guarding by monogamous female razorbills. *Animal Behaviour*, 44: 533-538

- Weiss I. 1982. Konstruktions- und Funktionsanalyse der Kopulationsorgane von *Zodariion aurorae* n. sp. aus Rumänien (Arachnida, Araneae, Nesticidae). *Reichenbachia*, 20: 77-83
- Welke K., Schneider J. M. 2009. Inbreeding avoidance through cryptic female choice in the cannibalistic orb-web spider *Argiope lobata*. *Behavioral Ecology*, 20, 5: 1056-1062
- West S. A., Murray M. G., Machado C. A., Griffin A. S., Herre E. A. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, 409: 510-513
- West S. A., Pen I., Griffin A. S. 2002. Conflict and cooperation – cooperation and competition between relatives. *Science*, 296: 72-75
- Wickler W., Seibt U. 1981. Monogamy in Crustacea and man. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57: 215-234
- Wikelski M., Baurle S. 1996. Pre-copulatory ejaculation solves time constraints during copulations in marine iguanas. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 439-444
- Wilder S. M., Rypstra A. L. 2008. Sexual size dimorphism mediates the occurrence of state-dependent sexual cannibalism in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 76: 447-454
- Wilmer J. W., Allen P. J., Pomeroy S. D., Twiss S. D., Amos W. 1999. Where have all the fathers gone? An extensive microsatellite analysis of paternity in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Molecular Ecology*, 8: 1417-1429
- Zeh J. A., Zeh D. W. 1996. The evolution of polyandry I: Intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1711-1717

Zeh J. A., Zeh D. W. 1997. The evolution of polyandry II: Post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264: 69-75

## ZAHVALA

Največja zahvala gre najboljši somentorici na celem svetu Simoni Kralj Fišer. Hvala ti za vsa usmerjanja, nasvete in pomoč pri pisanju magistrske naloge ter zmagovalnega posterja. Brez tebe mi nikoli ne bi (tako dobro) uspelo!

Zahvaljujem se mentorju Matjažu Kuntnerju, ki mi je omogočil opravljanje magistrskega dela in poskrbel za vedno dobro vzdušje. Hvala za vsa povabila na piknike in lep občutek sprejetosti v tvoj team.

Zahvala gre vsem, ki so mi pomagali skrbeti za pajke: Tjaši Lokovšek, Tatjani Čelik, Klavdiji Šuen in Rebeki Šiling. Brez vas bi bili vsi pajki mrtvi, še preden bi lahko naredila kakršenkoli poskus.

Recenzentu Cenetu Fišerju ter predsedniku komisije za zagovor, Roku Kostanjšku se zahvaljujem za vse popravke in komentarje, ki so magistrsko delo izboljšali tako strokovno kot slovnično.

Zahvala gre tudi mojim sošolcem in sošolkam ter Društvu študentov biologije za lepe biološke trenutke na terenskih dneh, ki jih nikdar ne pozabim.

Za konec pa najlepše zahvale. Zahvalila bi se moji mami in atiju za dobro vzgojo, vso čustveno in finančno podporo in ljubezen. Hvala Roku, ker je tako dober mlajši bratec. Hvala tudi mojima drugima staršema – mami in atu, za vso ljubezen in podporo.

Hvala vam, da ste poleg družine tudi moji najboljši prijatelji in zaupniki.

Čisto na koncu pa bi se zahvalila mojemu Klemnu, ki ni nikoli obupal nad mano (za kar mu bom večno hvaležna). Hvala, ker verjameš vame kot nihče drug in ker si moj najboljši prijatelj. Ljubim te!



## PRILOGE

Priloga A: Test boljšega borca

### TEST BOLJŠEGA BORCA

Datum:

	Samec 1:	Samec 2:	Samica:
Starost			
Teža			
Spolni status			

Čas [min]	Samec 1	Samec 2	Samica
0 - 1			
1 -2			
2 -3			
3 -4			
4 -5			
5 -6			
6 -7			
7 -8			
8 -9			
9 -10			
10 -11			
11 -12			
12 -13			
13 -14			
14 -15			
15 -16			
16 -17			
17 -18			
18 -19			
19 -20			
20 -21			
21 -22			
22 -23			
23 -24			
24 -25			
25 -26			
26 -27			
27 -28			
28 -29			
29 -30			

Pobudnik prvega napada:  
Komentarji:

Zmagovalec: