

Samci vracejí úder: sexuální kanibalismus naruby

Život pavoučího samce není vůbec jednoduchý. Jen co jedinec tohoto pohlaví prodělá poslední svlek (ekdyzi) a stane se dospělým samcem, jeho životní styl a poslání se zcela změní. Zatímco v předchozích stupních vývoje bylo hlavním cílem obstarat dostatek potravy, úkolem dospělého samce je najít samici a přesvědčit ji k páření. A to není snadné. Samice bývají méně pohyblivé a jejich vyhledávání je mnohdy spojeno se sníženým příjmem potravy (především u samců síťových pavouků, kteří v dospělosti nestavějí sítě), a také se zvýšeným rizikem predace. Nejen u pavouků, ale u většiny živočichů se dvěma rozdílnými pohlavími navíc nalezením samice „boj“ zdaleka nekončí. Zájmy samce a samice se totiž zpravidla liší. To vychází z anizogamie, tedy tvorby pohlavních buněk o nestejném počtu a rozdílné kvalitě. Zatímco drobné samčí spermie jsou produkovány ve více než dostatečném množství, samičí vajíčka jsou nutričně bohatá, a proto nákladná na produkci. Samice, které disponují pouze omezeným množstvím vajíček, bývají obecně vybíravé, pasivní a ochotné pářit se jen s malým počtem kvalitních samců. Oproti tomu samci produkující miliony spermií bývají nevybíraví a aktivně se snaží spářit s co nejvíce samicemi.

Protože samice pavouků produkují vajíčka bohatá živinami, jsou zpravidla tělesně větší a jejich hlavní činností je lov potravy. Samci tedy čelí nebezpečí, že namísto kýžené kopulace je samice zabije a zkonsumuje. Proto se jí snaží přesvědčit, že poslouží lépe jako sexuální partneři než jako potrava. Sexuální kanibalismus, jakkoli podivný se nám může zdát, však není chování nepřírozené a bývá výhodnou samičí strategií. Existuje hned několik teorií, jež vysvětlují evoluci a existenci kanibalismu. Dvojice vědců, Jonathan A. Newman a Mark A. Elgar, navrhla tzv. ekonomický model pro vysvětlení kanibalismu a jeho frekvence (1991). Tento model považuje kanibalismus mezi pohlavními partnery za výsledek ekonomického rozhodování samice. Je-li dostatečně nasycená, je pro ni výhodné pářit se, trpí-li však nedostatkem potravy, je pro ni lepší toto období překlenout tak, že svůj jídelníček obohatí právě o samce. Další teorie byla rovněž navržena M. A. Elgarem, který společně s Davidem R. Nashem označil sexuální kanibalismus za odpověď samice na různě kvalitní samce (1988). Namlouvá-li si samici kvalitní potenciální partner, jehož geny by bylo výhodné spojit s těmi samičími při tvorbě potomstva, samice získá, když se spáří s ním. Nabízí-li se však málo kvalitní samec a samice ho shledá nevhodným k páření, může jí naservírovaný jedinec posloužit alespoň jako potrava. Samičí útok na samce ale nemusí být vždy výhodný. Pokud útočí na všechny samce, kteří o ni usilují, logicky nedojde k žádné kopulaci, a tím pádem není schopna vyprodukovat žádné potomstvo. Případ takového kanibalismu uveřejnili švédští

biologové Göran Arnqvist a Stefan Henriksson (1997), kteří studovali chování pavouka lovcíka mokřadního (*Dolomedes plantarius*). Jejich pozorování odhalilo, že některé samice opravdu zabijí všechny své potenciální partnery, aniž by došlo k páření, a tudíž zůstávají bez potomstva. Dvojice vědců tento případ vysvětlila pomocí teorie agresivního přesahu, která popisuje kanibalismus jako nevýhodné chování, výsledek přílišné agresivity některých dospělých samic. Tato agresivita je zpravidla výhodná pro nedospělé jedince, neboť útočí častěji a zabijí a zkonsumují více potravy. Některé dospělé samice jsou však



příliš agresivní i po posledním svleku a útočí prakticky na vše, co se k nim přiblíží.

Ačkoli se role oběti a útočnicka (či přesněji řečeno útočnice) zdají být pevně dané a v drtivé většině případů sexuálního kanibalismu padá za oběť samec, existují i výjimky. U několika druhů pavouků (a tří druhů koryšů) byl zaznamenán tzv. reverzní sexuální kanibalismus, což je velmi vzácný fenomén kanibalistického útoku samce na samici. Pokud se klasický sexuální kanibalismus zdál nelogický, ten reverzní působí jako vyložené absurdní chování. Co může být jeho příčinou? Právě tuto otázku jsme se snažili zodpovědět studii reprodukčního chování pavouka mikarie pospolité (*Micaria sociabilis*, obr. 1).

Reverzní sexuální kanibalismus u mikarie pospolité

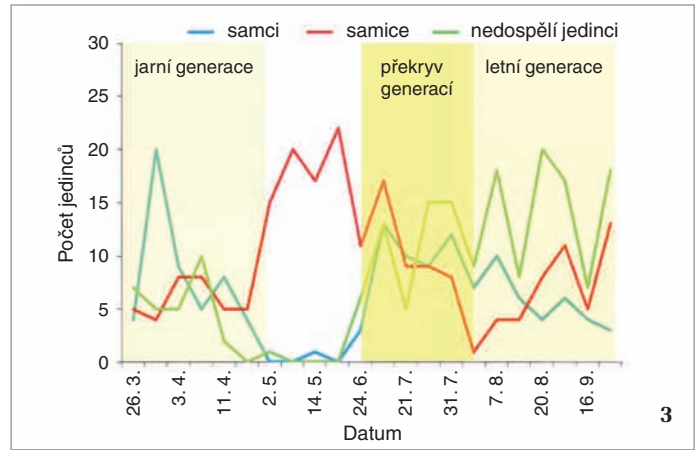
Mikarie pospolitá je drobný druh pavouka z čeledi skálovkovitých (*Gnaphosidae*). Vyskytuje se u nás na jihu Moravy a způsobem života je úzce vázána na přítomnost mravence lužního (*Liometopum microcephalum*, viz také Živa 2014, 5: 230–233). Mikarie tento druh mravence napodobuje (obr. 2), což jí přináší ochranu před predátory orientujícími se pomocí zraku. Mravenci jsou totiž často nebezpečnou či nechutnou kořistí, a proto se jim (a živočichům, kteří vypadají podobně) mnozí predátoři vyhýbají. Tato Batesovy mimikry, při nichž druhy nejedovaté nebo neškodné napodobují druhy jedovaté či nebezpečné, se u druhů rodu mikarie, ale i jiných rodů pavouků objevují poměrně často.

I když u většiny druhů pavouků jsou samice větší než samci, u námi studované mikarie dosahují samci v průměru velikostí větších než samice. U tohoto druhu bylo také pozorováno nezvyklé samčí chování – nejenže se samci neobtěžují s namlouvami tolik typickými pro mnohé druhy pavouků, v některých případech dokonce napadají samice, zabíjejí je a konzumují. Vysvětlení tohoto chování je obtížné, protože na první pohled odporuje konceptu nevybíravých samců. Zde však musíme dodat, že navzdory teorii samci mnoha živočišných druhů mohou být stejně vybíraví jako samice a někdy se jejich role úplně obrátí – jsou to samice, které si namlouvají samce. Samčí vybíravost můžeme očekávat za určitých podmínek. Tou první je situace, kdy samec investuje do svého potomstva více než jen předání spermií. Na takový případ upozornili uruguayští vědci v čele s Anitou Aisenbergovou (2011), kteří zkoumali chování jihoamerického slídačka *Allocosa brasiliensis*. Samci tohoto druhu pavouka hloubí nory a po páření je přenechávají samicím, které tak mohou vychovávat potomky v bezpečí. Díky jejich otcovské investici samice své potenciální partnery aktivně vyhledávají a samci si samice vybírají. Podobná investice ze strany samců se však u pavouků vyskytuje poměrně vzácně, oproti tomu samčí vybíravost nikoli. K vysvětlení ale postačí jednoduché počty. Pokud je jedno pohlaví početnější než druhé, to vzácnější si může dovolit být vybíravé,

1 Mikarie pospolitá (*Micaria sociabilis*) na kmeni dubu. Foto R. Šich



2



3

neboť má dostatek možností. Jestliže jsou tedy samci méně početní než samice, často se setkáváme s vybíravostí z jejich strany. Nicméně i tehdy, když se počty pohlaví podobají, samci mohou být vybíraví, a to proto, že se dostupné samice výrazně liší kvalitou. U pavouků představuje důležitý faktor např. historie páření, tedy zda se samice již spářila nebo ne. U mnoha druhů pavouků totiž stavba pohlavních orgánů samice favorizuje spermie toho samce, který s ní kopuloval jako první. Nespárené samice pak bývají preferovány oproti těm, které již nesou spermie jiných samců, čímž se samci vyhýbají konkurenci spermií v pohlavním traktu samice. Jiným ukazatelem kvality může být velikost těla, která přímo souvisí s plodností, větší samice tak mohou být pro samce atraktivnější než ty malé.

Právě samčí vybíravost jsme testovali jako vysvětlení reverzního sexuálního kanibalismu u studovaného druhu mikarie. Za ukazatele samičí kvality jsme zvolili velikost těla, věk a historii páření. Experimenty s živými pavouky během tří let nám odhalily, že navzdory očekávání samci přednostně nezabíjejí malé nebo již spárené samice. Důležitým faktorem se ukázalo stáří samice. U mikarie pospolitě se během jednoho roku můžeme setkat se dvěma generacemi – jarní a letní (obr. 3). Jako u většiny druhů pavouků mírného pásu samci dospívají (a také hynou) dříve než samice. Konkrétně u mikarie samci jarní generace dospívají v průběhu března, samice o několik týdnů později. Poté dochází k páření, v květnu samci hynou a spárené samice kladou kokony. Z nich se záhy líhne letní generace, jejíž příslušníci dospívají v průběhu července (samci) a v srpnu (obě pohlaví, ale především samice). Generace však nejsou striktně odděleny a samice jarní generace často přežívají několik měsíců – v červenci se pak setkávají s mladými samci z letní generace. Právě v tomto období jsme zaznamenali největší výskyt reverzního sexuálního kanibalismu a jeho nárůst napovídá, že samci přednostně útočí na staré samice. Zabíjení se nejeví tak absurdní – samci zabíjejí takové samice, které již s nejvyšší pravděpodobností nakladly kokony, a ačkoli nevíme, zda jsou schopny naklást další a vyprodukovat životaschopné potomstvo, jejich očekávaná životnost je jistě nižší než u mladých samic z letní generace.

Samčí vybíravost samotná však nevysvětluje fenomén reverzního sexuálního



4

kanibalismu beze zbytku – proč samci staré samice zabíjejí, místo aby je jednoduše ignorovali? Abychom odpověděli na tuto otázku, museli jsme opět sáhnout po hypotéze vysvětlující klasický sexuální kanibalismus. Jak již bylo zmíněno, jedna z hypotéz považuje sexuální kanibalismus za výsledek ekonomického rozhodování – samice se chová kanibalisticky tehdy, je-li v okolí nedostatek potravy, ale dostatek samců. Abychom zjistili, zda toto pravidlo platí i pro kanibalistické samce, v průběhu dvou let jsme v terénu zaznamenávali počty dospělých jedinců obou pohlaví, a také potravní nabídku a její změny během roku. Dospělé samce a samice odchycené v terénu jsme následně v laboratoři náhodně spárovali, abychom zjistili frekvenci kanibalismu v daném období. Data nasbíraná za tři roky odhalila, že samci z letní generace, kteří jsou mnohem kanibalističtější než samci z generace jarní, čelí po posledním svleku do dospělosti prudkému poklesu potravní nabídky. Protože tento pokles odpovídá období zvýšeného výskytu kanibalismu, předpokládáme, že se vyrovnávají s nedostatkem potravy zabíjením a konzumací méně kvalitních samic. Porovnání dat za čtyři roky však ukázalo, že frekvence kanibalismu není každý rok stejná, ale závisí na aktuálním poměru pohlaví v daném období. Je-li samic výrazně více než samců (až dvakrát tolik), reverzní sexuální kanibalismus se v době překryvu generací vyskytuje velice často. V letech, v nichž jsme zaznamenali vyrovnané počty samců a samic, byla jeho frekvence zanedbatelná.

Ačkoli byl dosud reverzní sexuální kanibalismus pozorován jen vzácně, zmínky

2 Mikarie pospolitá (vpravo) a její model mravenec lužní (*Liometopum microcephalum*). Foto S. Pekár

3 Fenologie mikarie pospolitě během roku. V období překryvu generací se staré samice z jarní generace setkávají s mladými samci z letní generace. Více v textu. Upraveno podle: L. Sentenská a S. Pekár (2013)

4 Samec mikarie kmenové (*M. subopaca*) při kanibalistickém útoku na samici. Foto R. Šich

o něm budou s největší pravděpodobností přibývat. Podmínkou pro výskyt tohoto chování bude velikost samců, kteří musejí dosahovat stejné nebo větší velikosti než samice. To je případ vodoucha stříbřitého (*Argyroneta aquatica*), jediného druhu pavouka trvale žijícího pod vodou. Samci jsou více pohybliví než samice a větší tělní rozměry jim poskytují pod vodou výhodu. U tohoto druhu byl reverzní sexuální kanibalismus opravdu zaznamenán, dosud ale není jasné, co je jeho příčinou. Útok samce na samici byl rovněž pozorován u jiného druhu mikarie, m. kmenové (*M. subopaca*, obr. 4), avšak biologií tohoto druhu zatím nikdo podrobně nezkoumal. Mimo tělní rozměry však bude výskyt reverzního sexuálního kanibalismu determinován především biologií a chováním druhu. Významná otcovská investice popsaná např. u zmíněného slíďáka *A. brasiliensis* může být považována za vysvětlení extrémní samčí vybíravosti, jež vede k zabíjení některých samic. U tohoto druhu jsou samci opravdu kanibalističtí a zabíjejí již spárené samice. I bez samčí investice však můžeme očekávat výskyt reverzního sexuálního kanibalismu u druhů s méně početnými samci, různě kvalitními samicemi a pokud během života zažívají výkyvy potravní nabídky, jako jsme sledovali právě u mikarie pospolitě.

Naše studie tedy napovídá, že reverzní sexuální kanibalismus u mikarie pospolitě není abnormálním chováním, ale představuje výhodnou strategii, která se však uplatňuje tehdy, je-li samic dostatek, a je namířena pouze ke starým samicím. Naše výsledky tak představují výraznou odchylku od klasické představy o nevybíravých snaživých samcích a ukazují, že i oni si mohou své partnerky vybírat, byť poněkud nevybíravým způsobem.

Citovanou literaturu najdete na webové stránce Živý.