

TERESA NAPIÓRKOWSKA

*Zakład Zoologii Bezkręgowców  
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska  
Uniwersytet Mikołaja Kopernika  
Lwowska 1. 87-100 Toruń  
E-mail: tnapior@umk.pl*

## WYBRANE ASPEKTY STRATEGII ROZRODCZEJ PAJĄKÓW – POLIANDRIA

### WSTĘP

Tradycyjnie wyróżnia się pięć systemów rozrodczych zwierząt: monogamię, poligamię, poliandrię, poligynandrię i promiskuityzm. Wcześniej sądzono, że samice są przede wszystkim monogamiczne (ANDERSSON 1994), lecz ostatnie badania sugerują, że ścisła monogamia jest zadziwiająco rzadka (EBERHARD 1996). Obserwacje strategii rozrodczych zwierząt w środowisku naturalnym wskazują, że w wielu taksonach zwierząt samice mogą kopulować wielokrotnie z różnymi samcami, a więc wykazują zachowania poliandryczne (ARNQVIST i NILSSON 2000). Potwierdzeniem tej szeroko rozpowszechnionej taktyki stosowanej przez samice są badania laboratoryjne, w których różnymi metodami testuje się szeroki wachlarz stawianych hipotez (ARNQVIST i NILSSON 2000). Mają one na celu wyjaśnienie, dlaczego dobór naturalny powinien faworyzować poliandrię. Przetestowano wiele hipotez (ZEH i ZEH 2001), które opierają się głównie na korzyściach bezpośrednich (materialnych) i pośrednich (genetycznych) płynących z wielokrotnych kopulacji i to one pełniłyby główną rolę w ewolucji i utrzymaniu poliandrii (TUNI i współaut. 2013). Uzyskiwane korzyści materialne są często oczywiste, natomiast korzyści genetyczne były i wciąż jeszcze podlegają dyskusji (ZEH i ZEH 2001). Poliandria może rozwijać się wyłącznie jako rezultat selekcji samców, które dążą do zwiększenia swojego sukcesu reprodukcyjnego, a więc swojego dopasowania, poprzez zmuszanie samic czy manipulowanie ich behawiorem, aby kopulo-

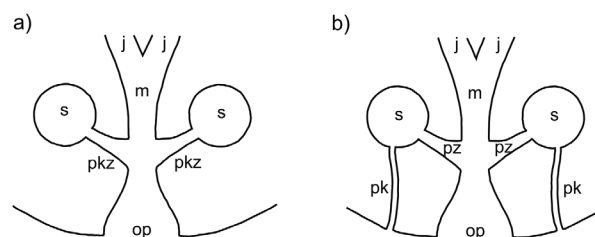
wały wbrew swoim interesom. Nawet kiedy poliandria jest korzystna dla samic, samce będą wywierały nacisk, aby zwiększyć stopień kopulacji samicy powyżej jej optimum, tym samym stwarzając pole do rozwinięcia konfliktu interesów między płciami, który może przybierać różną postać (ARNQVIST i NILSSON 2000). Ponieważ samice i samce często stają w obliczu ograniczonej liczby partnerów, taki konflikt jest nieunikniony, co generuje swoisty „wyścig zbrojeń”, w którym w jakimś punkcie zarówno jedna płeć jak i druga mogą uzyskiwać przewagę (ARNQVIST i ROWE 2005). W ramach tego konfliktu zostają uruchomione różnorodne mechanizmy, doprowadzające do wykształcenia się i utrwalenia odpowiednich zachowań kopulacyjnych partnerów. Dotyczy to również struktur rozrodczych, których budowa będzie gwarantowała odniesienie sukcesu rozrodczego. Niewątpliwie, poliandria jest aktywną strategią kopulacyjną samic, która pozwala im wykorzystać różnorodne mechanizmy kopulacyjne i postkopulacyjne, aby zminimalizować ryzyko i koszty wynikające z wielokrotnych kopulacji (ZEH i ZEH 2001).

### PAJĄKI JAKO DOSKONAŁY MODEL DO BADAŃ NAD POLIANDRIĄ

Na pająkach wykonano wiele prac eksperymentalnych dotyczących różnych aspektów zachowań poliandrycznych, przy czym szczególną uwagę zwraca się na strukturę ich sparowanych narządów kopulacyjnych, bowiem są one unikalne w świecie zwierząt. Charakterystyczną cechą pajęczych męskich

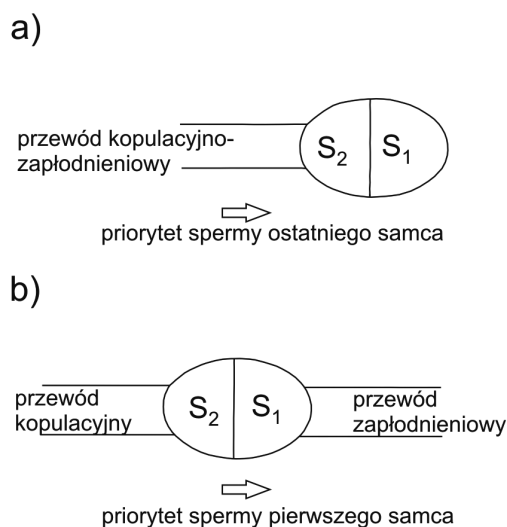
narządów kopulacyjnych jest brak łączności z układem rozrodczym. Znajdują się one na ostatnich, znacznie zmienionych członach nogogłaszczków, które służą samcom do transferu spermy. Na stopie tych odnóży, w specjalnym zagłębieniu zwanym cymbium, osadzony jest bulbus o złożonej, czasami bardzo skomplikowanej budowie. Ściany tego organu składają się z twardych, zesklerotyzowanych części oraz z elastycznych zbiorników. W jego wnętrzu znajduje się kanał napełniany spermą przed kopulacją. Kończy się on na szczycie wyrostka zwanego embolusem, który działa jak igła strzykawki. Embolus może być krótki, sztyletowaty, hakowaty, spiralnie zwinięty, bądź też bardzo długi, przewyższający nawet długość ciała samca. Jego długość jest skorelowana z długością kanałów inseminacyjnych samicy i pasuje tylko i wyłącznie do narządów samicy tego samego gatunku, jak „klucz do zamka”. Oczywiście, budowa aparatów kopulacyjnych jest niezmiernie zróżnicowana, ale znacznie prostszej budowy są aparaty samców pajaków zaliczanych do grupy Haplogyne i Mygalomorphae, choć zdarzają się też i wyjątki (FOELIX 1996, ŻABKA 2013).

Żeńskim narządem kopulacyjnym jest zesklerotyzowana płytka płciowa, tzw. epigyne, która znajduje się po brzusznej stronie odwłoka, bezpośrednio przed fałdem epigastralnym. W niej znajdują się spermateki jedno- lub wielokomorowe, z uchyłkami lub bez, w których gromadzony jest ejakulat partnerów. Ponieważ masy spermy przechowywane są w nich nawet przez dłuższy czas zanim zostaną użyte do zapłodnienia jaj, ważnym elementem ich budowy są gruczoły dodatkowe, w których produkowane są wydzieliny odżywiające plemniki i rozpuszczające ich otoczkę, przez co uzyskują one ruchliwość. Substancje te pełnią również funkcję feromonów (ŻABKA 2013). Na płytkach płciowych, poza spermatekami, znajdują się kanały inseminacyjne, kanały zapłodnieniowe i otwory kopulacyjne. Wyróżnia się dwa modele płytek płciowych, co między innymi stanowiło podstawę do podziału pajaków na dwie grupy: Haplogyne i Entelegyne (Ryc. 1). Jednak nawet wśród tych grup budowa płytek płciowych jest bardzo zróżnicowana. UHL (2002) na podstawie obserwacji dwóch gatunków pajaków z Haplogyne (*Pholcus phalangoides* i *Dysdera erythrina*) oraz dwóch gatunków z Entelegyne (*Nephila clavipes* i *Pityohyphantes phrygionus*) doszła do konkluzji, że model epigyne jest zróżnicowany nawet wśród rodzin, co może mieć implikacje do wzorca użycia spermy przez samice i warunkować priorytet spermy. Niewątpliwie, u Entelegyne występują spermateki bardziej skompliko-



Ryc. 1. Budowa płytki płciowej Haplogyne (a) i Entelegyne (b): j – jajowód, m – macica, op – otwór płciowy, pk – przewód kopulacyjny, pz – przewód zapłodnieniowy, pkz – przewód kopulacyjno-zapłodnieniowy, s – spermateka (wg UHL i współaut. 2010; zmienione).

wane typu „conduit”, tzn. z każdą spermateką są związane dwa oddzielne przewody: kopulacyjny i zapłodnieniowy, i to pozwala spermie z pierwszej kopulacji na zajęcie najlepszego miejsca, czyli blisko przewodu zapłodnieniowego. Zatem, jak można przypuszczać, ta właśnie sperma jako pierwsza opuszcza spermatekę i zapładnia składane jaja. U Haplogyne występują spermateki „cul-de sac”, związane tylko z jednym przewodem, który funkcjonuje jednocześnie jako kopulacyjny i zapłodnieniowy. Dlatego też sperma z ostatniej kopulacji, ze względu na lokalizację, pierwsza opuszcza spermatekę, warunkując priorytet spermy ostatniego samca (WEST i TOFT 1999) (Ryc. 2). Przemawia to za istnieniem związku między morfologią spermatek a wzorcem priorytetu spermy u pajaków, z czym zgadza się wielu badaczy. Oczywiście jest to możliwe przy



Ryc. 2. Hipotetyczne modele uwarstwienia spermy w spermatekach pajaków z grupy Haplogyne (a) i Entelegyne (b) warunkujące priorytet spermy z pierwszej ( $S_1$ ) i drugiej ( $S_2$ ) kopulacji (wg UHL 2000; zmienione).

założeniu, że w spermatakach masy spermy są uwarstwione i nie następuje w nich mieszanie się ejakulatów różnych partnerów, bądź też, gdy występuje ono tylko w niewielkim stopniu (ELGAR 1995). Priorytet spermy pierwszego lub ostatniego samca powinien pociągać za sobą również i specyficzne zachowania. Samce Entelegyne powinny wykazywać skłonność do kopulacji z samicami dziewiczymi, podczas gdy samce Haplogyne nie powinny dążyć do kopulacji z samicami dziewiczymi, tylko ustawiać się jako ostatni w kolejce do samic, które już kopulowały. Zakładając, że samce Entelegyne kopulując z samicami dziewiczymi zapładniają większość jaj, mogłyby maksymalizować swój sukces reprodukcyjny poprzez transfer większej ilości spermy. Z kolei Haplogyne mogą osiągnąć większe dopasowanie poprzez ejakulację mniejszej liczby plemników, ale kopulując z wieloma samicami (ELGAR 1995). Gdyby rzeczywiście sperma kilku partnerów byłaby uwarstwiona w spermatakach, jak zakłada AUSTAD (1984), i morfologia tychże spermatek wpływałaby na model priorytetu spermy, samce z Haplogyne powinny też strzec partnerki po kopulacji, natomiast samce z Entelegyne powinny poszukiwać i strzec seksualnie niedojrzałych samic, które nie przeszły jeszcze ostatniego linienia (EBERHARD i współaut. 1993, ELGAR 1998). Badania wskazują, że istotnie samce Entelegyne wykazują cechy, które można uznać za szczególne ku temu adaptacje: dojrzewają szybciej niż samice, strzegą potencjalnych dziewiczych jeszcze partnerek, angażują się w walki o dostęp do samic dziewiczych, wreszcie kopulują natychmiast po ich linieniu. Sama kopulacja trwa krótko, podobnie jak długość życia samców. Biologia pajaków z Haplogyne jest trochę inna. Samce nie strzegą dojrzewających samic, a i walki między samicami oraz kopulacje mają miejsce na krótko przed owipozycją. Zwykle liczba kopulacji jest duża, samce strzegą zapłodnionych przez siebie samic, a ponadto cechuje je dłuższe życie (WEST i TOFT 1999).

Wyniki badań wskazują jednak, że priorytet spermy nie może być przewidziany tylko na podstawie budowy żeńskich narządów kopulacyjnych. Na model priorytetu spermy mogą wpływać również i inne czynniki, do których należy m. in. możliwość mieszania się ejakulatów kilku partnerów w spermatakach samicy. Stopień mieszania się spermy można stosunkowo łatwo określić u gatunków z wieloma złożami poprzez sprawdzenie, jak zmienia się ojcostwo u potomstwa z kolejnych kokonów. Brak zmiany w ojcostwie mogłyby wskazywać na całkowite mieszanie się spermy w spermatakach. Innymi ważnymi czynnikami mogącymi wpływać na

priorytet spermy są: czas trwania kopulacji, czas, jaki zabiera kapacytacja spermy, stopień wyczerpania spermy w bulbusach samców, kopulacje bez transferu spermy, odstępy czasowe między kopulacjami, możliwość manipulacji spermą przez samca oraz samicę, wiek partnerów i wreszcie rozmiar ciała partnerów (ZEH i ZEH 2001, UHL 2002). Na model priorytetu spermy niewątpliwie wpływa również to, w jakim miejscu układu rozrodczego samicy następuje zapłodnienie jaj (EBERHARD 2004).

Morfologia genitaliów samicy nie tylko warunkuje model priorytetu spermy i udział ojcostwa poszczególnych samców, ale również pociąga za sobą konkurencję spermy, którą przyjęto za ważną siłę kształtującą systemy kopulacyjne zwierząt (YOWARD 1998, TUNI i współaut. 2012). Jeśli samice magazynują więcej ejakulatów, organizacja morfologiczna ich struktur kopulacyjnych, bezsprzecznie odgrywa ważną rolę w ustanawianiu „zasad gry” dla konkurencji spermy, w której wygrywa sperma najbardziej agresywna (UHL 1992, EBERHARD 1996). SIMMONS (2001) sugeruje, że konkurencja spermy może być uzależniona od odpowiedniej ilości i jakości spermy w spermatakach, stąd też samce mogą powiększyć swoje dopasowanie poprzez dostarczenie odpowiednio dużego ejakulatu i/lub kopulować powtórnie z tą samą samicą.

#### POLIANDRIA POSTRZEGANA „OKIEM SAMICY”

W badaniach reprodukcyjnego behawioru samic poliandrycznych ogromne znaczenie ma wyjaśnienie korzyści, jakie płyną z wielokrotnych kopulacji. Niewątpliwie jedną z korzyści jest zabezpieczenie płodności (WATSON 1993). Jest to szczególnie ważne, gdy jedna kopulacja nie gwarantuje samicy zapłodnienia wszystkich wyprodukowanych przez nią jaj lub też, gdy magazyn plemników ulega wyczerpaniu w trakcie sezonu rozrodczego, albo gdy następuje zmniejszenie żywotności zgromadzonego nasienia. Taka sytuacja wydaje się jednak mało prawdopodobna, ponieważ na samicy ciąży ogromna presja, aby zapłodnić wszystkie jaja pojedynczym ejakulatem, a ponadto ejakulatory magazynowane są w spermatakach niezwykle efektywnie. Jednak samice niektórych zwierząt, np. owadów (RIDLEY 1988), rzadko osiągają pełną płodność bez powtarzania kopulacji, a więc zakładając, że powtórna kopulacja funkcjonuje jako zabezpieczenie płodności, prawie wszystkie samice powinny akceptować dwie lub trzy kopulacje. Należy jednak podkreślić, że nie tyle liczba kopulacji jest ważna, co liczba partnerów seksualnych. Udowodniono,

że kilkukrotna kopulacja z tym samym partnerem jest mniej korzystna dla samicy niż kilkukrotne kopulacje z różnymi samcami (TUNI i współaut. 2013). Poza uzupełnieniem zbiorników nasienia żywotnymi plemnikami, z wielokrotnymi kopulacjami wiąże się również dostarczenie większej ilości składników odżywczych zawartych w ejakulatach, bowiem funkcją kopulacji nie jest tylko i wyłącznie transfer gamet (PROKOP i MAXWELL 2009). Bardzo istotna jest też ilość substancji dodatkowych, które wpływają na reprodukcyjny behavior samicy oraz zwiększają jej sukces rozrodczy, podnosząc nie tylko jej płodność, ale również przyspieszając owipozycję, bowiem stymulanty owipozycji w postaci substancji gonadotropowych zawartych w płynach nasiennych mogą promować dojrzewanie i składanie jaj (ARNQVIST i NILSSON 2000, EADY i współaut. 2000, TUNI i współaut. 2013). Do korzyści płynących z polianndrii należy również zaliczyć pozyskanie możliwie dużych objętościowo ejakulatów, które są absorbowane przez samicę, co pośrednio wpływa na podniesienie sukcesu wylęgu potomstwa oraz zwiększenie ich żywotności (ARNQVIST i NILSSON 2000, TUNI i współaut. 2013).

Dostarczanie tzw. prezentów ślubnych, w kontekście bezpośrednich korzyści płynących z wielokrotnych kopulacji, jest nie mniej istotne z punktu widzenia samicy, szczególnie jeśli status jej odżywienia jest niski (WATSON 1993). Akceptacja kolejnych partnerów seksualnych przez samice niektórych gatunków, np. *Pisaura mirabilis*, może być sterowana względami ekonomicznymi. PROKOP i MAXWELL (2009) stwierdzili, że głodne samice *Pisaura*, którym samiec przynosił w podarunku złapaną przez siebie ofiarę, znacznie chętniej akceptowały prezent i kopulowały z ofiarodawcą niż samice karmione. To sugeruje, że status odżywienia samicy może wpływać na zachowania poliandryczne. W rezultacie prezenty umożliwiają samicy lepsze odżywienie, a tym samym zwiększają jej moc reprodukcyjną.

Inną korzyścią, bezpośrednią, jaką samica czerpie z kopulacji z preferowanym samcem jest aplikacja zatyczki kopulacyjnej. Jeśli samica akceptuje samca zgodnie z jego wysoką jakością, korek pozwala jej upewnić się, że inny samiec nie będzie w stanie wprowadzić swojej spermy (UHL i współaut. 2010). Biorąc pod uwagę, że polianndria jest korzystna dla samic, można się spodziewać selektywnych korzyści płynących ze zdolności samic do manipulowania produkcją, aplikacją i przeznaczeniem korka (EBERHARD 1996, HOSKEN i STOCKLEY 2004). Dlatego też samice *Leucauge mariana*, co wykazały badania AISENBERG i EBERHARD (2009), wpływa-

ją na skuteczność zatyczek wspierając samca w ich aplikacji poprzez dodawanie swojego płynu do kropli białej substancji pozostawionej przez samca w jej epigynie. Dopiero wtedy mikstura produktów obu partnerów tworzy gładki, biały korek. Jednak nie zawsze samica dodaje swoją porcję materiału i w związku z tym pozostawiona przez samca substancja zatyczkowa łatwo ulega usunięciu podczas kolejnej insercji (EBERHARD i HUBER 1998). Samica może również fizycznie uniemożliwiać samcowi złożenie wystarczającej porcji materiału. Powstają wtedy korki niekompletne, które, np. u *Agelena limbata*, są powszechne. Co więcej, RAMIREZ i współaut. (2010) stwierdzili, że niejednokrotnie tworzące się zatyczki uniemożliwiają samcowi wycofanie swojego organu kopulacyjnego. W takich przypadkach funkcjonują one jako lepkie pułapki, uniemożliwiające mu ucieczkę przed kanibalizmem. Zatyczki, poza utrudnieniem lub uniemożliwieniem kopulacji innym partnerom samicy, mogą zapobiegać wysuszeniu spermy, jak również uniemożliwiają jej wypływ bezpośrednio po kopulacji, a więc z punktu widzenia samicy są one korzystne.

Z punktu widzenia samicy nie mniej istotne są również pośrednie (genetyczne) korzyści. Poliandria pozwala jej bowiem na pozyskanie „lepszych genów”, a więc samica będzie dobierała sobie partnerów na podstawie określonych cech fenotypowych, które zagwarantują jej dobrą jakość potomstwa, pozwala na redukcję ryzyka genetycznej niekompatybilności, uniknięcie inbrodu, zwiększenie różnorodności genetycznej potomstwa i genetyczny bet-hedging (WATSON 1998, MAKLAKOV i LUBIN 2004, PROKOP i MAXWELL 2009). U *Neriene litigiosa* (WATSON 1998), samica preferuje duże samce, energicznie podczas zalotów, a więc takie, które według osądów samicy, są wysokiej genetycznej jakości i posiadają „dobre geny”, które zwiększą żywotność jej potomstwa. U niektórych gatunków dobrym wskaźnikiem przydatności samców jako ojców ich potomstwa są walki między nimi o dostęp do samicy. Samica może polegać na wyniku tych walk w wyborze pierwszego partnera, choć może on być najlepszym z najgorszych. Jednakże samica omyłkowo lub też z powodu innych niedoskonałości w systemie selekcyjnym może błędnie oszacować przydatność partnera, dlatego też kopuluje z dwoma lub większą ich liczbą. Według WATSONA (1998), poliandria pozwala samicy na zapładnianie jaj przez dobrze przetestowanych samców, a zatem ogranicza możliwość błędnej oceny jakości partnera, zmniejszając tym samym ryzyko genetycznego upośledzenia całego potomstwa. Poliandria widziana „okiem samicy”

niesie ze sobą więcej genetycznych korzyści niż wysoce selektywna monogamia. Ponadto, możliwość postkopulacyjnej selekcji spermy pozwala jej na zredukowanie kosztów inbrodu i niezgodności genetycznych, które wynikają z interakcji między matczynym a ojcowskim haplotypem. Jest to szczególnie istotne w zróżnicowaniu populacji składającej się z małej liczby rozmnażających się osobników (TUNI i współaut. 2012).

Poliandria generuje też i koszty, które musi ponieść samica, dlatego po pierwszej kopulacji samice wielu gatunków pajaków są mniej receptywne (AISENBERG i COSTA 2005). Seksualna niechęć samicy do powtórnej kopulacji może być konsekwencją doboru związanego z fizycznymi cechami samców i/lub wynikiem konkurencji spermy (EBERHARD 1996, ELGAR i współaut. 2003). U samic *Stegodyphus lineatus*, które mogą kopulować nawet z pięcioma różnymi samcami, często już po pierwszej kopulacji wzrasta ich agresja względem następnych samców (MAKLAKOV i LUBIN 2004). Agresywność może wynikać z tego, że samica selekcjonuje partnerów seksualnych, wybierając spośród nich najlepszego i staje się bardziej wybredna w stosunku do następnego. W ten sposób usiłuje ona uniknąć kosztów związanych z następnymi kopulacjami. Do takich kosztów należy strata czasu i energii, co związane jest z oszacowaniem i ewentualnym odrzuceniem nieodpowiedniego samca, stres związany z dodatkowymi kopulacjami oraz zwiększone ryzyko drapieżnictwa lub innych niebezpieczeństw, na jakie narażona jest samica podczas kopulacji. Z każdym kolejnym partnerem seksualnym wzrasta też ryzyko transmisji infekcji grzybiczych i innych patogenów oraz fizycznych uszkodzeń przez agresywne seksualnie samce. Samica angażując się w kolejne kopulacje traci też możliwość swobodnego żerowania i naraża się na szkodliwe substancje zawarte w ejakulatach, które mogą skracać jej życie, obniżać częstość kopulacji poprzez hamowanie receptywności seksualnej lub też, w niektórych przypadkach, działać repelentnie na inne samce czy wpływać negatywnie, toksycznie na spermę wcześniejszych partnerów (WATSON 1993, ELGAR 1995, HURST i współaut. 1995, ARNQVIST i NILSSON 2000, MAKLAKOV i LUBIN 2004, ARNQVIST i ROWE 2005). Dla samicy, która korzysta z wielokrotnych kopulacji, kosztowna może być też depozycja zatyczek kopulacyjnych, dlatego też samica może je usunąć (SIMMONS 2001). Jak wykazały badania, usuwanie zatyczek przez samice jest podyktowane preferencjami samców, które na matkę swoich dzieci wybierają na ogół samice dziewicze, a więc niezakorkowane (AISENBERG i BARRANTES 2011).

Powstaje zatem pytanie, dlaczego samice tak często kopulują z więcej niż jednym samcem, skoro istnieje wysokie ryzyko i koszty związane z kopulacjami (WATSON i współaut. 1998). Odpowiedź na to pytanie jest w zasadzie prosta. Przede wszystkim poliandria pozwala samicom wykorzystać różnorodne mechanizmy, aby zminimalizować ryzyko i koszty zapłodnienia przez genetycznie niezgodną spermę. Sama w sobie jest mechanizmem uruchamianym w celu uniknięcia inbrodu lub jako ochrona przed SGEs (ang. selfish genetic elements) (ZEH i ZEH 2001, WEDELL 2013). Obcując z różnymi samcami samica zapewnia sobie również ochronę przed drapieżnikami lub też niechcianymi konkurentami. Wreszcie, poliandria może funkcjonować jako strategia wygodna dla samic. Akceptując nawet zbędne kopulacje, unika ona kosztów czasu i energii wydatkowanych na odrzucenie samców (WATSON 1993).

#### POLIANDRIA POSTRZEGANA „OKIEM SAMCA”

Dla samca pozostającego w układach poliandrycznych, niewątpliwą i najważniejszą korzyścią, jaką czerpie ze skłonności samic do wielokrotnej kopulacji, jest przekazanie własnych genów maksymalnie dużej liczbie potomstwa. Zwiększając w ten sposób swoje dopasowanie, realizuje swoje życiowe „powołanie”. I na tym w zasadzie jego rola by się kończyła. Jednakże poliandria samic może być dla niego bardzo kosztowna, bowiem inne samce mogą usuwać jego plemniki, osłabiać lub rozcieńczać jego ejakulat w spermatekach samicy lub zredukować jego ojcostwo na wiele różnych, innych sposobów, choć z drugiej strony, on sam może to zrobić w stosunku do swoich poprzedników (SIMMONS 2001). Aby uniknąć zbędnych kosztów lub zmniejszyć je do minimum, samce różnych gatunków pajaków rozwinęły szereg diametralnie różnych adaptacji morfologicznych, fizjologicznych i behawioralnych. Będą więc osiągały większe rozmiary, ponieważ dobór naturalny faworyzuje w walkach między samcami osobników większych, silniejszych, będą przedłużały czas trwania kopulacji, będą strzeżły samicy przed albo po kopulacji, same będą usuwały spermę poprzednika lub też będą pobudzać samice, aby sama się jej pozbyła (EBERHARD 1996, SCHNEIDER i współaut. 2001, SCHÄFER i UHL 2005). Zgołą inną adaptacją, bardzo ważną z punktu widzenia samca, jest zdolność do aplikacji zatyczek kopulacyjnych, których zadaniem jest utrudnienie lub zupełne uniemożliwienie kopulacji innym partnerom samicy (HUBER 2005). Rozpatruje się je jako

najbardziej oczywisty środek zabezpieczający samice przed konkurentami, a tym samym, jako pomyslową ochronę ojcostwa (SIMMONS 2001). Pozwalają one również zachować ejakulat samca w pozycji, w której jego szanse na zapłodnienie jaj są największe, a więc są one korzystne dla samca (POLAK i współaut. 1998, EBERHARD 2004, HUBER 2005).

Kompilacja informacji sugeruje, że możliwość tworzenia różnego rodzaju zatyczek występuje przeważnie u samców Entelegyne, co ma swoje uzasadnienie, bowiem ich założenie nie koliduje ze składaniem jaj (UHL i współaut. 2010). Należy jednak zaznaczyć, że materiał, z którego utworzony jest korek, może być zdeponowany nie tylko przez samca, jak to jest u *Phidippus johnstoni* (JACKSON 1980) i *Agelena limbata* (MASUMOTO 1993), ale również, jak wspomniano wyżej, samica może wspierać swojego partnera w jego produkcji. U *Theridion varians* (KNOFLACH 1998) i *Leucauge mariana* (MENDEZ 2002) zatyczka jest kombinacją produktów samca i samicy.

Badania wykazały, że materiał zatyczkowy jest substancją amorficzną wytwarzaną przez samce w różnych miejscach: w gruczołach odwłokowych, w gruczołach układu rozrodczego, w gruczołach zlokalizowanych w bulbusie, a więc blisko rezerwuaru spermy i/lub w gruczołach znajdujących się w okolicach otworu gębowego (MASUMOTO 1993, UHL i BUSCH 2009, UHL i współaut. 2010). Sam korek może mieć różny charakter, a więc może być cienki, gruby, galaretowaty, woskowaty, lepki, gumowaty albo wyjątkowo twardy. Zatyczki utworzone przez materiał amorficzny mogą zawierać spermę, całe bulbusy, embolusy lub inne fragmenty aparatu kopulacyjnego samca (SUHM i współaut. 1996, KNOFLACH 2004, HUBER 2005, UHL i współaut. 2010). Taki akt autokastracji i poświęcenie swoich struktur genitalnych u samców pająków jest zjawiskiem stosunkowo częstym. Trzeba jednak zaznaczyć, że samce, odłamujące pewne struktury aparatu kopulacyjnego podczas pierwszej swojej kopulacji, nie muszą być całkowicie sterylne. Jak wskazują badania przeprowadzone na *Latrodectus*, utrata pewnej części narządu nie pociąga za sobą utraty zdolności inseminacyjnej (EBERHARD 2004). Jednocześnie, odłamane przez poprzedników struktury nie muszą samcowi przeszkadzać w kolejnych inseminacjach, bowiem wielokrotnie stwierdzano w epigynie samic wiele wierzchołków embolusów, które świadczyły o wielokrotnych intromisjach. Funkcję korka mogą też spełniać całe nogogłaszczki, jak to jest u rodzaju *Tidarren*. W tym przypadku, samce amputują jeden z nogogłaszczków w czasie ostatniego linienia, pozostawiając tylko je-

den do reprodukcji. Podczas kopulacji samica kastruje samca, zjada go, natomiast jego nogogłaszczek pozostaje w epigynie przez kilka godzin kontynuując transfer spermy i funkcjonując jako zatyczka (KNOFLACH i VAN HARTEN 2001, KNOFLACH 2002). U innych gatunków należących do rodzaju *Tidarren*, KNOFLACH i BENJAMIN (2003) oraz KNOFLACH i VAN HARTEN (2000) zaobserwowali, że po kopulacji następuje spontaniczna śmierć samca, którego martwe ciało same w sobie stanowi zatyczkę kopulacyjną. Spontaniczna śmierć samca i krótkoterminowe zatyczki występują również u *Argiope aurantia* (FOELLMER i FAIRBAIRN 2003).

Badania wykazały, że samiec deponuje zatyczki kopulacyjne nie tylko w otworach kopulacyjnych samicy, przewodach czy spermatekach, ale też może przykryć w różnym stopniu całe epigynum samicy (UHL i BUSCH 2009). Jednak pomimo korków, barier mechanicznych utrudniających dostęp samców do spermatek, samice mogą jednak kopulować z kolejnymi partnerami, a jest to związane ze skutecznością korka. MASUMOTO (1993) w badaniach nad strategią rozrodczą *Agelena limbata* wyróżnił korki kompletne i niekompletne. Korki niekompletne mogą być łatwo usunięte podczas kolejnej kopulacji, natomiast twarde korki kompletne są trudne do usunięcia czy perforacji przez kolejnego samca, a zatem z perspektywy samca są środkiem ograniczającym konkurencję spermy i gwarancją ojcostwa. Z reguły mniejsze samce deponują korki niekompletne, natomiast większe samce aplikują korki kompletne. Korki kompletne są w zasadzie nie do usunięcia, ale małe bardzo często wypadają (MASUMOTO 1993, EBERHARD 2004). Biorąc pod uwagę powszechność aplikacji zatyczek u samców pozostających w układach poliandrycznych nasuwa się pytanie, które samce odnoszą większy sukces w produkcji zatyczek: większe czy mniejsze oraz czy już wcześniej kopulujące samce są w stanie wyprodukować wystarczającą ilość materiału wyjściowego na zatyczki w późniejszych kopulacjach. Ta kwestia nie została jeszcze ostatecznie rozstrzygnięta.

Zgoła innym i skutecznym „sposobem” samców, aby nakłonić samicę do kopulacji i zwiększyć swoje szanse na ojcostwo, jest dostarczenie swojej wybrance prezentu ślubnego. Ponieważ samce są niezwykle „praktyczne”, ofiarują samicy pokarm, którego zdobycie jest rozpatrywane jako wysiłek kopulacyjny lub jako opłacalna inwestycja w ojcostwo (ARNQVIST i NILSSON 2000). ZEH i ZEH (2001) są zdania, że prezenty ślubne są bardziej wysiłkiem kopulacyjnym niż inwestycją w ojcostwo utrzymywaną przez dobór płciowy, ponieważ badania wykazały, że nie

ma korelacji między obecnością prezentu czy jego rozmiarem a płodnością samic i rozmiarem potomstwa, np. u *Pisaura* (AUSTAD i THORNHILL 1986). Istnieją natomiast znaczące korelacje między obecnością prezentu a szansą bycia zaakceptowanym przez samicę, rozmiarem prezentu a czasem trwania kopulacji oraz między czasem trwania kopulacji a proporcją zapłodnionych jaj (AUSTAD i THORNHILL 1986, HUBER 2005). Niewątpliwie, u niektórych gatunków pajaków prezenty ślubne są obligatoryjną częścią zachowań kopulacyjnych, są formą adaptacji samca, aby uniknąć seksualnego kanibalizmu, jako sposobność do dłuższej kopulacji, wreszcie, jako sposób pomagający samicy oszacować przydatność samca. Ponieważ korzyści odżywcze samic zależą od wielkości oferowanego prezentu, w interesie samca jest dostarczenie jak największej ofiary (DRENGSGAARD i TOFT 1999). Ekstremalną formą ślubnego prezentu może być wspomniany kanibalizm seksualny, który u pewnych gatunków jest powszechny (ELGAR 1992, HUBER 2005). Należy jednak zaznaczyć, że istnieje podstawowa różnica między ofiarowaniem prezentu czy sekrecji, z jednej strony, a byciem zjedzonym, z drugiej. Ofiarowanie prezentu bowiem, może być wysiłkiem kopulacyjnym lub prawdopodobną inwestycją w potomstwo, natomiast kanibalizm może być lub też nie, formą adaptacji z perspektywy samca utrzymywanej przez dobór naturalny (HUBER 2005). U *Nephila plumipes* samiec nie zyskuje przez bycie zjedzonym po kopulacji z samicą dziewiczą, ale po kopulacji z samicą niedziewiczą może zwiększyć swoje ojcostwo poprzez ofiarowanie samego siebie (SCHNEIDER i ELGAR 2001). Kanibalizm seksualny obserwowano również u *Latrodectus haselti* (ANDRADE 1996). U tego gatunku ciało samca nie jest znaczącym pożywieniem dla samicy, jednak jego ekstremalne poświęcenie obniża prawdopodobieństwo, że samica będzie kopulowała powtórnie. Poza tym kopulacje kończące się kanibalizmem zwykle trwają dłużej, co może oznaczać, że więcej jaj zostanie zapłodnionych jego nasieniem (SNOW i ANDRADE 2004). Zatem samiec dając się pożreć, pośmiertnie inwestuje we własne geny. Inną formą adaptacyjną, obserwowaną u niektórych gatunków pajaków, jest spontaniczna śmierć samca w czasie kopulacji (FORSTER 1992, KNOFLACH i BENJAMIN 2003).

Z punktu widzenia samca niezmiernie istotny jest czas trwania kopulacji. ELGAR (1995) na podstawie analizy porównawczej wykazał, że czas trwania kopulacji u pajaków jest niezmiernie zróżnicowany. Spośród przebadanych gatunków najdłużej, bo aż 900 minut, kopuluje samiec z rodzaju *Pseudicus*, natomiast u innych gatunków, np.

*Archaearanea lunata*, kopulacja trwa bardzo krótko, zaledwie kilkanaście sekund (ŻABKA 2013). Sygnalizowane przez ELGARA (1995) tak duże zróżnicowanie czasu trwania kopulacji zależy w dużej mierze od rozmiaru ciała partnerów, morfologii i komplikacji aparatów kopulacyjnych oraz statusu kopulacyjnego samicy.

Według tradycyjnego poglądu, to samice mają kontrolę nad czasem trwania kopulacji. Okazuje się jednak, że u pajaków kontrolę może przejąć również i płeć przeciwna, czego przykładem mogą być samce *Hogna helludo* (WILDER i RYPSTA 2007). U tego gatunku, starsze i będące w gorszej kondycji samce angażują się w długotrwałe kopulacje, które umożliwiają im osiągnięcie możliwie największego sukcesu rozrodczego, zwłaszcza, że posiadają mniejszą szansę na ustrzeżenie się przed kanibalizmem oraz znalezienie innej partnerki. Nawet jeśli zlokalizują kolejną samicę, ponoszą ryzyko, że nie będzie chciała z nimi kopulować z powodu ich cech. Wydłużając więc czas trwania kopulacji, wyrównują czy wynagradzają sobie koszty utraty dalszych szans kopulacji. Ponadto, zaangażowanie się w dłuższe kopulacje może też być spowodowane potrzebą dłuższego transferu spermy. Samce są zatem pod wpływem silnej presji, aby osiągnąć optymalny czas trwania kopulacji. U rodziny Lycosidae to samce ewidentnie przejmują kontrolę nad czasem trwania kopulacji, co wynika z pozycji, jaką przyjmują podczas przekazywania swojej spermy (STRATTON i współaut. 1996). Niewątpliwie, czas i energia wydatkowane na kopulację z bieżącą partnerką muszą być zrównoważone z energią i czasem spędzonym na poszukiwanie innej partnerki seksualnej i kopulację z nią (WEDELL i współaut. 2002).

Ponieważ u gatunków poliandrycznych czas trwania kopulacji ma dla samców ogromne znaczenie, każdy samiec będzie starał się robić to jak najdłużej, aby przetransferować jak najwięcej swoich plemników. Jednak czas spędzony na kopulacji nie jest tylko odzwierciedleniem czasu wymaganego do transferu spermy. Badania SCHNEIDERA i współaut. (2005) wykazały, że sam transfer wystarczającej ilości spermy u *Argiope brunnicchi* trwa zaledwie kilka sekund, jednak samce zwykle kopulują dłużej, co jest spowodowane podejmowaniem prób usunięcia spermy poprzedników i aplikacją skutecznej zatyczki kopulacyjnej. Biorąc to pod uwagę, dłuższe kopulacje są więc bardziej pożądane przez samca niż przez samicę. Taka sytuacja generuje konflikt nad czasem trwania kopulacji, gdzie samice będą dążyły do zakończenia kopulacji wcześniej niż samce, np. poprzez seksualny kanibalizm (SCHNE-

IDER i współaut. 2005). Umiejętność wycucia momentu kanibalizmu przez samice wydaje się idealnym instrumentem, aby mogła ona kontrolować czas trwania kopulacji, a tym samym i ojcostwo u swojego potomstwa. Uważa się zatem, że kanibalizm seksualny u pajaków rozwinął się pod wpływem konfliktu płci nad kontrolą czasu kopulacji (ELGAR i współaut. 2000).

Poliandria postrzegana „okiem” samca to również konieczność wyboru najlepszej partnerki do rozrodu. Dla samca idealną partnerką będzie samica, która jeszcze nie kopulowała z żadnym samcem, czego potwierdzeniem są badania przeprowadzone na *Gasteracantha cancelliformis* (BUKOWSKI i współaut. 2001). Wyniki eksperymentu wykazały bowiem, że samce kopulowały dwukrotnie z samicami dziewiczymi wprowadzając swoje nasienie najpierw do jednej spermateki, a następnie do drugiej, transferując prawie wszystkie plemniki zawarte w aparatach kopulacyjnych. Samce napotykające przewody niedziewicze z reguły opuszczały taką samicę już po pierwszej próbie kopulacji. Te wyniki świadczą o tym, że samce preferują nie tylko duże samice, gwarantujące większe szanse na sukces rozrodczy, ale też na matkę swoich dzieci wybierają samice „niedoświadczone”, niemające za sobą historii kopulacyjnej. Jednak w zróżnicowanym świecie pajaków możliwa jest też inna sytuacja. DANIELSON-FRANÇOIS i BUKOWSKI (2005) stwierdzili, że u *Tetragnatha versicolor*, pomimo zasadniczych różnic behawioralnych, samce przekazywały swoje nasienie samicom dziewiczym i niedziewiczym, ale transferując tylko połowę spermy zawartej w bulbusach. Można przypuszczać, że samce tego gatunku resztę swojej spermy rezerwowały na inne „okazje”. Zatem samce różnych gatunków pajaków posiadają inne preferencje co do wyboru swojej partnerki seksualnej i przydzielają swój ejakulat odpowiednio do jej aktualnego statusu kopulacyjnego. Możliwość jego wykrywania i wynikająca z tego dyskryminacja samic niedziewiczych znacznie ogranicza liczbę ich partnerek, co, jak się uważa, doprowadza do konfliktu między płciami (ARNQVIST i ROWE 2005). Ten konflikt może być częściowo rozwiązany wraz z upływem czasu, kiedy spada skuteczność sygnalizacji opartej na feromonach (ANDERSSON i współaut. 2000), a zatem dla samca pozostającego w układzie poliandrycznym bardzo istotny byłby odstęp czasowy między jedną kopulacją samicy a drugą. Innym zagadnieniem, nie do końca rozstrzygniętym jest kwestia dotycząca możliwości i sposobu wykrywania statusu kopulacyjnego samicy. Badania JONES i ELGAR (2008) na *Nephila edulis* są dowodem na to, że samce posiadają taką

umiejętność natomiast nie bardzo wiadomo, w jaki sposób to czynią, ponieważ samce nie zawsze aplikują zatyczkę kopulacyjną.

## PODSUMOWANIE

U podstaw różnorodności i stopnia skomplikowania istniejących systemów rozrodczych u zwierząt leży egoistyczne dążenie do maksymalnego przekazania swoich genów następnemu pokoleniu. Dotyczy to każdego z osobników rodzicielskich, co oznacza, że interesy partnerów tylko do pewnego stopnia bywają wspólne, a częściowo się wykluczają. Generuje to konflikt płci, w ramach którego narządy rozrodcze i zachowania stają się elementami „wyścigu zbrojeń”, nie tylko w obrębie jednej płci, ale również między samcami i samicami. Uważa się, że u podstaw tego konfliktu leżą różne nakłady materiałowe i energetyczne na produkcję gamet. I już na tym etapie uwidacznia się konflikt interesów, których wypadkowa stanowi o przyjęciu odpowiedniej, najlepszej dla gatunku, strategii rozrodczej. Każda z nich wykształciła się i została zachowana w wyniku działania doboru naturalnego jako ta, która w danym przypadku okazała się najskuteczniejsza, stwarzająca najlepsze pole do osiągnięcia przez dany gatunek relatywnie wysokiego dostosowania. W przypadku pajaków najlepszym rozwiązaniem wydaje się być poliandria, której wyewoluowanie i utrzymanie ma swoje uzasadnienie w bilansie korzyści i strat wynikających z wielokrotnych kopulacji. W przypadku samic korzyści z poliandrii są ogromne i w rezultacie przewyższają ponoszone przez nie koszty. U samic możliwość wyboru ojca swojego potomstwa nie jest też ograniczona tylko i jedynie do dobiegania sobie partnerów seksualnych lecz także może odbywać się po kopulacji poprzez selekcję nasienia pochodzących od różnych samców czemu sprzyja budowa spermatek. Nasienie samca niespokrewnionego z samicą ma większe szanse na zapłodnienie jej jaj, co sugeruje istnienie pewnego mechanizmu selekcji nasienia prowadzącego do zmniejszenia wsobności i zwiększenia różnorodności genetycznej potomstwa zgodnie z hipotezą zgodności genetycznej. Wreszcie, postkopulacyjna selekcja partnera może odbywać się zgodnie z hipotezą „dobrych genów”, których jakość zależy od warunków środowiska. W przypadku pajaków należy również zwrócić uwagę na fakt, że samica z powodu presji czasu (krótki okres rozrodczy), może mieć ograniczone możliwości wyboru partnera wysokiej „jakości”, dlatego jest zmuszona kopulować z różnymi partnerami w poszukiwaniu jak najlepszego rozwiązania, którym jest wybranie na ojca swoich dzieci „najlepszego



z najgorszych”. Dlatego też u pajaków poliandria samic jest korzystniejsza niż najbardziej selektywna monogamia; produkując ograniczoną liczbę jaj, będą one zawsze poszukiwały „lepszych genów” dla swojego potomstwa.

#### Streszczenie

Obserwacje strategii rozrodczych zwierząt wskazują, że w wielu taksonach zwierząt występuje poliandria. Doskonałym modelem do badań nad poliandrią są pajaki, na których wykonano wiele prac eksperymentalnych dotyczących różnych aspektów zachowań poliandrycznych. Przetestowano wiele różnych hipotez opierających się głównie na korzyściach bezpośrednich (materialnych) oraz pośrednich (genetycznych), które są uważane za główne siły odpowiedzialne za ewolucję i utrzymanie poliandrii. Pomimo korzyści płynących z wielokrotnych kopulacji, poliandria samic generuje też koszty, które ponoszą obie płci. Poliandria samic i budowa ich spermatek stwarzają potencjał dla konkurencji spermy, stąd też samce, aby jej uniknąć lub ograniczyć do minimum, rozwinęły różne adaptacje morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne. Magazynowanie ejakulatów kilku samców w spermatekach o różnej morfologii może wpływać na priorytet spermy pierwszego lub ostatniego partnera samicy przy założeniu, że masy spermy są uwarstwione w spermatekach, gdzie nie następuje mieszanie się spermy lub też, występuje to w niewielkim stopniu. Stopień mieszania się spermy można określić u gatunków z wieloma złożami poprzez sprawdzenie, jak zmienia się ojcostwo u potomstwa z kolejnych kokonów. Na wzorec ojcostwa u pajaków wpływa nie tylko kolejność partnerów samicy, ale też czas trwania kopulacji oraz jakość i ilość spermy w ejakulatach.

#### LITERATURA

- AISENBERG A., BARRANTES G., 2011. *Sexual behavior, cannibalism, and mating plugs as sticky traps in the orb weaver spider Leucauge argyra (Tetragnathidae)*. *Naturwissenschaften* 98, 605-613.
- AISENBERG A., COSTA F. G., 2005. *Female mated without sperm transfer maintain high sexual receptivity in the wolf spider Schizocosa malitiosa*. *Ethology* 111, 545-558.
- AISENBERG A., EBERHARD W. G., 2009. *Possible cryptic female choice in a spider: female cooperation in making a copulatory plug depends on male copulatory courtship*. *Behav. Ecol.* 20, 1236-1241.
- ANDERSSON M., 1994. *Sexual selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- ANDERSSON J., BORG-KARLSON A., WIKLUND C., 2000. *Sexual cooperation and conflict in butterflies: a male transferred antiaphrodisiac reduces harassment of recently mated females*. *P. Roy. Soc. Lond. B.* 267, 1271-1275.
- ANDRADE M. C. B., 1996. *Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider*. *Science* 240, 70-72.
- ARNQVIST G., NILSSON T., 2000. *The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects*. *Anim. Behav.* 60, 145-164.
- ARNQVIST G., ROWE L., 2005. *Sexual conflict*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- AUSTAD S. N., 1984. *Evolution of sperm priority patterns in spiders*. [W:] *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. SMITH R. L. (red.). Academic Press, San Diego, CA, 223-249.
- AUSTAD S. N., THORNHILL R., 1986. *Female reproductive variation in a nuptial-feeding spider, Pisaura mirabilis*. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 7, 48-52.
- BUKOWSKI T. C., LINN C. D., CHRISTENSON T. E., 2001. *Copulation and sperm release in Gasteracantha cancriformis (Araneae: Araneidae): Differential male behavior based on female mating history*. *Anim. Behav.* 62, 887-895.
- DANIELSON-FRANÇOIS A. M., BUKOWSKI T. C., 2005. *Female mating history influences copulation behavior but not sperm release in the orb-weaving spider Tetragnatha versicolor (Araneae, Tetragnathidae)*. *J. Insect Behav.* 18, 131-148.
- DRENGSGAARD I. L., TOFT S., 1999. *Sperm competition in a nuptial feeding spider, Pisaura mirabilis*. *Behaviour* 136, 887-897.
- EADY P. E., WILSON N., JACKSON M., 2000. *Copulating with multiple males enhances female fecundity but not egg-to-adult survival in the bruchid beetle Callosobruchus maculatus*. *Evolution* 54, 2161-2165.
- EBERHARD W. G., 1996. *Female control: Sexual selection by cryptic female choice*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- EBERHARD W. G., 2004. *Why study spider sex: special traits of spiders facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice*. *J. Arachnol.* 32, 545-556.
- EBERHARD W. G., HUBER B. A., 1998. *Courtship, copulation, and sperm transfer in Leucauge mariana (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification*. *J. Arachnol.* 26, 342-368.
- EBERHARD W. G., GUZMÁN-GÓMEZ S., CATLEY K. M., 1993. *Correlation between spermathecal morphology and mating systems in spiders*. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 50, 197-209.
- ELGAR M. A., 1992. *Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates*. [W:] *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. ELGAR M. A., CRESPI B. J. (red.). Oxford University Press, Oxford, 128-155.
- ELGAR M. A., 1995. *The duration of copulation in spiders: comparative patterns*. *Western Australian Museum Supplement* 52, 1-11.
- ELGAR M. A., 1998. *Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids*. [W:] *Sperm competition and sexual selection*. BIRKHEAD T.R., MÖLLER A. P. (red.). Academic Press, London, 307-332.
- ELGAR M. A., SCHNEIDER J. M., HERBERSTEIN M. E., 2000. *Female control of paternity in the sexually cannibalistic spider Argiope keyserlingi*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 2439-2443.
- ELGAR M. A., BRUCE M. J., CHAMPION DE CRESPIGNY F. E., CUTLER A. R., CUTLER C. L., GASKETT A. C., HERBERSTEIN M. E., RAMAMURTHY S., SCHNEIDER J. M., 2003. *Male mate choice and patterns of paternity in the polyandrous, sexually cannibalistic orb-web spider Nephila plumipes*. *Aust. J. Zool.* 51, 357-365.
- FOELIX R. F., 1996. *Biology of spiders*. Oxford Univ. Press, Georg Thieme Verlag, NY.
- FOELLMER M. W., FAIRBAIRN D. J., 2003. *Spontaneous male death during copulation in an orb-weaving spider*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 270, 183-185.
- FORSTER L. M., 1992. *The stereotyped behavior of sexual cannibalism in Latrodectus hasselti Thorell (Araneae: Theridiidae) the Australian redback spider*. *Aust. J. Zool.* 40, 1-11.

- HOSKEN D. J., STOCKLEY P., 2004. *Sexual selection and genital evolution*. Trends Ecol. Evol. 19, 87-93.
- HUBER B. A., 2005. *Sexual selection research on spiders: progress and biases*. Biol. Rev. 80, 363-385.
- HURST G. D. D., BROOMFIELD A. H., WALKER L. E., MAJERUS T. M. O., ZAKHAROV I. A., MAJERUS M. E. N., 1995. *Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, Adalia bipunctata*. Ecol. Entomol. 20, 230-236.
- JACKSON R. R., 1980. *The mating strategy of Phidippus johnsoni (Araneae, Salticidae): II. Sperm competition and the function of copulation*. J. Arachnol. 8, 217-240.
- JONES T. M., ELGAR M. A., 2008. *Male insemination decisions and sperm quality influence paternity in golden orb-weaving spider*. Behav. Ecol. 19, 285-291.
- KNOFLACH B., 1998. *Mating in Theridion varians Hahn and related species (Araneae: Theridiidae)*. J. Nat. Hist. 32, 545-604.
- KNOFLACH B., 2002. *Copulation and emasculation in Echinotheridion gibberosum (Kulczyński, 1899) (Araneae, Theridiidae)*. [W:] European Arachnology 2000. TOFT S., SCHARF N (red.). Aarhus University Press, Aarhus, 139-144.
- KNOFLACH B., 2004. *Diversity in the copulatory behaviour of combfooted spiders (Araneae, Theridiidae)*. Denisia 12, 161-256.
- KNOFLACH B., BENJAMIN S. P., 2003. *Mating without sexual cannibalism in Tidarren sisypoides (Araneae, Theridiidae)*. J. Arachnol. 31, 445-448.
- KNOFLACH B., VAN HARTEN A., 2000. *Palpal loss, single palp copulation and obligatory mate consumption in Tidarren cuneolatum (Tullgren, 1910) (Araneae, Theridiidae)*. J. Nat. Hist. 34, 1639-1659.
- KNOFLACH B., VAN HARTEN A., 2001. *Tidarren argo sp nov (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism*. J. Zool. 254, 449-459.
- MAKLAKOV A. A., LUBIN Y., 2004. *Sexual conflict over mating in spider: increased fecundity does not compensate for the costs of polyandry*. Evolution 58, 1135-1140.
- MASUMOTO T., 1993. *The effect of the copulatory plug in the funnel-web spider, Agelena limbata (Araneae: Agelenidae)*. J. Arachnol. 21, 55-59.
- MENDEZ V., 2002. *Biología reproductiva y fenología de la araña Lecauga mariana (Araneae: Tetragnathidae)*. M. Sc. Thesis, Universidad de Costa Rica, San José. Costa Rica.
- POLAK M., STARMER W. T., BARKER J. S. F., 1998. *A mating plug and male mate choice in Drosophila hibisci Bock*. Anim. Behav. 56, 919-926.
- PROKOP P., MAXWELL M. R., 2009. *Female feeding regime and polyandry in the nuptially feeding nursery web spider, Pisaura mirabilis*. Naturwissenschaften 96, 259-265.
- RAMIREZ M. G., ACHEKIAN A. C., COVERLEY C. R., PIERCE R. M., EIMAN S. S., WETKOWSKI M. M., 2010. *Male remating success and the frequency of copulatory plugs in the green lynx spider Peuceceta viridans (Araneae, Oxyopidae)*. Psyche, 1-10.
- RIDLEY M., 1988. *Mating frequency and fecundity in insect*. Biol. Rev. 63, 509-549.
- SCHÄFER M., UHL G., 2005. *Sequential mate encounters: female but not male body size influences female remating behavior*. Behav. Ecol. 16, 461-466.
- SCHNEIDER J. M., ELGAR M. A., 2001. *Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider Nephila plumipes (Araneidae): female and male perspectives*. Behav. Ecol. 12, 547-552.
- SCHNEIDER J. M., THOMAS M. L., ELGAR M. A., 2001. *Ectomised conductors in the golden orb-web spider, Nephila plumipes (Araneidae): a male adaptation to sexual conflict?* Behav. Ecol. Sociobiol. 49, 410-415.
- SCHNEIDER J. M., FROMHAGE L., UHL G., 2005. *Extremely short copulations do not affect hatching success in Argiope bruennichi (Araneae, Araneidae)*. J. Arachnol. 33, 663-669.
- SIMMONS L. W., 2001. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insect*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- SNOW L. S. E., ANDRADE M. C. B., 2004. *Pattern of sperm transfer in redback spiders: implications for sperm competition and male sacrifice*. Behav. Ecol. 15, 785-792.
- STRATTON G. E., HEBETS E. A., MILLER P. R., MILLER G. L., 1996. *Patterns and duration of copulation in wolf spiders (Araneae, Lycosidae)*. J. Arachnol. 24, 186-200.
- SUHM M. K., THALER K., ALBERTI G., 1996. *Glands in the male palpal organ and the origin of the mating plug in Amaurobius species (Araneae, Amaurobiidae)*. Zool. Anz. 234, 191-199.
- TUNI C., GOODACRE S., BECHSGAARD J., BILDE T., 2012. *Moderate multiple parentage and low genetic incompatibility avoidance despite high risk inbreeding*. PLoS One 7, 1-8.
- TUNI C., ALBO M. J., BILDE T., 2013. *Polyandrous females acquire indirect benefits in a nuptial feeding species*. J. Evol. Biol. 26, 1307-1316.
- UHL G., 1992. *Sperm storage and repeated egg production in female Pholcus phalangioides Fuesslin (Araneae)*. Bull. Soc. Neuch. Sci. Net. 116, 245-252.
- UHL G., 2002. *Female genital morphology and sperm priority patterns in spiders (Araneae)*. [W:] European arachnology 2000. TOFT S., SCHARFF N. (red.). Aarhus University Press, Aarhus, 145-156.
- UHL G., BUSCH M., 2009. *Securing paternity: mating plugs in the dwarf spider Oedothorax retusus (Araneae: Erigoninae)*. Biol. J. Linn. Soc. 96, 574-583.
- UHL G., NESSLER S. H., SCHNEIDER J. M., 2010. *Securing paternity in spiders? A review on occurrence and effects of mating plugs and male genital mutilation*. Genetica 138, 75-104.
- WATSON P. J., 1993. *Foraging advantage of polyandry for female sierra dome spiders (Linyphia litigiosa: Linyphiidae) and assessment of alternative direct benefit hypotheses*. Am. Nat. 141, 440-465.
- WATSON P. J., 1998. *Multi-male mating and female choice increase offspring growth in the spider Neriene litigiosa (Linyphiidae)*. Anim. Behav. 55, 387-403.
- WATSON P. J., ARNQVIST G., STALLMANN R. R., 1998. *Sexual conflict and energetic costs of mating and mate choice in water striders*. Am. Nat. 151, 46-58.
- WEDELL N., 2013. *The dynamic relationship between polyandry and selfish genetic elements*. Phil. Trans. R. Soc. B. 368, 20120049.
- WEDELL N., GAGE M. J. G., PARKER G. A., 2002. *Sperm competition, male prudence and sperm-limited females*. Trends Ecol. Evol. 17, 313-320.
- WEST H. P., TOFT S., 1999. *Last-male sperm priority and the mating system of the haplogyne spider Tetragnatha extensa (Araneae: Tetragnathidae)*. J. Insect Behav. 12, 433-450.

- WILDER S. M., RYPSTA A. L., 2007. *Male control of copulation duration in a wolf spider (Araneae, Lycosidae)*. Behaviour 144, 471-484.
- YOWARD P. J., 1998. *Sperm competition in Pholcus phalangioides (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholocidae) - shorter second copulations gain a higher paternity reward than first copulations*. SELDEN P. A. (red.). Proc. 17th Europ. Colloquium Arachnol., Edinburgh 1997, 167-170.
- ZEH J. A., ZEH D. W., 2001. *Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry*. Anim. Behav. 61, 1051-1063.
- ŻABKA M. M., 2013. *Pajęczy świat*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.

**KOSMOS Vol. 66, 3, 401-4111, 2017**

TERESA NAPIÓRKOWSKA

*Department of Invertebrate Zoology, Faculty of Biology and Environmental Protection, Nicolaus Copernicus University,  
Lwowska 1. 87-100 Toruń, E-mail: tnapior@umk.pl*

#### SELECTED ASPECTS OF SPIDER REPRODUCTION – POLYANDRY

##### Summary

Observations of animal mating strategies indicate that polyandry is common in many species. Spiders have been frequently used in experiments investigating different aspects of polyandric behavior and can therefore serve as models for studying this topic. Numerous studies have examined direct (material) and indirect (genetic) benefits of polyandry, considered as the main force behind the evolution and maintenance of this phenomenon. Despite of benefits, multiple mating generates costs suffered by both sexes. Female polyandry and the structure of spermathecae create opportunities for sperm competition. In response males have developed a range of morphological, physiological and behavioral adaptations. The fact that ejaculates of several mates can be stored in spermathecae of different morphology determines the first or last mate sperm precedence, assuming that sperm is stored with little or no mixing. In species with multiple sperm deposits, sperm mixing can be evaluated by observing paternity changes in offspring from subsequent cocoons. A paternity pattern in spiders is determined not only by the secondary mate order, but also by the duration of copulation and the quality and quantity of sperm in ejaculates.

Key words: benefits and costs of polyandry, mating plugs, sperm competition, sperm priority, spiders