Seksualni kanibalizam

Gojak, Tomislav

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:637255

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

zir.nsk.hr

DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

SEKSUALNI KANIBALIZAM

SEXUAL CANNIBALISM

SEMINARSKI RAD

Tomislav Gojak
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: doc. dr. sc. Zoran Tadić

Zagreb, 2016

SADRŽAJ

1. UVOD **1**
2. EVOLUCIJA SEKSUALNOG KANIBALIZMA **3**
2.1. Reversed sexual canibalism 3
2.2. Adaptive foraging hypothesis 4
2.3. Aggressive spillover 4
2.4. Mate choice 5
2.5. Mistaken identity 6
3. PRILAGODBE MUŽJAKA **8**
3.1. Oportunističko parenje 8
3.2. Prilazak ženki 8
3.3. Čuvanje ženke 9
3.4. Zbližavanje s partnerom 9
3.5. Udvaranje 9
4. PRIMJERI **10**
4.1. *Micaria sociabilis* 10
4.2. *Latrodectus hasselti* 12
4.3. *Mantis religiosa* 14
4.4. *Araneus diadematus* 16
4.5. Lycosidae 18
4.6. *Roboastra europaea* 19
4.7. Scorpiones 20
5. LITERATURA **22**
6. SAŽETAK **26**
7. SUMMARY **26**

1. UVOD

Seksualni kanibalizam je pojava tijekom koje jedinka konzumira potencijalnog kopulacijskog partnera, prije, tijekom ili nakon kopulacije. Ta definicija se može proširiti, tako da uključuje i samo konzumaciju određenih dijelova tijela te hemolimfe. (Polis & Farley, 1979.)

Od takvog čina najčešće koristi ima samo kanibal, odnosno jedinka koja prezivi, no u odredenim uvjetima i u slučaju pojedene jedinke mogu se primjetiti određene prednosti. (Morse, 2004. a)

Isprva se ta pojava smatrala vrlo nepravilnim i neobičnim ponašanjem, potpuno narušivši prijašnja očekivanja međusobnih odnosa spolova neke vrste. Vjerovalo se da jedino relativno skladan i miran odnos i kopulacija jedinki suprotnih spolova pogoduju vrsti. Međutim, seksualni kanibalizam može se smatrati ekstremnim oblikom spolnog konflikta i kao takav može se smatrati relativno normalnim načinom reproduktivnog ponašanja. Do spolnog konflikta dolazi kada spolovi imaju različite strategije koje se odnose na reprodukciju. Najčešće razlike su način i učestalost kopulacije, što rezultira velikom razlikom uložene energije između dvaju spolova, odnosno reproduktivnim naporom. Zbog razlike u veličini spolnih stanica ženka u svakog potomka ulaže puno više resursa, a mužjak nastoji iskoristiti ženkin ulog svojim mnogobrojnim i „jeftinim“ stanicama. Zbog toga sama odluka o kopulaciji može biti konfliktna jer se mužjak želi pariti, dok je ženka izbirljiva budući da može puno više izgubiti od mužjaka. U većini vrsta kod kojih se pojavljuje seksualni kanibalizam ženka je veoma agresivna, te će pojesti mužjaka ukoliko ga otkrije. (Elgar & Schneider, 2004.)

Još jedan problem pojavljuje se kod vrsta koje su predatori – trebaju razlikovati potencijalni plijen od kopulacijskog partnera. Taj problem postaje iznimno težak kod predatora koji su generalisti, jer se susreću s velikim brojem različitih vrsta koje su im potencijalni plijen – osobito ako nemaju razvijene tehnike udvaranja. Čak i u slučaju da pravilno identificiraju jedinku kao potencijalnog kopulacijskog partnera i dalje trebaju odlučiti kako će na njega reagirati. Jedinka može biti od veće koristi predatoru kao plijen, nego kao partner. (http://ib.berkeley.edu/courses/ib160/past_papers/suttle.html)
Evolucijska važnost seksualnog kanibalizma jako varira s obzirom na nekoliko faktora, među kojima su vjerojatnost ženke da napadne mužjaka, ali i njegova sposobnost da ne bude ulovljen tijekom te da pobjegne nakon kopulacije. Samim time možemo reći da o tome najviše ovisi događa li se seksualni kanibalizam prije ili nakon kopulacije – time se određuje

kolika je razlika uloženih resursa i dobivene koristi od takvog ponašanja za mužjaka, odnosno ženku. Mužjaci pojedeni prije više nemaju šanse prenijeti svoj genetički materijal, a ženka, iako dobiva hranjiv obrok, također riskira reproduktivni uspjeh, jer može prekinuti prijenos sperme, ili ne primiti spermu uopće.

Nakon oplodnje mužjak, iako pojeden i nema više mogućnosti buduće kopulacije, služi kao izvor nutrijenata za buduće potomke već oplođene ženke. (Elgar, 1997.)

2. EVOLUCIJA SEKSUALNOG KANIBALIZMA

Za bolje shvaćanje evolucije seksualnog kanibalizma u obzir se treba uzeti njegov utjecaj na sposobnost opstanka svakog od spolova. Jedan od prvih predloženih modela pokušao je to objasniti isključivo kao strategiju prilagodbe ženki. Konzumiranjem mužjaka dobivaju veću količinu hranjivih tvari što rezultira povećanjem fekunditeta, odnosno stvarne stope razmnožavanja. Uloga mužjaka, i pozitivan utjecaj seksualnog kanibalizma na njihovu sposobnost opstanka nije u potpunosti jasna.

Postoje različite oblici seksualnog kanibalizma, ovisno o predloženom evolucijskom modelu. Najšira podjela je na kanibalizam prije kopulacije, od kojeg koristi ima isključivo kanibal, i kanibalizam tijekom ili poslije kopulacije, koji može pogodovati i kanibalu i žrtvi.

Istraživanja evolucije seksualnog kanibalizma najčešće se fokusiraju na aspekte prehrane, važnost spolnog dimorfizma – razlikama u građi tijela između mužjaka i ženke – te spolnu selekciju.

2.1. Reversed sexual cannibalism

Ovaj model opisuje neobičnu situaciju u kojoj mužjak ubije i pojede ženku. Mnogi ekološki faktori utječu na motivaciju mužjaka.

Taj rijedak fenomen najčešće se istražuje u životu pauka Micaria sociabilis, čiji mužjaci redovito proždiru ženke. Glad mužjaka ne utječe na učestalost te pojave, nego njegova povijest hranjenja tijekom razvoja i količina plijena dostupna u odrasloj dobi. Mužjaci rođeni u ljeto mnogo su veći od mužjaka rođenih u proljeće, ali i od ženki iz obje generacije. Razvijali su se u razdoblju kada je dostupnost plijena bila najveća, što je i rezultiralo razlikom u veličini. Količina i dostupnost plijena u odrasloj dobi pauka ljetne generacije drastično se smanjuje, i u tom periodu dogodi se najviše slučajeva seksualnog kanibalizma, ali samo ako postoji velik broj ženki. Mužjaci u slučaju manjka plijena uglavnom jedu starije ženke, koje imaju niži reproduktivni potencijal. (Sentenská & Pekár, 2014.a)

U slučaju pauka Allocosa brasiliensis seksualni kanibalizam se događa isključivo između sezona parenja. Nakon parenja, mužjaci, u potrazi za hranom , ostavljaju oplođene ženke u jazbinama. Druge ženke koje sretnu tražeći plijen vrlo vjerojatno imaju nizak reproduktivni potencijal, stoga su korisnije kao hrana, nego kao partner. (Sentenská & Pekár, 2013 a).

Muški rakušci (Amphipoda) jedu manje ženke, uglavnom tijekom njihovog presvlačenja, kada im je oklop mekan i zbog toga mogu biti podložne kanibalizmu, prije ili tijekom kopulacije. Ne proizvode sve ženke jaja tijekom tog procesa pa mužjaci mogu preferirati ženku bez jaja i pojesti ju, no ta hipoteza još nije istraživana. U slučaju roda Gammarus seksualni kanibalizam je oportunističke prirode i nema povezanosti s izborom partnera, to jest spolnom selekcijom.

Može se zaključiti da je taj oblik seksualnog kanibalizma pod utjecajem dimorfizma veličine i povezan s vrstama kod kojih su mužjaci i ženke su slične veličine - veći mužjaci će više vjerojatno biti kanibalistički nastrojeni. (Prenter i sur., 2005.)

2.2. Adaptive foraging hypothesis

Ovaj model polazi od pretpostavke da će seksualni kanibalizam ženki omogućiti proizvodnju više jajašaca te zdravije potomke. Gladne ženke su uglavnom u lošem tjelesnom stanju i kao takve imaju nizak reproduktivni potencijal, stoga je veća vjerojatnost da će pokušati pojesti mužjaka prije kopulacije. Ženke u tom slučaju mužjaka vrednuju više kao hranu nego kao potencijalnog partnera. Uzevši u obzira da je vjerojatnost uspješne oplodnje proporcionalna broju kopulacija, ali i da je broj proizvedenih jajašaca proporcionalan količini unesenih hranjivih tvari - ženka može procijeniti situaciju u kojoj je korist seksualnog kanibalizma prije kopulacije veća od rizika da ostane bez partnera i neoplođena. (Morse, 2014. b)

Ženke vrste Dolomedes triton pojedu mužjaka nakon kopulacije. Seksualni kanibalizam nakon oplodnje najčešća se pojavljuje u slučajevima kada nema mnogo potencijalnog plijena, odnosno hrane. Kako se prehrana te vrste uglavnom sastoji od cvrčaka, vjerovalo se da su mužjaci puno slabije hranjivi u usporedbi s njima i da su manje koristan obrok.

No istražujući seksualni kanibalizam kod pauka vrste Hogna Helluo, otkriveno je da mužjaci te vrste imaju mnogo nutrijenata, uključujući mnoge proteine i neke lipide, koji nedostaju ženkama koje se hrane isključivo cvrčcima.

Daljnjim istraživanjem pauka vrste Argiope keyserlingi otkriveno je da ženke čija se prehrana bazira na hrani s velikom količinom proteina, a manjom količinom lipida – koja je rezultat seksualnog kanibalizma – proizvode kaloričnija i gušća jajašca. (Berning, 2012.)

2.3. Aggressive spillover

Ovaj model predlaže da kanibalizam prije kopulacije predstavlja nastavak agresivnog ponašanja ženke iz juvenilnog stadija, kada je u kontekstu potrage za hranom i hvatanja

plijena to bila pozitivna osobina, tijekom spolne zrelosti, gdje u kontekstu parenja tolika količina agresije nije poželjna. Pojedine jedinke pokazuju ograničenu plastičnost agresivnog ponašanja koju uzrokuju genetičke predispozicije za neselektivnu agresivnost prema plijenu i drugim jedinkama svoje vrste, uključujući i mužjake.

Odluka ženke da ubije i pojede mužjaka ne ovisi o njegovoj nutritivnoj vrijednosti niti genetičkim prednostima - udvaračkim plesovima, agresiji ili veličini tijela - nego isključivo ovisi o razini njene agresije. Agresivnost ženke mjeri se brzinom reakcije, odnosno napada, na plijen. Proporcionalna je brzini napada i konzumacije plijena. Može se zaključiti da je vjerojatnost kanibalizma prije kopulacije proporcionalna razini agresije koju pokazuje ženka.

Ženke kod kojih je izraženo agresivno ponašanje imaju tendenciju rasti veće od ostalih i kontinuirano kanibalizirati mužjake. Takvo ponašanje može otjerati potencijalne kopulacijske partnere, što smanjuje šansu za parenje, odnosno oplodnju. Agresivno ponašanje mnogo je rjeđe u populacijama koje imaju visok omjer ženki i mužjaka, jer postoji više suparništva za kopulaciju s mužjakom. Takvo agresivno ponašanje će prestrašiti potencijalne partnere pa je ta osobina nepoželjna.

Mužjaci pauka vrste Pisaura mirabilisis se prave mrtvi kako ih ženka ne bi pojela prije kopulacije. Njihov reproduktivni uspjeh ovisi isključivo o razini agresivnosti koju će ona pokazati.

Istraživanja su pokazala da u slučaju vrste pauka Nephilengys livida agresivnost ženke nije imala utjecaja na vjerojatnost kanibalizacije potencijalnog partnera; agresivnost mužjaka i njihova međusobna kompeticija su određivale koji od mužjaka će biti pojeden. Mužjaci koji su bili agresivniji češće su se parili. (Morse, 2014. c)

Seksualni kanibalizam prije kopulacije u vrsti pauka Agelenopsis pennsylvanica ne može se objasniti isključivo pomoću ove hipoteze. Djevice koje su već ubile i pojele prvog mužjaka koji je pokušao s njima kopulirati nikada neće ubiti sljedećeg. Učestalost seksualnog kanibalizma ovisi o agresivnosti, ali i o sitosti ženke – najagresivnije, te najgladnije, ženke najčešće će konzumirati mužjaka prije kopulacije. Ženke koje su pojele svog prvog potencijalnog partnera prije kopulacije pokazuju veći reproduktivni uspjeh - proizvode više jaja, odnosno više potomaka. (Kralj-Fišer i sur., 2015.)

2.4. Mate choice

Još jedan od predloženih modela uključuje da ženka koristi odabir partnera da odbije neželjene i slabe mužjake tako da ih pojede - ali seksualni kanibalizam nije pod utjecajem gladi. Kada bi se mužjaci jeli zbog njihove hranjive vrijednosti, veće mužjake bi ženke puno

češće ubijale i pojele, jer bi im pružili kvalitetniji obrok. No odabir partnera poistovjećuje veličinu sa snagom; manji mužjaci nisu skloni agresivnosti i pokazuju slabu sposobnost preživljavanja, pa su zato pojedeni zbog svojih neželjenih osobina; agresivnost može biti pozitivan fenotip i ženke odabiru svoje partnere na temelju ove osobine. Mužjaci često izvode i složene udvaračke plesove kako bi pokazali svoje genetičke prednosti.

Bez obzira na mogućnost da kanibalizam može sudjelovati u izboru partnera, malo je vjerojatno da je to najvažnija pokretajuća sila u evoluciji seksualnog kanibalizma. Mnogo je prilika za ženku da utječe na očinstvo mladih bez da ubija i jede mužjake. Iako je inicijalna funkcija seksualnog kanibalizma mogla biti pronalazak hrane, razvio se u jedan od mehanizam izbora partnera; to je možda pridonijelo prednostima kanibalizma i može ostati jako važan utjecaj na očuvanje kanibalizma u određenim vrstama, direktno utječući na morfologiju i ponašanje mužjaka, osobito u poligamnim zajednicama. Ovo može biti razlog zašto se nalazi više indirektnih nego direktnih izbora partnera kroz seksualni kanibalizam.

Ženke vrste Nephilengys livida sklone su proždiranju mužjaka koji ne pokazuju veliku razinu agresivnog ponašanja. kopuliraju s mužjacima koji su veoma agresivni - što zajedno s veličinom tijela, koja je pokazatelj sposobnosti mužjaka da pronađe i ulovi plijen, ujedno pokazuje visoku kvalitetu mužjaka kao potencijalnog partnera i njegovu genetičku vrijednost.

Ženke vrste Latrodectus revivensis su sklone limitiranju trajanja kopulacije s manjim mužjakom i ne dopuštaju drugu kopulaciju s njima, pokazujući želju za većim mužjacima.

Ženke vrste Argiope keyserlingi i Nephilia edulis dopuštaju dužu kopulaciju samo manjim mužjacima. Preferiraju manje mužjake jer im to omogućuje da se lakše penju uz biljke i brže dolaze do partnerice. Isto tako, manji mužjaci se brže izliježu i prije spolno sazrijevaju, što im daje prednost u pronalasku partnerice i povećava vjerojatnost uspješne kopulacije s njom. (Kralj-Fišer, 2011.)

2.5. Mistaken identity

Ovaj model objašnjava da do seksualnog kanibalizma dolazi kada ženka ne uspije prepoznati mužjake koji se pokušavaju udvarati kao potencijalnog partnera, nego ga zamjeni za plijen. Ženka napada i jede mužjaka bez obzira na njegov genetički materijal, odnosno njegove osobine. Taj model teško je za prepoznati jer veoma sliči ostalim predloženim modelima. Takvi incidenti su često i vrlo rijetki ili slučajni. (Aisenberg i sur., 2011.)

Za mužjaka koji želi prići potencijalnoj kopulacijskoj partnerici, koja je proždrljiv i često velik predator, najvažnija je njihova međusobna komunikacija. Seksualni kanibalizam prije kopulacije često se događa jer mužjaka koji se udvara ženka percipira kao plijen. Do

takvih pogrešaka dolazi kada je komunikacija otežana. Signalizacija vibracijama mogla bi biti spriječena zbog nedostatka udova, oštećenja mreže ili nepovoljnih prirodnih uvjeta, a kemijska signalizacija zbog lošeg tjelesnog stanja ili starosti. Slučajevi seksualnog kanibalizma koji rezultiraju iz pogreške identifikacije naglašavaju važnost signalizacije. (Schneider, 2014.)

3. PRILAGODBE MUŽJAKA

Seksualni sukob može dovesti do pojave antagonističke koevolucije, kada dva seta koevoluirajućih gena, odnosno dvije osobine, ulaze u evolucijsku „utrku u naoružanju“, pokušavajući razviti adaptacije, to jest kontra adaptacije, jedna za drugu. Jedan spol, najčešće muški, razvija za njega povoljnu osobinu tako da im ona povećava vjerojatnost parenja. Ženke će, kao odgovor,razviti osobinu kojom pružaju otpor parenju, te na taj način umanjiti značaj mužjakove prilagodbe. (Holland i sur., 1998.)

Seksualni kanibalizam je uzrokovao evoluciju različitih morfoloških osobina i načina ponašanja životinja, osobito u pauka i bogomoljki. Ima snažan utjecaj na prirodnu selekciju zbog drastičnog, i trenutnog, učinka na opstanak mužjaka i njegovu mogućnost prijenosa genetičkog materijala na iduću generaciju.

Bez obzira na njegovu učestalost unutar vrste važna je selektivna sila, što se očituje razvojem pojava kao što su tehnike udvaranja, oportunističko parenje i velikim varijacijama u veličini jedinki različitog spola.

3.1. Oportunističko parenje

Rizik od kanibalizma postaje znatno manji kada mužjak prakticira oportunističko parenje. Može se pronaći u velikom broju vrsta kod kojih je zabilježen seksualni kanibalizam i podrazumijeva kopulaciju dok se ženka hrani ili je ometena na neki drugi način.

Tijekom presvlačenja jedinke su najranjivije jer im je egzoskelet najmekši; mužjak će pokušati iskoristit period presvlačenja ženke jer tada neće pokazivati karakteristične, visoke razine agresije.

Kod nekih vrsta mužjak će ženki uloviti i donijeti plijen, i na taj način joj pokušati pažnju skrenuti sa sebe kako bi produžio kopulaciju i šansu za uspješnom oplodnjom. (Fromhage & Schneider, 2004.)

3.2. Prilazak ženki

Više metoda prilaženja ženki razvili su mužjaci vrsta kod kojih je zabilježen seksualni kanibalizam. Način na koji joj prilazi imperativ je za njegovo preživljavanje. Ukoliko ga ženka ne primijeti, vrlo je vjerojatno da će doći do kopulacije, odnosno da će je preživjeti.

Mužjak često pokušava izbjeći otkrivanje korištenjem okolnih vjetrovitih uvjeta staništa, prilazeći ženki vrlo polako, straga ili sprijeda - kada će ga ona slabije čuti, odnosno osjetiti njegove vibracije, i vidjeti. (Barry i sur., 2008.)

3.3. Čuvanje ženke

Ukoliko mužjak uspješno kopulira sa ženkom, zadržava se u njenoj blizini i pokušava sprječiti druge mužjake da kopuliraju s istom. Na taj način osigurava prijenos svog genetičkog materijala i eliminira kompeticiju sperme.

Mužjak može "začepiti" otvor vagine ženke i na taj način spriječiti umetanje pedipalpa konkurentnih mužjaka. Ukoliko uspješno amputira svoj pedipalp dok je u tijelu ženke, on ne samo da služi kao svojevrstan čep, nego i omogućuje daljnji prijenos sperme.

U tu svrhu može koristiti i cijelo tijelo te na taj način još više otežati uspješno uklanjanje i ponovnu kopulaciju. U nekih vrsta mužjak sam amputira pedipalp prije kopulacije; izdržljivost mužjaka i njegova masa obrnuto su proporcionalni. Amputiranjem dijelova tijela, mužjak povećava svoju izdržljivost i puno efikasnije "čuva" ženku od konkurentnih mužjaka. (Lee i sur., 2012.)

3.4. Zbližavanje s partnerom

Tijekom udvaranja mužjak abdomen ženke ponekad prekrije svilom, istovremeno ju masirajući kako bi smanjio razinu njene agresije. Iako su i kemijski i taktilni podražaji važni čimbenici za smanjenje učestalosti seksualnog kanibalizma, taktilni imaju najveći učinak na smirivanje ženke. Pretpostavljalo se da svila mužjaka sadrži feromone koji opuštajuće djeluju na ženku. Međutim, svila nije potrebna za uspješnu kopulaciju. Najvažniji faktor, koji uvjetuje uspjeh kopulacije, je taktilna komunikacija između mužjaka i ženke. U slučaju kada rezultira ženkinim prihvaćanjem mužjaka, mužjak započinje kopulaciju - prihvati stražnji dio ženkinog abdomena, i masira ga svojim predljivim bradavicama. U nekih vrsta zbližavanje partnera je potrebno samo u slučaju kada se ženka opire kopulaciji. (Zhang i sur., 2011.)

3.5. Udvaranje

Udvaranje u vrsta kod kojih je zabilježen seksualni kanibalizam osigurava manju razinu agresije kod ženki. Udvaranje se najčešće iskazuje u obliku udvaračkih plesova prije kopulacije ili žarkog obojenja koji pomažu u atrakciji ženke. Mužjaci ponekad znaju nakon kopulacije uništiti dio mreže ženke, kako bi umanjili vjerojatnost da će se pariti s konkurentnim mužjacima i time pokušali spriječiti pojavu poliandrije. (Stoltz i sur., 2007)

4. PRIMJERI

Seksualni kanibalizam nije zabilježen u mnogo vrsta, no skoro svi slučajevi vezani su uz predatore skupine beskralješnjaka. Najviše se pojavljuje u razredu Arachnida, gdje su smješteni pauci i škorpioni. Pojavljuje se još i u razredu Insecta, u razredu Crustacea, ali čak i kod nekih mekušaca u razredu Gastropoda.

4.1. Micaria sociabilis

Micaria sociabilis pauk je iz porodice *Gnaphosidae*. Najčešće obitava na drveću središnje Europe. (slika 1.) Tijekom godine javljaju se dvije generacije potomaka – jedna u proljeće, a druga u rano ljeto.



Slika 1. *Micaria sociabilis*
(http://voices.nationalgeographic.com/2013/05/13/surprise-male-spiders-eat-females-too/)

Odabir partnera u ženki je snažna selektivna sila koja značajno utječe na uspjeh parenja mužjaka. U ekstremnim slučajevima, odbijanje partnera može dovesti do seksualnog kanibalizma. Međutim, ta se pojava ne javlja samo kod njih - ubijanje ženki prije kopulacije, tj. obrnuti seksualni kanibalizam, može biti povezan s mužjakovim odabirom partnerice. U pauka *M. sociabilis* isključivo se pojavljuje obrnuti seksualni kanibalizam. Mužjak kanibalizira ženku ubrzo nakon prvog kontakta. (slika 2.)



Slika 2. Mužjak *M. sociabilis* proždire ženku (http://voices.nationalgeographic.com/2013/05/13/surprise-male-spiders-eat-females-too/)

Učestalost obrnutog seksualnog kanibalizma jako se mijenja tijekom godine. Najveća učestalost je u srpnju - u razdoblju preklapanja dviju generacija mužjaka i ženki - za razliku od travnja, svibnja i kolovoza gdje je učestalost najmanja. Veličina ženki je bila uglavnom ista tijekom cijele sezone. Mužjaci proljetne generacije slične su veličine kao i ženke, a mužjaci ljetne generacije znatno su veći od njih. (Sentenská & Pekár, 2013. b)

Kanibalizam tijekom razdoblja preklapanja dviju generacija, odnosno kada se mladi mužjaci ljetne generacije susreću sa starijim ženkama proljetne generacije, strategija je povoljna za mužjake i može se objasniti mate choice hipotezom.

Povećana učestalost kanibalizma starijih ženki sugerira da mužjaci odabiru partnericu na temelju njene dobi. Broj jajnih stanica u ženki je ograničen, i kako se taj broj kroz vrijeme sve više smanjuje, one ulaze u proces reproduktivnog starenja. Mužjaci stoga odbacuju starije kao potencijalne kopulacijske partnere i čekaju da spolno sazriju ženke mlađe generacije - bez obzira o broju jajnih stanica kod starijih ženki. Mužjaci time naime ni ne gube važnu priliku za kopulacijom i oplodnjom, jer su ženke iz sljedeće, mlađe, generacije spremne za parenje kroz sljedećih nekoliko dana.

Učestalost obrnutog kanibalizma nije povezana sa veličinom ženke niti u jednoj od dviju generacija mužjaka. Veličina mužjaka u međusobnom odnosu generacija, jednako kao i relativne veličine u potencijalnim parovima mužjaka i ženki, značajno utječu na učestalost kanibalizma.

Tijekom proljetne generaciije mužjaci su manje agresivni i ne napadaju ženke toliko često; razina agresije je povezana s veličinom mužjaka. Veći mužjaci također trebaju više hranjivih tvari pa češće hvataju plijen. Veća učestalost seksualnog kanibalizma tijekom preklapanja generacija ide u prilog ovoj pretpostavci.

Napad na ženku je rizičan jer bi mogla ubiti mužjaka braneći se. S obzirom na veličinu tijela ženke mogu i predstavljati hranjiv obrok za mužjaka pa može doći do sukoba između potencijalne koristi i gubitaka u slučaju kanibaliziranja ženke.

Mužjakova agresivnost ima važnu ulogu jer se samo kod jednog dijela mužjaka, odnosno kod mužjaka ljetne generacije, pojavljivao seksualni kanibalizam. Veća učestalost kanibalizma u većih mužjaka može se objasniti aggressive spillover hipotezom. (Sentenská & Pekár, 2014. b)

4.2. Latrodectus hasselti

Latrodectus hasselti otrovna vrsta je pauka iz porodice *Theridiidae*, endemična za Australiju. Interspecijski je grabežjivac – taj način ponašanja najviše je pridonio opstanku i evoluciji seksualnog kanibalizma. Suučesništvo mužjaka je važan dio procesa seksualnog kanibalizma koji je u ove vrste vrlo predvidljiv događaj.

Funkcije udvaranja su smanjiti razinu agresije ženke, a time i vjerojatnost ženkinih napada na mužjaka i signalizirati ženki da mužjak je zapravo potencijalni kopulacijski partner, a ne plijen. (slika 3.)



Slika 3. Mužjak i ženka *L. hasselti* prije kopulacije (https://pages.vassar.edu/sensoryecology/is-sex-worth-being-eaten-the-use-of-silk-pheromones-when-determining-female-quality-in-black-widow-spiders/)

U *L. hasselti* , udvaranje prethodi kopulaciji i može trajati nekoliko sati. Mnoštvo radnji karakteristično je za taj proces mužjak trza nogama, udara i/ili bježi od ženke...Većina radnji mužjaka specifična je za pojedine faze udvaranja, npr., kada ulazi u mrežu prvi put, nakon kontakta sa ženkom i nakon naskakivanja na ženkinu opistosomu. Ženkino odbijanje obično nestaje vremenom i na kraju dopušta mužjaku da kopulira s njom.

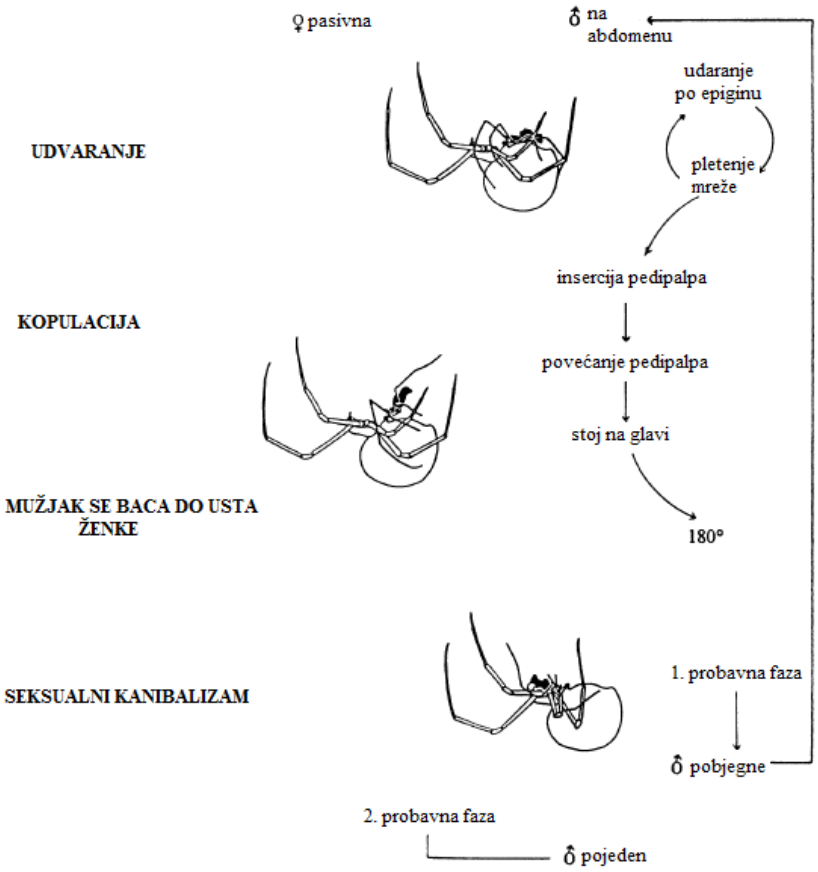
Vjerojatno je da udvaranje *L. hasselti* ne omogućuje mužjaku oprezan prilazak ženki, nego da joj privuče pozornost, budući da njegova uobičajene kretnje mrežom i vibracije koje proizvodi to ne omogućuju. Ženke najčešće ne reagiraju ni na plijen koji je težine mužjaka ili lakši od njega.

Često se dogodi da se na mreži ženke nalazi više mužjaka koji se istovremeno udvaraju. Potencijalni partner ima manje šanse za uspješnu kopulaciju u prisutnosti drugih mužjaka. Mužjakovo radnje poput udaranja ženke, bježanja, rezanja mreža i odskakivanja po mrežama mogu se tumačiti i kao zapreke ili smetnje konkurentim mužjacima, ometajući ih u njihovom udvaranju. Radnje koje druge mužjake stavljaju u nepovoljan položaj i stoga potpomažu uspješnom udvaraču, mužjak će konstantno ponavljati prilikom svakog udvaranja, bez obzira na to jesu li ili nisu drugi mužjaci u mreži tijekom udvaranja. Dakle, udvaranje nije usmjereno isključivo prema ženki.

Činjenica da je udvaranje dugotrajan postupak podupire tvrdnju da je privlačenje pažnje jedan od ciljeva. Ženkin odgovor na mužjakovu aktivnost uključuje pomake u nogama, kratak lov mužjaka... Zato što određene mužjakove radnje izazivaju odgovor kod ženki udvaranje može služiti i kod selekcije mužjaka. Model mate choice odlično opisju ovaj primjer. Nakon što ženka odabere partnera i zauzme položaj za kopulaciju, po njenom tijelu i nogama mužjak mota svilu i tako ispod abdomena ženke gradi nešto nalik na kolijevku. Ta će nakupina svile kasnije služiti kao oslonac ženki i mužjaku tijekom procesa seksualnog kanibalizma i oplodnje. Nakon toga mužjaci najčešće udaraju pedipalpima po epiginu, poklopcu vagine ženke. Mužjak zatim zauzima položaj za kopulaciju i kreće s oplodnjom, stavljajući svoje pedipalpe s paketićima sperme u ženkinu vaginu. Ubrzo nakon toga, zbog povećanja elastične vrećice koja se ispuni hemolimfom na rubu pedipalpa i uz pomoć ženskog abdomena koji ga pogurne, mužjak se podigne u položaju „stoja na glavi“, a zatim se sam baci na prosomu ženke – tako da mu je abdomen u razini njenih usta. Ženka započinje hranjenje mužjakom lučenjem probavnih sokova, a mužjakova predaja ženki postaje potpuna nakon što u njegov abdomen zabode očnjake i na taj način spriječi njegovo kretanje.

No, nakon 5-20 minuta mužjak počinje savijati i izbacivati noge te tako započinje izvlačenje. Te kretnje postaju sve jače i nakon nekog vremena ženka ga pušta. Mužjak

kopulira sa ženkom još jednom, i opet završava kod njenih usta. Prva probavna faza se sastoji od otapanja vanjskog hitina i potkožnog sloja gvanina dijela mužjakovog leđnog abdomena, a nakon što se mužjak okrene drugi put ženka počinje sisati njegovu tjelesnu tekućinu – mužjak je preslab da pobjegne i drugi put. (Slika 4.)



Slika 4. Dijagram kopulacije *L. hasselti*

(Forster, 1995.)

Seksualni kanibalizam ženke *L. hasselti* uključuje predvidljive elemente suučesništva mužjaka, koji su rezultat genetičkih predispozicija neviđenih u drugih vrsta. Ovo je primjer evolucije mužjaka i njegova prilagodba na seksualni kanibalizam, kako bi osigurao prijenos svojih gena u sljedeću generaciju. (Forster, 1995.)

4.3. *Mantis religiosa*

Mantis religiosa kukac je iz porodice Mantidae. Poznata je pod nazivom europska bogomoljka, te sadrži puno različitih podvrsta rasprostranjenih uglavnom po sjevernoj zemljinoj polutci.

Dostupnost plijena i mužjaka može se mogu promijeniti kroz sezonu. Samim time se mijenja i učestalost seksualnog kanibalizma. Kako sezona odmiče kraju sve je vići broj ženki u odnosu na broj mužjaka. (Prokop & Vaclav, 2007.)

Mužjaci najčešće jako oprezno prilaze ženkama i prestanu se micati kada ženka pogleda u njihovom smjeru. Najbrže se kreću prema ženki kada se i sama kreće u istom smjeru kao i oni ili kada vjetar uzrokuje gibanje okolne vegetacije. Mužjak se često ljulja pri prilasku imitirajući kretnje okolne vegetacije pod vjetrom. U većini slučajeva mužjak naskače na ženku s udaljenosti od 1-10 cm, najčešće kada ona gleda u suprotnom smjeru. Mužjaci ponekad klepeću krilima dok naskakuju na ženku. Seksualni kanibalizam događa se prije kopulacije, dok mužjak pokušava naskočiti na ženku. (Jayaweera i sur., 2015.) (Slika 5.)



Slika 5. Seksualni kanibalizam kod *M. religiosa* *(https://en.wikipedia.org/wiki/Mantis)*

Kod *M. religiosa* nema aktivnog udvaranja ženki. Isto ponašanje pokazuju vrste koje žive u staništima bogatima vegetacijum, gdje se mužjak neprimjećeno može prikrasti ženki ili gdje će ženka, bez obzira što je mužjaku prividno dopustila kopulaciju nakon njegova udvaranja, pojesti mužjaka kada se približi i na taj način ga prevariti. To je najčešće slučaj kod pothranjenih ženki.

Teže ženke privlače znatno više mužjaka od lakših ženki. Razlozi tome su što nesu jaja prije nego lakše ženke, tako da nije vjerojatno da će se ponovno pariti prije polaganja jaja. Sperma mužjaka koji se posljednji pario sa ženkom ima prednost u oplodnji ženkine jajne

stanice, i to smanjuje vjerojatnost sljedećeg mužjaka da oplodi većinu jajnih stanica. Uhranjene ženke su plodnije i manje je vjerojatno da pojedu partnera.

Ženkino tjelesno stanje ima značajan utjecaj na učestalost seksualnog kanibalizma; ženke u lošijem stanju pojele su svoje partnere češće od žena u dobrom. Značajan utjecaj ima i broj parenja ženke na učestalost seksualnog kanibalizma. Ženke koje su se već parile češće su pojele svoje partnere od ženki koje se nisu parile. Nadalje, parene ženke u lošem stanju pojele su njihove partnere znatno češće od parenih ženki u dobrom stanju. To se može objasniti adaptive foraging hipotezom. Kada mužjak siđe sa ženke, ona ga ili ignorira ili okrene glavu i prthorax da ga gleda.

Seksualni kanibalizam je koristan za mužjake samo ako je šansa za oplodnju sljedeće ženke niska i hranjive tvari pružene ženki doprinose reproduktivnom uspjehu mužjaka. To ovisi o vjerojatnosti parenja s više od jedne ženke, vremenu potrebnom da se hranjive tvari iz mužjakovog tijela apsorbiraju u ženku i vjerojatnost očinstva ako se ženka parila s više mužjaka.

Trajanje parenja je pod kontrolom mužjaka kada nema kanibalizma, a ženka kontrolira kada se dogodi kanibalizam. Ženke mogu koristiti kanibalizam za ograničavanje uspjeha mužjaka, smanjujući intervale između parenja ili mijenjanjem trajanja parenja koje može utjecati na prijenos sperme trenutnog partnera. (Lawrence, 1992.)

4.4. *Araneus diadematus*

Areneus diadematus je pauk porodice Araneidae i živi na području Europe i Sjeverne Amerike.Seksualni kanibalizam u vrste *A. diadematus* može se dogoditi prije, tijekom ili poslije kopulacije, odnosno u bilo kojem trenutku tijekom udvaranja ili parenja. (slika 6.)



Slika 6. Mužjak A. diadematus prilazi ženki
(http://animals.howstuffworks.com/arachnids/spider8.htm)

Napadi ženki često ne dovode do smrti i kanibaliziranja mužjaka. Seksualni kanibalizam treba promatrati kao dvostruki događaj koji uključuje napad ženke, ali i uspješan čin ubijanja. Izgladnjele ženke djevice *A. diadematus* napadaju mužjake, ali rijetko završe sa obrokom. Neuspješni napadi prije kopulacije podrazumijevaju potrošnju energije za ženku. Ako ženka kanibalizira mužjaka za hranjive tvari, energetski trošak možda neće biti neutraliziran. Ženka bi trebala pokušati pojesti mužjaka samo kada će dobivene hranjive tvari nakon uspješnog napada donijeti energetski višak. Sličan odnos pronađen je kada se broj parenja uzima u obzir; iako su ženke koje su se prethodno već parile više sklone napadu prije kopulacije, nije bilo vjerojatno da će ubiti partnera. Glad motivira ženku na agresivno ponašanje, a vjerojatnost pojave kanibalizma prije ili poslije kopulacije određuje razlika u veličini partnera. Takvo ponašanje moglo bi se objasniti adaptive foraging hipotezom.

Spolni dimorfizam je važan parametar koji utječe na vjerojatnost seksualnog kanibalizma prije kopulacije u *A. diadematus*, jer se vjerojatnost kanibalizma prije kopulacije povećava povećanjem omjera veličine ženke i mužjaka. Ženke su napadale mužjake različitih veličina, a manji mužjaci su bili ubijeni prije nego što su dobili šansu za parenje, za razliku od većih mužjaka. To pruža dokaze za mate choice hipotezu, tj. da seksualni kanibalizam ženki omogućuje procjenu kvalitete mužjaka i ubijanje onih mužjaka koji nisu dovoljno jaki oduprijeti se ženkinoj agresiji. (Roggenbuck, 2011.)

4.5. Lycosidae

Porodica pauka Lycosidae može se naći na skoro svim vrstama staništa i broji preko 2300 vrsta rasprostranjenih diljem cijelog svijeta. (slika 7.)



Slika 7. Ženka *Lycosa furcillata* s mladima
(http://ednieuw.home.xs4all.nl/australian/Lycosidae/Lycosidae.html)

Odnos između uspješnog parenja i uspješnog hvatanja mužjaka utječe na to hoće li se seksualni kanibalizam pojaviti prije ili poslije kopulacije. Ženkama koje su kanibalizirale mužjake poslije kopulacije trebalo je duže vrijeme i zahtijevalo je više interakcije s njim za uspješno hvatanje nego što je trebalo ženkama koje pojedu mužjaka prije kopulacije. Što je teže uhvatiti mužjaka nakon kopulacije, manja je šansa za pojavom kanibalizma. Ženkama je mnogo lakše pojesti mužjaka prije kopulacije, zbog sporijeg prilaska i raznih tehnika udvaranja, za razliku od refleksnog bježanja od ženki nakon kopulacije. Zbog veće uspješnosti seksualnog kanibalizma prije kopulacije ženke u obzir moraju uzeti odnos njegovih prednosti i nedostataka, te pokušati ih održavati u ravnoteži - proždiranjem mužjaka ili kopulacijom s njima. Glad ženke i dostupnost mužjaka glavni čimbenici koji utječu na kanibalizam prije kopulacije od strane ženki djevica. Ženke koje su se već parile i one u lošem tjelesnom stanju su motiviranije da pretkopulatorno pojedu mužjaka jer vrijednost mužjaka kao obrok nadmašuje njegovu vrijednost kao partnera. Kvaliteta mužjaka može biti još jedan faktor koji ženke integriraju u toj odluci. Ženke mogu kanibalizirati mužjaka prije parenja kao primjer odbijanja kopulacije. ženke djevice će vjerojatnije pokušati kanibalizirati slabije mužjake prije kopulacije.

Mužjaci često mogu saznati da li se ženka parila i kakvog je tjelesnog stanja, pa bazirati odabir ženke za udvaranje na tome. Za to često koriste kemijske signale u zraku i radije se udvaraju ženkama djevicama i na taj način izbjegavaju kanibalizma prije kopulacije i kompeticiju.

Pojava seksualnog kanibalizma varira unutar istih i između različitih vrsta. Ženkino tjelesno stanje i status parenja važne su odrednice za vrijeme kada će se u odnosnu na kopulaciju kanibalizam pojaviti, a pojava spolnog dimorfizma, odnosno veće tijelo ženke, i percepcija dostupnosti partnera jako utječu na učestalost kanibalizma. (Wilder & Rypstra, 2012.)

4.6. Roboastra europaea

Roboastra europaea je vrsta morskog puža golaća. Predator specijalist, hrani se puževima golaćima, najčešće iz svoje porodice Polyceridae.

Kada se dva puža, pripadnika te vrste, susretnu, počinju se dodirivati svojim ticalima. Iako se ponekad može dogoditi da obje jedinke ne reagiraju na takvo ponašanje, što rezultira njihovim udaljavanjem, najčešće to nije slučaj. U većini slučajeva susret završi napadom jedinki jedne na drugu. Obje jedinke pokušavaju progutati jedna drugu, pripremaju usni aparat i pokušavaju raširiti velum preko cijelog tijela druge jedinke, u pokušaju da je progutaju cijelu.

Zbog vrlo sličnih veličina tijela te borbe mogu trajati i do 30 minuta. Najčešće završe bez da ijedna jedinka bude progutana. U slučaju da se neka jedinka pokuša povući, druga će je pokušati uloviti i kretat će se u njenom smjeru..

Borba može biti i pokušaj kopulacije. Iako je hemafrodit, jedna ili obje jedinke, ispupče penis i iskazuju želju za parenjem. (slika 8.) Ponekad se može pojaviti i vrlo kompleksan pokušaj udvaranja. Takvo se ponašanje vrlo jednostavno može prekinuti nastavkom isključivo borbe i izmjene tih dvaju obrazaca ponašanja dosta su česte. Seksualni kanibalizam u vrsta koje su gonohoristi najčešće se događa nakon kopulacije. To je ekstreman način mužjakovog pokušaja da poveća vjerojatnost uspješne kopulacije, ali i fekunditeta ženke.



Slika 8. Dvije jedinke *R. europeaea* u borbi
(http://www.medslugs.de/E/Atl-E/Roboastra_europaea/Roboastra_europaea_10.htm)

U vrsta poput *R. europeaea*, razina agresije visoka je u pokušajima kopulacije, pa češće rezultira napadom na i proždiranjem na druge jedinke, što se uklapa u aggressive spillover hipotezu.

Iako je hemafrodit, kanibalizam prije kopulacije može biti način selekcije partnera i objasniti se mate choice hipotezom. Vrlo je važan odnos veličine dvaju jedinki - ukoliko je razlika dovoljno velika manja jedinka će biti pojedena. Fekunditet ženke direktno je povezan s veličinom i na taj način se biraju jedinke koje pokazuju bolje karateristike i poželjniji su kopulacijski partneri. (Megina & Cervera, 2003.)

4.7. Scorpiones

Vjerovalo se da je seksualni kanibalizam čest i da se pojavljuje u mnogo vrsta roda Scorpiones. No, taj pojam se odnosi na proždiranje mužjaka ili njegovi dijelova prije, tijekom ili kratko nakon kopulacije. Nakon što se kopulacijski partneri razdvoje, njihovo ponašanje se više ne bi trebalo tumačiti u kontekstu seksualnog kanibalizma. (slika 9.) Iako je seksualni kanibalizam prije i poslije kopulacije zabilježen u reda Scorpiones, mnogo je rijeđi nego što se prije pretpostavljalo. (Elgar, 1992)



Slika 9. Pojava kanibalizma u škorpiona
(https://www.flickr.com/photos/rainforests/15428665340/in/album-72157648524584357/)

Predatorima koljena Arthropoda parenje može predstavljati velik problem. Mužjaci ne samo da riskiraju tražeći potencijalnu partnericu, nego postoji mogućnost da će ih, jednom kada je nađu, pojesti prije uspješne kopulacije. Iako se na nekim područjima mogu pronaći visoke gustoće populacija neke vrste, najčešće to nije slučaj. Uz to, najčešće nisu aktivni predatori i ne traže plijen, nego vrijeme provode čekajući ispod površine zemlje. Zbog ovdje navedenih faktora vjerojatnost susreta spolova vrlo je niska. Stoga je vjerojatnije da će se kanibalizam dogoditi nakon kopulacije.

Nakon kopulacije kod nekih vrsta pojavljuje se stereotipno bježanje mužjaka od ženke, iako do kanibalizma najvjerojatnije ne bi došlo, ili samo rastanak partnera. Mužjaci najčešće mogu proizvesti nove spermatofore za manje od tjedan dana.
Sve to daje naslutiti da mužjak ne sudjeluje svojevoljno u kanibalizmu nakon parenja. Izgladnjele ženke slabije tjelesnog stanja pojest će mužjaka jer im više vrijedi kao obrok nego kao kopulacijski partner. (Pereti & Acosta, 1999)

5. LITERATURA

A test of sexual cannibalism models, using a sit and wait predator – Douglass H. Morse, (Biological Journal of the Linnean Society, 2004.)

Evolutionary significance of sexual cannibalism – Mark A. Elgar and Jutta M. Schneider, (ADVANCES IN THE STUDY OF BEHAVIOR, VOL. 34, 2004.)

Sexual cannibalism-who benefits – Mark A. Elgar, (Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates) - Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa, 1997.

Sexual cannibalism as a manifestation of sexual conflict - Jutta M. Schneider, (Cold Spring Harbor Laboratory Press), 2014.

Eat or not to eat - reversed sexual cannibalism as a male foraging strategy in the spider Micaria sociabilis (Araneae, Gnaphosidae) - Lenka Sentenska & Stano Pekar, 2014.

Sexual cannibalism and mate choice – John Prenter, Calum MacNeil & Robert W. Elwood, (2005, The Association for the Study of Animal Behaviour)

Challenging the aggressive spillover hypothesis - is pre-copulatory sexual cannibalism a part of a behavioural syndrome - Simona Kralj-Fišer, Jutta M. Schneider & Matjaž Kuntner, (Ethology - International journal of behavioural biology), 2013.

Mate choice and sexual size dimorphism, not personality, explain female aggression and sexual cannibalism in raft spiders - Simona Kralj-Fišer, Klemen Čandek, Tjaša Lokovšek, Tatjana Čelik, Ren-Chung Cheng, Mark A. Elgar, Matjaž Kuntner, (2015, The Association for the Study of Animal Behaviour)

Exploiting a moment of weakness - male spiders escape sexual cannibalism by copulating with moulting females - Gabriele Uhl, Stefanie M. Zimmer, Dirk Renner & Jutta M. Schneider, 2015.

Mate with the young, kill the old - reversed sexual cannibalism and male mate choice in the spider Micaria sociabilis (Araneae, Gnaphosidae) - Lenka Sentenska & Stano Pekar, 2013.

The behavioural ecology of Latrodectus hasselti (Thorell), the Australian Redback Spider (Araneae: Theridiidae): Lyn Forster - 1995.

Sexual cannibalism in the praying mantid, Mantis religiosa: a field study - S. E. Lawrence, 1992.

Holland, Brett; Rice, William R. (1998). "Perspective: Chase-Away Sexual Selection: Antagonistic Seduction Versus Resistance". Evolution. 52 (1): 1–7.

The risk of sexual cannibalism and its effect on male approach and mating behaviour in a praying mantid - Anuradhi Jayaweera, Darshana N. Rathnayake, Kaytlyn S. Davis, Katherine L. Barry, 2015.

Seasonal aspects of sexual cannibalism in the praying mantis (Mantis religiosa) - Pavol Prokop, Radovan Vaclav - 2007.

Sexual cannibalism in the European garden spider Araneus diadematus: the roles of female hunger and mate size dimorphism - Helma Roggenbuck, Stano Pekár, Jutta M. Schneider - 2011.

Trade-off between Pre-and postcopulatory sexual cannibalism in a wolf spider (Araneae, Lycosidae) - Shawn M. Wilder and Ann L. Rypstra - 2012.

Diet, prey selection and cannibalism in the hunter opisthobranch Roboastra europaea - Cesar Megina and Juan Lucas Cervera - 2003.

Sexual cannibalism in scorpions: fact or fiction? - Alfredo V. Peretti and Luis E. Acosta - 1999.

Behavior and Ecology of Mating in the journal of Arachnology - Polis, G.A. & Farley, R.D. 33-46 (1979)

Sexual cannibalism is associated with female behavioural type, hunger state and increased hatching success - Berning, A.W. et al., Animal Behaviour 84, 715-721 (2012)

Mate quality, not aggressive spillover, explains sexual cannibalism in a size-dimorphic spider - Kralj-Fišer, S. et al., Behavioral Ecology and Sociobiology 66, 145-151 (2011)

Male sexual cannibalism in a sand-dwelling wolf spider with sex role reversal - Aisenberg, A., Costa, F.G. & González, M., Biological Journal of the Linnean Society 68-75 (2011)

Safer sex with feeding females: sexual conflict in a cannibalistic spider - Lutz Fromhage and Jutta M. Schneider, Behavioral Ecology 16, 377–382 (2004)

Male mating behaviour reduces the risk of sexual cannibalism in an Australian praying mantid - Barry, K.L., Holwell, G.I. & Herberstein, M.E. J Ethol, Journal of Ethology 27, 377–383 (2008)

Emasculation: gloves-off strategy enhances eunuch spider endurance - Qi Qi Lee, Joelyn Oh, Simona Kralj-Fišer, Matjaž Kuntner, Daiqin Li , Biology letters 8, 733–5 (2012)

Mate binding: male adaptation to sexual conflict in the golden orb-web spider (Nephilidae: Nephila pilipes) - Shichang Zhang, Matjaž Kuntner, Daiqin Li , Animal Behaviour 82, 1299–1304 (2011)

Males assess chemical signals to discriminate just-mated females from virgins in redback spiders - Jeffrey A. Stoltz, Jeremy N. McNeil, Maydianne C.B. Andrade, Animal Behaviour 74, 1669–1674 (2007)

Male induction of female quiescence / catalepsis during courtship in the spider, Agelenopsis aperta - Elizabeth Becker, Susan Riechert and Fred Singer, 142, 57–70 (2004)

Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates - Elgar MA. 1992.

Cannibalism. *Ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford: Oxford University Press, 128–155

Internetski izvori :

http://ib.berkeley.edu/courses/ib160/past_papers/suttle.html, pristupljeno 13.09.2016.

http://voices.nationalgeographic.com/2013/05/13/surprise-male-spiders-eat-females-too/, pristupljeno 13.09.2016.

https://pages.vassar.edu/sensoryecology/is-sex-worth-being-eaten-the-use-of-silk-pheromones-when-determining-female-quality-in-black-widow-spiders/, pristupljeno 13.09.2016.

https://en.wikipedia.org/wiki/Mantis, pristupljeno 13.09.2016.

http://animals.howstuffworks.com/arachnids/spider8.htm, pristupljeno 13.09.2016.

http://ednieuw.home.xs4all.nl/australian/Lycosidae/Lycosidae.html, pristupljeno 13.09.2016.

https://www.flickr.com/photos/rainforests/15428665340/in/album-72157648524584357/, pristupljeno 13.09.2016.

6. SAŽETAK

Seksualni kanibalizam je pojava tijekom koje jedinka konzumira kopulacijskog partnera ili neke dijelove njegova tijela, prije, tijekom ili nakon kopulacije. Može se smatrati ekstremnim oblikom spolnog konflikta. Najčešće se pojavljuje u razredu Arachnida, a red Aranea ima najviše vrsta kod kojih je takvo ponašanje zabilježeno. Istraživanja evolucije seksualnog kanibalizma najčešće se fokusiraju na aspekte prehrane, važnost seksualnog dimorfizma i spolnu selekciju. O tim faktorima ovisi hoće li se kanibalizam dogoditi prije ili nakon kopulacije. Time se određuje i kolika je razlika uloženih resursa i dobivene koristi od takvog ponašanja za mužjaka, odnosno ženku. Mužjaci pojedeni prije više nemaju šanse prenijeti svoj genetički materijal, a ženka, iako dobiva hranjiv obrok, također riskira reproduktivni uspjeh, jer može prekinuti prijenos sperme, ili ne primiti spermu uopće. Nakon oplodnje mužjak, iako pojeden i nema više mogućnosti buduće kopulacije, služi kao izvor nutrijenata za buduće potomke već oplođene ženke

.Seksualni kanibalizam uzrokovao je evoluciju različitih morfoloških osobina i načina ponašanja životinja, te iako je relativno rijetka pojava, ima snažan utjecaj na prirodnu selekciju. Bez obzira na njegovu učestalost unutar vrste važna je selektivna sila, što se očituje razvojem pojava kao što su tehnike udvaranja, oportunističko parenje i spoln dimorfizam, najčešće u mužjaka.

7. SUMMARY

Sexual cannibalism is behavior in which one member of the courting or copulating male-female pair consumes the other, before, during or after copulation. It most often occurs in the class Arachnida – order Aranea has the most species in which such behavior was observed. Research on the evolution of sexual cannibalism usually focuses on aspects of the nutrition, the importance of sexual dimorphism and sexual selection. These factors will influence the timing of sexual cannibalism the most – they will determine if sexual cannibalism is going to be precopulatory or postcopulatory. This will determine the trade-off between costs and benefits of the sexual cannibalism for each of the sexes. Males eaten before copulation no longer have the chance to transfer their genetic material. Females, even though they get a nutritious meals, also risks reproductive success, because sexual cannibalism can stop or prevent the transfer of sperm.

After fertilization male, although eaten and there is no more future opportunities for copulation, serves as a source of nutrients for future offspring already fertilized females.

Sexual cannibalism has caused the evolution of different morphological characteristics and behavior patterns of animals, and although relatively rare, has a strong impact on natural selection. Despite its frequency within a species it is still an important selective force, which caused development of courtship, opportunistic mating and sexual dimorphism, mostly in males.