



**Mark Cooper**

**Variation i kopulationsvarighed i ormelignende tusindben**

**Mark Cooper**

**Variation i kopulationsvarighed i ormelignende tusindben**

## **Bibliografi**

Forfatteren blev født i Oxford, Storbritannien. Han indskrevet i Damelin, Braamfontein. Han har en uddannelse i biovidenskab fra University of Witwatersrand og University of Cape Town. Han er en registreret professionel naturforsker. Han har udgivet 80 artikler, 7 konferenceprotokoller, 9 bøger og 2 teser.

## Indholdsfortegnelse

**Kopulation varighed variation i orm-lignende tusindben ... 5-46**

**Mark Cooper**<sup>1-4</sup>

<sup>1</sup>Institut for Botanik, University of Johannesburg, Auckland Park 2092, S. Afrika.

<sup>2</sup>School of Animal, Plant & Environmental Sciences, University of the Witwatersrand, Johannesburg 2050, S. Afrika.



<sup>3</sup>Institut for Biologiske Videnskaber, University of Cape Town, Rondebosch 7701, S. Afrika.

<sup>4</sup>Institut for Botanik og Zoologi, University of Stellenbosch, Matieland 7602, S. Afrika.

**Abstrakt** kopulationsvarighed er en reaktion på sædkonkurrence. Af mange afgørende faktorer for kopulation varighed på tværs af leddyr, undersøgte jeg variation i samleje varighed i mate-bevogtning i orm-lignende millipedes. Null-hypotesen var gennemsnitlig samleje, og standardafvigelsen i kopulationsvarigheden var uafhængig. Kopulationsvarigheder og standardafvigelser for 11 populationer af millipedes blev opnået fra litteraturen. Kopulationsvarighederne var stærkt korreleret med standardafvigelser i sydafrikanske populationer ( $r=0,8824$ ,  $r^2=0,8824$ ,  $n=11$ ,  $p=0,000323$ ). Disse varierede fra *Calostreptus* sp. ( Sengwa) ( $33,8\pm22,9$  min.) til *Doratogonus* (=Alloporus) *uncinatus* (Hwange) ( $205,8\pm60,8$  min.) og omfattede tre skovarter. Kvindens størrelse var korreleret med standardafvigelsen i kopulationsvarigheden i savanneben ( $r=0,9269$ ,  $r^2=0,8591$ ,  $n=8$ ,  $p=0,000924$ ). Hanstørrelsen var korreleret med standardafvigelsen i kopulationsvarigheden i savanneben ( $r=0,9337$ ,  $r^2=0,8718$ ,  $n=8$ ,  $p=0,000693$ ). Der var ingen signifikant forskel mellem korrelationskoefficienterne for han mod hunvariation ( $z=0,07997498$ ,  $n=8$ ,  $p=0,93625715$ ). Millipedes lignede nogle arachnider, hvor varigheden af kopulation og variation i kopulationsvarigheden korrelerede med intraspecifik størrelsesvariation. Variation i kopulationsvarighed fortolkes for at have korreleret med intensiteten af sædkonkurrencen.



**Nøgleord:** forskel, kvinde, mand, parring, størrelse, sæd.

## **1 Indledning**

Form og løsning af seksuelle konflikter i udviklingen af insekt og arachnid parring systemer kan diskuteres (Choe og Crespi 1997). En liste over omkostninger og fordele, både fænotypiske og genotypiske, for mænd og kvinder til at forlænge samleje viser en voksende erkendelse af, at deres primære interesser i parring er asymmetriske (Dickinson 1997). Ortodoksi har det, at hanen altid nyder godt af at remere, mens kvinden oplever de tilknyttede omkostninger. Størstedelen af de fordele, som hannen har opnået, er de samme som dem, der opnås ved at maksimere samlejenumrene, dvs. øget faderskabsforsikring (Stockley 1997), nye ideer til, hvorfor en kvinde forbliver sammen med en mand og opretholder genital kontakt i en længere periode. Derfor den kvindelige mate-bevogtning hypotese (Eens og Pinxten 1995, Finke et al. 1997).

1984 19 for fuldt ud at fastslå kvindens adaptive adfærd, er det bydende nødvendigt at huske i første omgang det mandlige perspektiv (Rodriguez 1994). Langvarig kopulation er en adfærdstilpasning, der gavner mænd ved at reducere sædkonkurrencen (Parker 1970). Omkostningerne, i form af reduceret parringsfrekvens på grund af reduktion i tiden til at lokalisere og befrugte flere kvinder, reduceret overlevelse på grund af tab af tid brugt fodring, øget

iøjnefaldende til rovdyr eller reduceret evne til at flygte fra rovdyr, er lave med hensyn til chancen for at øge faderskabet. Således i mand-kvinde møder, en konflikt over kontrollen med parring beslutning typisk opstår, da disse kontakt behovtninger kan være dyrt for kvinder.

Kopulationsvarighed er en reaktion på sædkonkurrence (Kelly og Jennions, 2016). Den bestemmer insemination, befrugtning, ægnummer/produktion og faderskab (Micholitsch et al., 2000; Zhong og Hua, 2013; Cooper, 2015; Ullah et al., 2019). Der er mange afgørende faktorer for kopulation varighed på tværs af leddyr, såsom timingen af insemination varierer til med spermatophore størrelse og mandlige genital titillation, når der er indirekte sædooverførsel (Vahed et al., 2011). Selv varmemstress hos mænd kan påvirke kopulationsvarigheden negativt (Zhang et al., 2016). Det var "foreslå [d], at langvarige samleje får mening i flere parringssituationer og bør spille en rolle i sædkonkurrence eller andre former for seksuel udvælgelse" (Szira'nyi et al., 2005).

Optimal kopulationsvarighed afhænger af mænds og kvinders størrelse (Charnov og Parker, 1995; Cooper 2020; Parker og Simmons, 1994; Parker et al., 1999).



Størrelsesafhængig kopulationsvarighed og mate bevogtning forekommer i *flue-Drosophila melanogaster* (LaFranc og Bundgaard, 2004), skorpionfluen (*Panorpa cognata*) (Engqvist, 2003), edderkopper (Elgar, 1995), skelettet rejer *Caprella penantis* (Takeshita og Henmi, 2010), carrionbillen *Necrophila americana* (Knox og Scott, 2006), orb-web edderkopper (Prenter, 2003), millipede *Centrobolus inscriptus* (Cooper, 2020) og gule dungflies (Parker, 1974; Grafen og Ridley, 1984; Alcock, 1994; Arnqvist og Danielsson, 1999). Dette er ikke tilfældet i millipede *Nyssodesmus pythos* (Adolph og Geber, 1995).

I ormlignende tusindben har både mænd og kvinder udviklet morfologiske egenskaber, der ser ud til at hjælpe med at tvinge og modstå henholdsvis kopulation. Hannerne har tarsale puder til at gribe kvinder og forskellige genitale processer, der fungerer til at holde kvinden forreste (Cooper 2020). Kvinder har rygsøjler på bursa copulatrix, der kan fungere til at udelukke mænd fra deres sædbutikker (Cooper 2020), og er kendt for at engagere sig i 'rekylning' og en modvilje mod at parre sig (Tadler 1993). Målet her er at (1) identificere rækkefølgen af adfærd, der finder sted før, under og efter kopulation; (2) kvantificere variansen i kopulationens varighed. I tusindben forlænges kopulation

normalt og varierer mellem arter og mellem populationer (Berkowitz & Warburg 1988, Telford og Dangerfield 1990, Barnett 1997). Der lægges vægt på intraspecifik varians i kopulation varighed og konflikten mellem mænd og kvinder i afslutning kopulation. Selv om mænd kan kontrollere kopulation varighed i nogle arter (Telford & Dangerfield 1994), der kan være en interessekonflikt. Hypotesen om interessekonflikter forudsiger, at der også er en kvindelig "give-up" tid, før samleje bliver dyrt; (3) test for størrelsesrelateret kopulationsvarighed hos mænd og kvinder. En forudsigelse er, at arter med langvarig kopulation har positiv størrelse-assortativ parring (Ridley 1989). En ledsagende forudsigelse er, at kopulation varighed er kortere, når seksuel size dimorfisme (SSD) stiger.

Her undersøger jeg kopulationsvarighed og kopulationsvarighed variation i mate-bevogtning i tusindben (Cooper, 2020; Telford og Dangerfield, 1993). I tusindben bestemmer kopulationsvarigheden, hvad sædkvalitet er, og hvornår sædrækkefølgen ændres i forhold til intervallet mellem parring (Cooper, 2019). Jeg først få beregninger for intraspecifik variation i samleje varighed af elleve populationer af tusindben og udføre interpopulation sammenligninger for at teste null hypotese kopulation og variationer i samleje varighed er uafhængige.



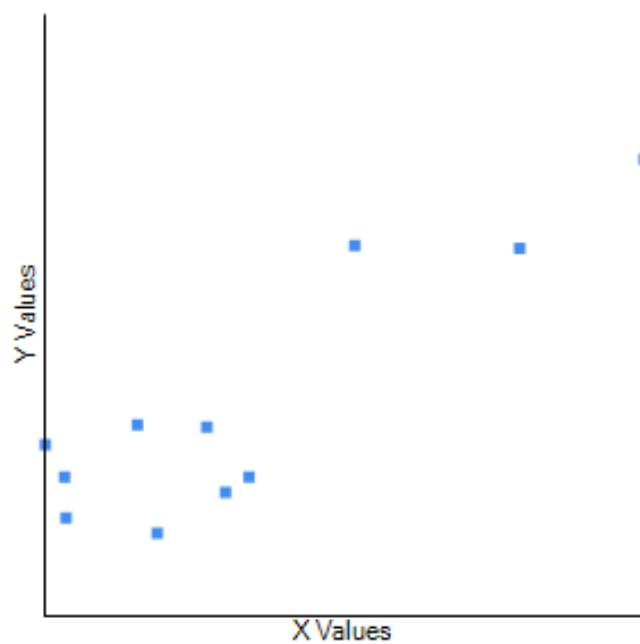
## **2 Materialer og metoder**

Variation i kopulationsvarigheder (midler og standardafvigelser) for 11 populationer af tusindben stammer fra litteraturen (Telford og Dangerfield, 1993; Cooper, 2020). Kopulationsvarigheder og deres standardafvigelser blev korreleret ved <http://www.socscistatistics.com/tests/pearson/default2.aspx>.

Korrelationskoefficienterne blev sammenlignet ved <http://www.danielsoper.com/statcalc/calculator.aspx?id=104>.

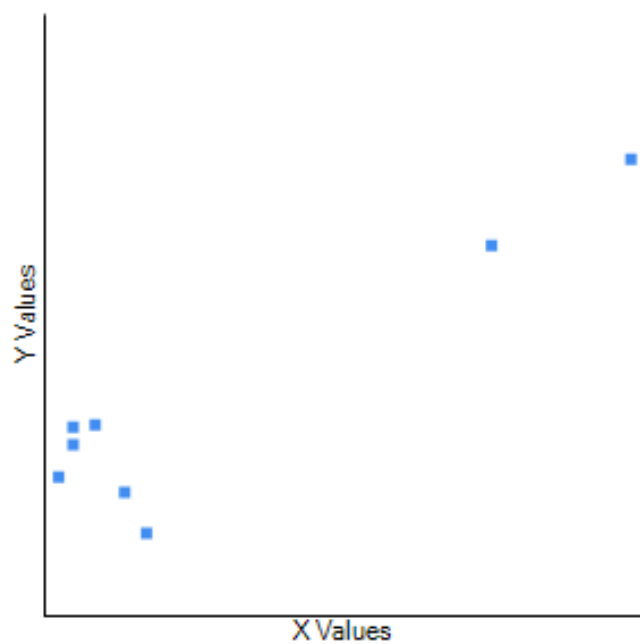
### **3 Resultater**

Kopulationsvarigheder (x-værdier) var stærkt korreleret med standardafvigelser i kopulationsvarigheder (Y-værdier) på tværs af sydafrikanske populationer (figur 1:  $r=0,8824$ ,  $r^2=0,8824$ ,  $n=11$ ,  $p=0,000323$ ). Disse varierede fra *Calostreptus* sp. (Sengwa) ( $33,8 \pm 22,9$  minutter) til *Doratogonus* (= *Alloporus*) *uncinatus* (Hwange) ( $205,8 \pm 60,8$  min.) og omfattede tre skovarter af *Centrlusobo* (*anulatus*, *inscriptus*, *ruber*). Kvindens størrelse var korreleret med standardafvigelsen i kopulationsvarigheden i savanneben (figur 2:  $r=0,9269$ ,  $r^2=0,8591$ ,  $n=8$ ,  $p=0,000924$ ). Hanstørrelsen var korreleret med standardafvigelsen i kopulationsvarigheden i savanneben (figur 3:  $r=0,9337$ ,  $r^2=0,8718$ ,  $n=8$ ,  $p=0,000693$ ). Der var ingen signifikant forskel mellem korrelationskoefficienterne for hanner og hunner ( $z=0,07997498$ ,  $n=8$ ,  $p=0,93625715$ ).

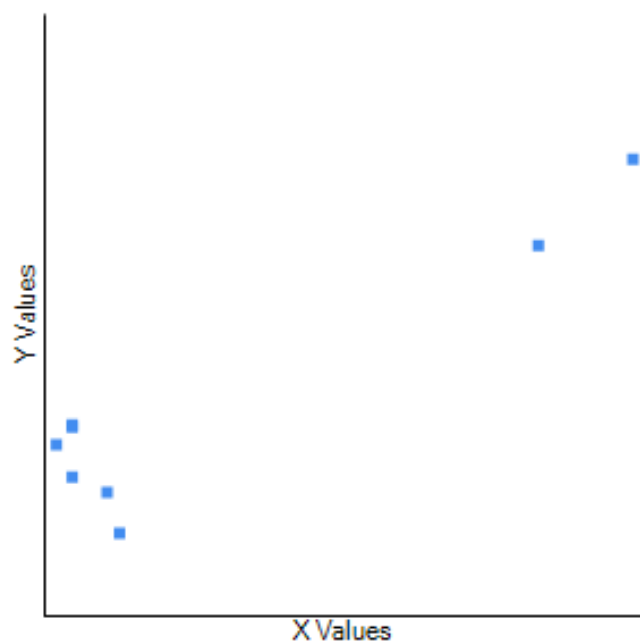


**Figur 1.** Stærk positiv korrelation mellem kopulationsvarighed (X-værdier) og standardafvigelse i kopulationsvarighed (Y-værdier) i sydafrikanske tusindben.





**Figur 2.** Korrelation mellem kvindelig kropsstørrelse (x-værdier) og standardafvigelse i kopulationsvarighed (y-værdier) i sydafrikanske savanne tusindben.



**Figur 3.** Korrelation mellem mandlig kropsstørrelse (x-værdier) og standardafvigelse i kopulationsvarighed (y-værdier) i sydafrikanske savanne tusindben.

## 4 Diskussion

I helminthomorph tusindben indleder hannerne kopulation ved at nærme sig hunnerne bagfra og bevæge sig mod hovedet langs den dorsale overflade (Mauries 1969). Emnet mate anerkendelse og de tilknyttede adfærdsmæssige signaler blev ikke undersøgt, og antages at følge en tilfældig tur (Telford og Dangerfield 1993). Precopulatory kamp Det accepteres, at i denne indledende periode i parringssekvensen, at mænds og kvinders evolutionære interesser er forskellige (Trivers 1972, Parker 1979). Hunnerne undgår mænd ved at spole på samme måde som rovdyrsundgåelsesadfærd (Haaker & Fuchs 1970, Mukhopadhyaya & Saha 1981) Forkolbens spolning af kvinden betragtes som en test af mandlig kvalitet eller egnethed, fordi montørhaner er bedre i stand til at løsne hunner (Tadler 1996b). Alternativt kan rekylning være et tilfælde, hvor interseksuel udvælgelse repræsenterer et "ikke-adaptivt" kvindeligt valg, fordi valg af parceller er en bivirkning snarere end et endeligt mål for kvindelig modvilje (c.f.vandstribere *Gerris odontogaster* Amqvist 1992). Eller det kan være adaptivt, da kopulation er noget dyrt og farligt for en kvinde (Daly 1978).

Den mandlige vedholdenhed til at uncoil kvinden kan yderligere forklares som en form for 'sensorisk fælde' (West-Eberhard 1983, Christy 1995), ved at forsøge at uncoil den kvindelige hanen opfører sig på samme måde som en rovdyr. Uanset hvad, er det stadig uvist, om tilstedeværelsen af den mandlige forårsager en

ændring i den motiverende tilstand, der fremskynder en "generel fysiologisk ændring til [kvindelige] parring parathed, uafhængig af den særlige mandlige" (Alexander et al. 1997).

To grunde kan gives for, hvorfor større kvinder udholde længere samleje. Større kvinder udholde at kontrollere varigheden af samleje og drage fordel af forbedret fecundity og frugtbarhed. Dette kan ske ved at maksimere hendes indtag af ejakulere eller et andet næringsrigt stof produceret af hanen; forudsige en sammenhæng mellem ejakulere volumen eller materielle fordele med kopulation varighed (se næste kapitel). Alternativt, mænd indtagende at kontrollere varigheden af samleje og så monopolisere de større og mere fecund hunner, til gengæld maksimere deres faderskab forsikring. Selv om millipede kopulationer kan være helt mandlige kontrolleret (Telford og Dangerfield 1996b), synes det tvivlsomt, at en person kan vurdere kropsstørrelsen af en potentiel makker på grund af karakteren af head-to-head frieri.

De korteste kopulationsvarigheder blev registreret for arter, der udviser mindre kraftig kopulation; som det er tilfældet i andre juliform millipedes (Telford og

Dangerfield 1990a, b), hvor forskelle i varigheden af samleje menes at afspejle intensiteten af sædkonkurrencen mellem arter - langvarig samleje er en form for mate bevogtning, hvorved den mandlige forsøger at sikre faderskabet ved at kontrollere varigheden af samleje (Thornhill og Alcock 1983). I odonat arter lange kopulationer (minutter-timer) er forbundet med sædfjernelse og korte kopulationer (sekunder) er forbundet med sæd repositionering (Siva-Jothy og Tsubaki 1994).

Selv om der ikke er påvist nogen generel sammenhæng mellem mekanismen for sædforskydning og kopulationsvarigheden på tværs af fylogenetisk uafhængige taxa, kan ligheder i kønsstrukturer indikere tættere relaterede. *Centrobolus* ligner *Craspedosoma* i copulatory adfærd mere end nogen af de spirostreptidans *Doratogonus* (= *Alloporus*) og *Orthoporus*.

Antennernes aktive bevægelse mod hunnernes hoved under kopulation tyder på en funktion i frieri. Seksuel udvælgelse af antenner kan testes, hvis hannerne er større end hunnerne, og der er svingende asymmetri (f.eks. Cerambycidae, Möller og Zamora-Muñoz 1997). Dette område er den mest sensuelle region på grund af

cephalisering i den lange cylindriske bauplan. Kirtel sekretion overført fra den mandlige til den kvindelige under samleje kan betragtes som en indirekte indsats for at investere i faderskab. Præzygotiske næringsstofbidrag af denne art er en form for parringsindsats, da de fungerer for at stimulere hunnerne og sikre parringer (Alexander & Borgia 1979). Indtil det kemiske indhold af dette stof og dets nutrifying rolle kan fastslås, kan der ikke drages nogen konklusion. Det kan siges, at hvis handlinger kirtel sekreter, der er produceret af den mandlige påvirke sandsynligheden for hans faderskab så frieri har ikke udviklet sig til sin ende.

Seksuelt aktive ensomme mænd, der støder på et par allerede i copula forsøg på at overtage den kvindelige, men snart give op og danne 'trillinger'. I græshoppeblad-mindre *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae), med langvarige kopulationer og mandlige-partiske køn nøgletal, mænd også forsøge take-overs uden held og snart danne 'trioer' bestående af en anden mandlig oven på et par (Kirkendall 1984). Mænd synes at indtage i en strategi for at associere med den første kvindelige, at de finder, fordi når den operationelle køn ratio (OSR) er mand-partisk, støder hyppighed med ensomme kvinder falder (Telford og Dangerfield 1996). Denne adfærd ses ikke som en konsekvens af

ringere konkurrenceevner i forbindelse med en alternativ parringsstrategi (Krebs & Davies 1987), fordi *C. inscriptus* endda danner »klynger« bestående af to par i copula og en tredje mand (pers. obs). Kopulation 'klyngedannelse' tyder på, at alle mænd engagere sig i denne strategi, når befolkningens tætheder er høje, og OSR er mand-partisk. Således er det adaptivt at undertiden opføre sig som om parringspar er uadskillelige, hvilket gør få forsøg på at løsne andre mænd, de men snarere venter på, at copula-parret tager afstand. I billen *Tenebrio molitor*, mandlige genitale rygsøjler, der ligner dem på nogle millipede gonopods funktion for at forhindre for tidlig løsrivelse under copulation (Gage 1992). Den oppustede seksuelle krave og fast siddende gonopods gør det meget vanskeligt at adskille copula par og trække dem fra hinanden i hånden kræver meget mere kraft end en individuel millipede sandsynligvis vil producere.

De forskellige mønstre af kopulation varighed vises i ormen-lignende tusindben og især *Centrobolus* arter viser, hvordan mere langvarig samleje og højere niveauer af sæd konkurrence kunne have udviklet sig. I første omgang en befolkning er under stabiliserende udvælgelse, så presset for at forlænge samleje som en faderskabsgaranti hos mænd producerer retningsbestemt udvælgelse, før en



interessekonflikt mellem kønnene kan resultere. Den gennemsnitlige kopulationsvarighed for en art på et hvilket som helst tidspunkt bør også repræsentere resultatet af en seksuel konflikt over insemination, afhængigt af mænds og kvinders relative evne til at udøve deres interesser over hinanden (Simmons 1991).

De nye tendenser er for mere "indtagende" mandlige og "varige" kvindelige parringsstrategier, der skal udspringe af en konflikt mellem seksuelle interesser. Indtagende mænd strategier omfatter evnen til at vinde precopulatory kampe, kopulere oprullet ~ ather end parallel, maksimere samleje varighed, og producere en fremtrædende seksuel krave. Varige kvindelige strategier er dem i direkte konflikt. Kun modviljen mod at parre sig er tydelig. Det er klart, at vi ikke ved nok om kvindelig adfærd under langvarig kopulation. De adfærdsmønstre, der er blevet skitseret, kan nu kombineres med kønsmorfologien for at danne baggrund for de følgende kapitler, der vil teste resultatet af hunnernes forlængende kopulation.

Både mandlig og kvindelig størrelse synes at korrelere med kopulation varighed og standardafvigelse i kopulation varighed. Desuden kan variation i kopulationsvarigheden korrelere med intensiteten af sædkonkurrencen i populationerne. Jeg fandt artsspecifikke gennemsnitlige kopulationsvarigheder i *Centrobolus*, og variationen i kopulationsvarigheden var forskellig mellem skovarter (Cooper, 2020). Dette fremhæver, at der er en artsspecifik forskel i variation af kopulationsvarighed (Cooper, 2020). Kopulationsvarigheder i millipedes strækker sig ud over den tid, der er nødvendig for at overføre sæd (insemination) (Assis og Foellmer, 2019). Når der er variation på det intraspecifikke niveau, "[M]ating varigheder overstiger kvindelige optima tjene mænd som en form for "udvidet mate bevogtning": ved at fremkalde parring ildfasthed hos den kvindelige, en mand forlænger den tid, over hvilken dens sæd udelukkende anvendes til at avle afkom og reducerer sandsynligheden for, at kvinden bliver insemineret af en konkurrent" (Mazzi et al., 2009).

Signifikante korrelationer mellem kopulationsvarighed, variation i kopulationsvarighed og størrelse blev fundet i både skov- og savanneben med et omvendt forhold mellem overfladeareal til volumenforhold og

kopulationsvarighed i skovben (Cooper, 2020). Kopulation varighed, og det er variation var direkte korreleret og øget med kropsstørrelse på tværs af arter i begge køn angiver sæd konkurrence og en interessekonflikt også stige med kropsstørrelse.

Jeg fandt ingen forskel mellem forholdet mellem kopulation varighed med mandlige versus kvindelige størrelser, som blev fundet i nogle undersøgelser af *Drosophila melanogaster* (LaFranc og Bundgaard, 2004). Millipedes lignede edderkopper, hvor varigheden af kopulation korrelerer med intraspecifik størrelsesvariation, også fundet i en skorpionfly (*Panorpa cognata*), hvor mænd i god stand kopulerer længere (Elgar, 1995; Engqvist, 2003). Men denne undersøgelse viste, at der også var en tendens interspecifically for kopulation varighed til at korrelere med kropsstørrelse i og på tværs af millipedes. Dette understreger betydningen af kropsstørrelse på mate bevogtning, som det var tilfældet i skelet rejer *Caprella penantis* hvor mandlige kropsstørrelse var den vigtigste faktor, der påvirker konkurrencen om en modtagelig kvinde (Takeshita og Henmi, 2010). Succesen med at bevogte mænd i tusindben svarer til carrionbillen (*Necrophila americana*), som afhænger af størrelse i forhold til andre

mænd, og det operationelle kønsforhold undtagen kvindelig størrelse er også vigtigt (Knox og Scott, 2006). Resultater fra fjernelse eksperimenter i orb-web edderkopper viser, at større mænd har en klar fordel i monopolisere kvinder (Prenter et al., 2003). Den relative størrelse af hver art menes at være signifikant ved fastsættelsen af en kopulationsvarighed (Cooper, 2020). Tilsammen bidrager kopulationsvarighed og størrelsesdimorfi til beregning af optimale kopulationsvarigheder for hver population (Charnov og Parker, 1995; Parker og Simmons, 1994; Parker et al., 1999).

## Referencer

Adolph SC, Geber MA. 1995. Mate-Guarding, Parring Succes og Kropsstørrelse i den tropiske Millipede '*Nyssodesmus Pythos*' (Peters) (Polydesmida: Platyrrhacidae). Den sydvestlige naturalist, 40(1): 56-61

Alcock J. 1994. Post-insemination foreninger mellem mænd og kvinder i insekter: mate bevogtning hypotese. Årlig oversigt over entomologi, 39(1): 1-21

Alexander KD, Borgia G. 1979. På oprindelsen og grundlaget for fænomenet mand-kvinde. I Seksuel udvælgelse og reproduktiv konkurrence i insekter. (eds Blum MF & Blum NA), s. 414-440. Akademisk presse, New York

Arnqvist G, Danielsson I. 1999. Postmating seksuel udvælgelse: virkningerne af mandlige kropsstørrelse og nyttiggørelse periode på faderskab og æg produktion sats i en vand strider. Adfærdsøkologi, 10(4): 358-365

Assis BA, Foellmer MW. 2019. Optimal ultrakort kopulationsvarighed i en seksuelt kannibalistisk edderkop. Adfærds-mæssig økologi og sociobiologi, 73(9): 117

Barnett M. 1997. Sex i det sydlige Afrikanske Spirostreptida tusindben: mekanismer af sædkonkurrence og kryptisk kvindeligt valg. Ph.d.-afhandling. University of Cape Town, Sydafrika.

- Bercovitz K, Warburg M. 1988. Udviklingsmønstre i to populationer af tusindbenet *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) i Israel (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55 (1): 37-46
- Charnov EL, Parker GA. 1995. Dimensionsløse invarianter fra fourageringsteoriens marginalværdi sætning. *Referat af National Academy of Sciences USA*, 92(5): 1446-1450
- Choe JC, Crespi BJ. 1997. Udviklingen af parringssystemer i insekter og arachnider. Cambridge University Press, Cambridge
- Cooper M. 2020. Zoomorphic variation med kopulation varighed i *Centrobolus*. *Leddyr*, 9, stk. 2: 63-67
- Cooper MI. 2015. Konkurrence påvirket af re-parring interval i en myriapod. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 3(4): 77-78
- Cooper MI. 2017. Størrelse betyder noget i myriapod kopulation. *Tidsskrift for Entomologi- og Zoologistudier*, 5(2): 207-208
- Dickinson JL. 1997. Flere parring, sædkonkurrence og kryptisk kvindeligt valg i bladbaglerne (Coleoptera: Chrysomelidae). I udviklingen af parringssystemer i insekter og arachnider. (eds Choe JC, Crespi BJ), Cambridge University Press.

- Eens M, Pinxten R. 1995. Inter-seksuelle konflikter over kopulationer i den europæiske Starling: Beviser for den kvindelige Mate-Guarding Hypotese. *Adfærdsmæssig økologi og sociobiologi*, 36(2): 71-81
- Elgar M. 1995. Varigheden af kopulation i edderkopper: komparative mønstre. *Optegnelser over western australian museum supplement*, 52(1): 1-11
- Engqvist L, Sauer KP. 2003. Determinanter for sædoverførsel i skorpionflyet *Panorpa cognata*: mandlig variation, kvindelig tilstand og kopulationsvarighed. *Tidsskrift for Evolutionær Biologi*, 16(6): 1196-1204
- Fincke OM, Waage JK, Koenig WD. 1997 Naturlige og seksuelle komponenter i odonate parringssystemer. I udviklingen af parringssystemer i insekter og arachnider. Choe JC, Crespi BJ, (eds.) Cambridge University Press
- Gage MJG. 1992. Fjernelse af rivaliserende sæd under kopulation i en bille, *Tenebrio molitor*. *Dyrs adfærd*, 44: 587-589
- Grafen A, Ridley M. 1983. En model af mate bevogtning. *Tidsskrift for Teoretisk Biologi*, 102(4): 549-567
- Haaker U, Fuchs s. 1970. *Cylindriulus punctatus* Leachs parringsadfærd. *Tidsskrift for Dyrepsykologi*, 27: 641-48

Kelly CD, Jennions MD. 2016. Sædkonkurrenceteori. I: Encyklopædien i Evolutionær Psykologisk Videnskab (Weekes-Shackelford V, Shackelford T, Weekes-Shackelford V, red.). Springer

Kirkendall LR. 1984. Lange kopulationer og post-copulatory 'escort' adfærd i johannesbrød mindre, *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae). Tidsskrift for Naturhistorie 18: 905-919

Knox TT, Scott MP. 2006. Størrelse, operationelle køn ratio, og mate-bevogtning succes carrion bille, *Necrophila americana*. Adfærdsøkologi, 17(1): 88-96

Krebs JR, Davies NB. 1987. En introduktion til adfærdsøkologi. Blackwell Scientific Publication, Oxford

LaFranc A, Bundgaard J. 2004. Indflydelsen af mandlige og kvindelige kropsstørrelse på kopulation Varighed og fecundity i *Drosophila Melanogaster*. Hereditas, 132(3): 243-247

JP Mauries. 1969. Bemærkninger om *typhloblaniulus lorifer consoranensis* Brolemenns biologi (seksualit, tidsformorfose). (Diplopoda, Blaniulida). Annaler af Speleology, 24: 495-504



Mazzi D, Kesäniemi Jørgensen, Hoikkala A, Klappert K. 2009. Seksuel konflikt over varigheden af samleje i *Drosophila montana*: hvorfor er længere bedre? BMC Evolutionær Biologi, 9(1): 132

Micholitsch T, Krügel P, Pass G. 2000. Insemination og befrugtning i frøbug *Lygaeus simulans* (Heteroptera: Lygaeidae). Europæisk Tidsskrift for Entomologi, 97(1): 13-18

Möller AP, Zamora-Munoz C. 1997. Antenne asymmetri og seksuel udvælgelse i en cerambycid bille. Dyrers adfærd 54: 1509-1515

Mukhopadhyaya MC, Saha SK. 1981. Observationer af *orthomorpha coarctatas* naturlige befolkning og seksuelle adfærd (Polydesmida, Paradoxosomatidae), en tusindben af rådende træ og strøelse. Pedobiologica, 21: 357-364

Parker GA. 1970. Sædkonkurrence og dens evolutionære konsekvenser i insekterne. Biologiske anmeldelser, 45: 525-567

Parker GA. 1974. Frieri vedholdenhed og kvindelige bevogtning som mandlige tid investeringsstrategier. Adfærd, 48(1-4): 157-184

Parker GA. 1979. Seksuel udvælgelse og seksuel konflikt. I Seksuel udvælgelse og reproduktiv konkurrence i insekter. (ed. Blum MS, Blum NA), s. 123-166.

Akademisk presse, London

Parker GA, Simmons LW, Stockley Pedersen, Mcchristie DM, Charnov EL. 1999.

Optimal copula varighed i gule gødningsfluer: virkninger af kvindelig størrelse og ægindhold. *Dyrs adfærd*, 57(4): 795-805

Parker GA, Simmons LW. 1994. Udviklingen af fænotypiske optima og copula varighed i dungflies. *Natur*, 370(6484): 53-56

Prenter Jørgensen, Elwood RW, Montgomery IW. 2003. Mate bevogtning, konkurrence og variation i størrelse i mandlige orb web edderkopper, *Metellina segmentata*: et felt eksperiment. *Dyrs adfærd*, 66(6): 1053-1058

Ridley M. 1989. Forekomsten af sædforskydning hos insekter: fire formodninger, en bekræftelse. *Linnean Society's biologiske tidsskrift*, 38: 349-367

Rodriguez V. 1994. Funktion af spermathecal muskel i *Chelymormpha alternans*

Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Fysiologisk entomologi*, 19: 198-202

Simmons LW. 1991. Kvindelige valg og relatedness af kammerater i feltet cricket, *Gryllus bimaculatus*. Dyr's adfærd, 41: 493-501

Stockley S. 1997. Seksuel konflikt som følge af tilpasninger til spenn konkurrence. Tendenser inden for økologi og evolution, 12: 154-159

Szira'nyi A, Kiss B, Samu F, Harand W. 2005. FUNKTIONEN AF LANG KOPULATION I WOLF SPIDER *PARDOSA AGRESTIS* (ARANEAE, LYCOSIDAE) UNDERSØGT I ET KONTROLLERET KOPULATIONSVARIGHEDSEKSPERIMENT. Tidsskriftet for Arachnologi, 33(2): 408-414

Tadler A. 1993. Genitalia Fitting, parringsadfærd og mulig hybridisering i millipedes af slægten *Craspedosoma* (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). Acta Zoologica, 74: 215-225

Tadler, A. 1996. Funktionel morfologi og udvikling af kønsorganerne i Diplopoda - Helminthomorpha. I Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. Mémoires du Muséum nationale d'Histoire naturelle, 169: 327-330. Paris ISBN 2-85653-502-X

Takeshita F, Henmi Y. 2010. Virkningerne af kropsstørrelse, ejerskab og køns-ratio på precopulatory mate bevogtning af *Caprella penantis* (Krebsdyr: Amphipoda). Det Forenede Kongeriges Marine Biologiske Sammenslutning, 90, stk. 2: 275-279

Telford SR, Dangerfield JM. 1990. Sex i tusindben: laboratorieundersøgelser af seksuel udvælgelse. Tidsskrift for Biologisk Uddannelse, 24: 233-238

Telford SR, Dangerfield JM. 1993. Parringsadfærd og mate choice eksperimenter i nogle tropiske tusindben (Diplopoda: Spirostreptidae). Sydafrikansk Zoologi, 28(3), 155-160

Telford SR, Dangerfield JM. 1994. Hannerne kontrollerer varigheden af samleje i den tropiske tusindben *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Julida). Sydafrikanske Journal of Zoology, 29: 266-268

Telford SR, Dangerfield JM. 1996. Seksuel udvælgelse i Savanna Millipedes: Produkter, mønstre og processer. I Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-

Jacquemin M. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 169: 565-576. Paris ISBN 2-85653-502-X.

Trivers RL. 1972. Forældreinvestering og seksuel udvælgelse. I Seksuel udvælgelse og anstændigt af mennesket 1871-1971. (ed.B. Cambell), s. 136-179. Aldine-Atherton, Chicago

Ullah MS, Sugimoto R, Kongchuensin M, Konvipasruang Pedersen, Gotoh T. 2017. Kopulation varighed, sædooverførsel og reproduktion af de to nært beslægtede phytoseiid mider, *Neoseiulus womersleyi* og *Neoseiulus longispinosus* (Acari: Phytoseiidae). Eksperimentel og anvendt Acarologi, 71(1): 47-61

Vahed K, Lehmann AW, Gilbert JDJ, Lehmann GUC. 2011. Øget kopulation varighed før ejakulere overførsel er forbundet med større spermatophores, og mandlige genital titillatorer, på tværs af bushcricket taxa. Tidsskrift for Evolutionær Biologi, 24(9): 1960-1968

Zhang GH, Li YY, Zhang KJ, Wang JJ, Liu Yq, Liu H. 2016. Virkninger af varme stress på kopulation, fecundity og lang levetid af nyopståede voksne af den rovende mide, *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae). Systematisk og anvendt Acarologi, 21,3): 295-306

Zhong W, Hua B. 2013. Parringsadfærd og copulatorisk mekanisme i Scorpionfly  
*Neopanorpa longiprocessa* (Mecoptera: Panorpidae). PLoS One, 8(9): e74781