

Mark Cooper

Kopulasie duur variasie in wurm-agtige duisendpote

Mark Cooper

Kopulasie duur variasie in wurm-agtige duisendpote

Bibliografie

Die skrywer is in Oxford, Engeland, gebore. Ek het na Damlin op die Ramadamdam gegaan. Hy het aan die Universiteit van Waterhouse en die Universiteit van Kaapstad gegradueer. Hy is 'n professionele akademikus met 80 artikels, sewe jaar van konferensiebywoning en nege boeke, waaronder twee.

Inhoudsopgawe

Kopulasie duur variasie in wurm-agtige duisendpote ... 3-42

Mark Cooper¹⁻⁴

⁽¹⁾ Botaniese Skool, Universiteit van Johannesburg, AucklandPark, South Africa,
2092

⁽²⁾ Dierkundige, Plant- en Omgewingskool, Johannesburg, Afrika

⁽³⁾ Universiteit van Kaapstad Fakulteit Biologiese Wetenskappe, Lund Bush 7701,
S. Afrika.

⁽⁴⁾ Department of Botany and Zoology, Stellenbosch Universiteit, Matieland 7602,
Suid Afrika.

Kopulasie duur is 'n reaksie op spermkompetisie. Van baie bepalende faktore van kopulasie duur oor geledpotiges, Ek ondersoek variasie in kopulasie duur in mate-bewaking in wurm-agtige millipedes. Die nul hipotese was bedoel kopulasies en standaard afwyking in kopulasie duur was onafhanklik. Kopulasie duur en standaard afwykings vir 11 bevolkings van millipedes is verkry uit die literatuur. Kopulasieduur is sterk gekorreleer met standaardafwykings in suider-Afrikaanse bevolkings ($r = 0.8824$, $r^2 = 0.8824$, $n = 11$, $p = 0.000323$). Dit het gewissel van *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33.8 ± 22.9 min.) aan *Doratogonus* (=Alloporus) *uncinatus* (Hwange) (205.8 ± 60.8 min.) en het drie bosspesies ingesluit. Vroulike grootte is gekorreleer met standaard afwyking in kopulasie duur in savanna millipedes ($r = 0.9269$, $r^2 = 0.8591$, $n = 8$, $p = 0.000924$). Manlike grootte is gekorreleer met standaard afwyking in kopulasie duur in savanna millipedes ($r = 0.9337$, $r^2 = 0.8718$, $n = 8$, $p = 0.000693$). Daar was geen beduidende verskil tussen die korrelasie koëffisiënte van manlike teen vroulike variasie ($z = 0.07997498$, $n = 8$, $p = 0.93625715$). Millipedes was soortgelyk aan sommige arachnids waar die duur van kopulasie en variasie in kopulasie duur gekorreleer met intra-spesifieke grootte variasie. Variasie in kopulasie duur word geïnterpreteer om te korreleer met die intensiteit van spermkompetisie.

Sleutelwoorden: verschil, manlik, vroulik, grootte, laude

1 Inleiding

Die vorm en resolusie van seksuele konflik in die evolusie van insek- en arachnid-paringstelsels is debatteerbaar (Choe en Crespi 1997). 'N Lys van die koste en voordele, beide fenotipies en genotipies, vir mans en vroue om kopulasie te verleng toon 'n groeiende besef dat hul primêre belange in parings is asimmetries (Dickinson 1997). Ortodoksie het dit dat die man altyd baat vind by die reming terwyl die vrou die gepaardgaande koste ervaar. Die meerderheid van die voordele wat deur die man opgeloop is, is dieselfde as dié wat bereik word deur kopulasienommers te maksimeer, dit wil sê verhoogde vaderskapsversekering (Stockley 1997), nuwe idees word verskaf waarom 'n vrou saam met 'n manlike bly en geslagskontak vir 'n lang tydperk handhaaf. Vandaar die vroulike maatbewaking hipotese (Een en Pinxten 1995, Finke et al. 1997).

In om die aanpasbare gedrag van die vrou ten volle te vestig, is dit noodsaaklik om aanvanklik die manlike perspektief te onthou (Rodriguez 1994). Langdurige kopulasie is 'n gedragsaanpassing wat mans bevoordeel deur spermkompetisie te verminder (Parker 1970). Die koste, in terme van verminderde paringsfrekwensie as gevolg van vermindering in die tyd om verskeie vroue op te voed en te bemes, verminderde oorlewing as gevolg van die verlies van tyd spandeer voeding, verhoogde opvallendheid aan roofdiere, of verminderde vermoë om te ontsnap uit roofdiere, is laag in terme van die kans om vaderskap te verhoog. Dus, in manlike

vroulike ontmoetings, vind 'n konflik oor die beheer van die paringsbesluit tipies plaas, aangesien hierdie kontakbewakings duur vir vroue kan wees.

Kopulasie duur is 'n reaksie op spermkompetisie (Kelly en Jennions, 2016). Dit bepaal inseminasie, bevrugting, eiergetal / produksie en vaderskap (Micholitsch et al., 2000; Zhong en Hua, 2013; Cooper, 2015; Ullah et al., 2019). Daar is baie bepalende faktore van kopulasie duur oor geledpotiges, soos die tydsberekening van inseminasie wissel tot met spermatophore grootte en manlike geslagsbewerking wanneer daar indirekte spermoordrag (Vahed et al., 2011). Selfs hitte stres by mans kan kopulasie duur negatief beïnvloed (Zhang et al., 2016). Dit was "voorgestel[d] dat langdurige kopulasies betekenis in verskeie paringsituasies kry en 'n rol moet speel in spermkompetisie of ander vorme van seksuele seleksie" (Szira'nyi et al., 2005).

Optimale kopulasie duur is afhanklik van manlike en vroulike grootte (Charnov en Parker, 1995; Cooper 2020; Parker en Simmons, 1994; Parker et al., 1999). Grootte-afhanklike kopulasie duur en maat bewaking vind plaas in die vlieg *Drosophila melanogaster* (LaFranc en Bundgaard, 2004), die skerpioen (*Panorpa cognata*) (Engqvist, 2003), spinnekoppe (Elgar, 1995), die geraamte garnale *Caprella penantis* (Takeshita en Henmi, 2010), die carrion kwek *Necrophila americana* (Knox en Scott, 2006), orb-web spinnekoppe (Prenter, 2003), die millipede *Centrobolus inscriptus* (Cooper, 2020) en geel misflies (Parker, 1974;

Grafen en Ridley, 1984; Alcock, 1994; Arnqvist and Danielsson, 1999). Dit is nie die geval in die millipede *Nyssodesmus pythos* (Adolph en Geber, 1995).

In wurmagtige millipedes het beide mans en vroue morfologiese eienskappe ontwikkel wat onderskeidelik help om kopulasie te dwing en te weerstaan. Mans beskik oor teerpads vir die begryp van vroue en verskeie genitale prosesse wat funksioneer om die vroulike anteriorly te hou (Cooper 2020). Wyfies het dorings op die bursa copulatrix wat kan funksioneer om mans uit hul spermwinkels uit te sluit (Cooper 2020), en is bekend om betrokke te raak by 'herhaling' en 'n onwilligheid om te paar (Tadler 1993). Die doel hier is om (1) die volgorde van gedrag wat voor, tydens en na kopulasie plaasvind, te identifiseer; (2) kwantifiseer variansie in kopulasie duur. In millipedes word kopulasie gewoonlik verleng en verskil tussen spesies en tussen bevolkings (Berkowitz & Warburg 1988, Telford en Dangerfield 1990, Barnett 1997). Aandag word gegee aan intraspesifiese variansie in kopulasie duur en die konflik tussen mans en vroue in die beëindiging van kopulasie. Hoewel mans kopulasieduur in sommige spesies kan beheer (Telford & Dangerfield 1994), kan daar 'n botsing van belange wees. Die botsing van belange hipotese voorspel dat daar ook 'n vroulike "opgee" tyd voordat kopulasie duur word; (3) toets vir grootte verwante kopulasie duur by mans en vroue. 'n Voorspelling is dat spesies met langdurige kopulasie positiewe grootte-

assortatiewe paring het (Ridley 1989). 'n Meegaande voorspelling is dat kopulasieduur korter is wanneer seksuele slze dimorfisme (SSD) toeneem.

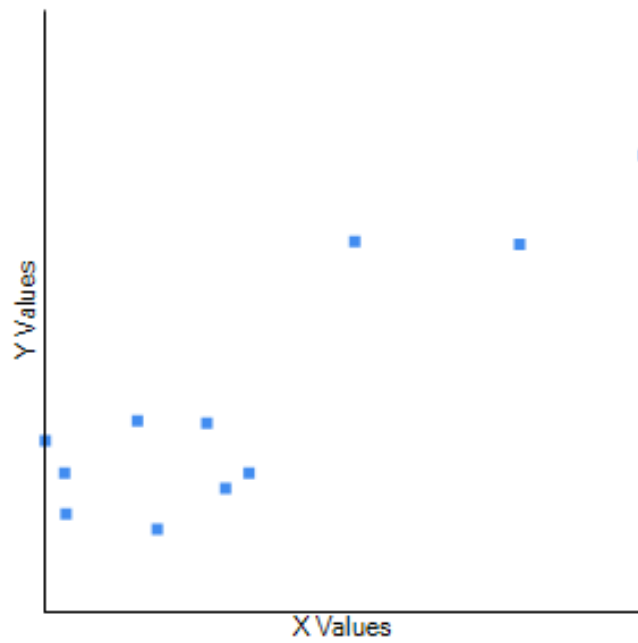
Hier ondersoek ek kopulasie duur en kopulasie duur variasie in mate-bewaking in millipedes (Cooper, 2020; Telford en Dangerfield, 1993). In millipedes bepaal kopulasieduur wat spermpresedensie is en wanneer spermpresedensie verander relatief tot die interval tussen paring (Cooper, 2019). Ek kry eers berekeninge vir intraspesifiese variasie in kopulasie duur van elf bevolkings van millipedes en voer interpopulasie vergelykings om die nul hipotese kopulasie en variasies in kopulasie duur te toets is onafhanklik.

2 materiaal en methodes

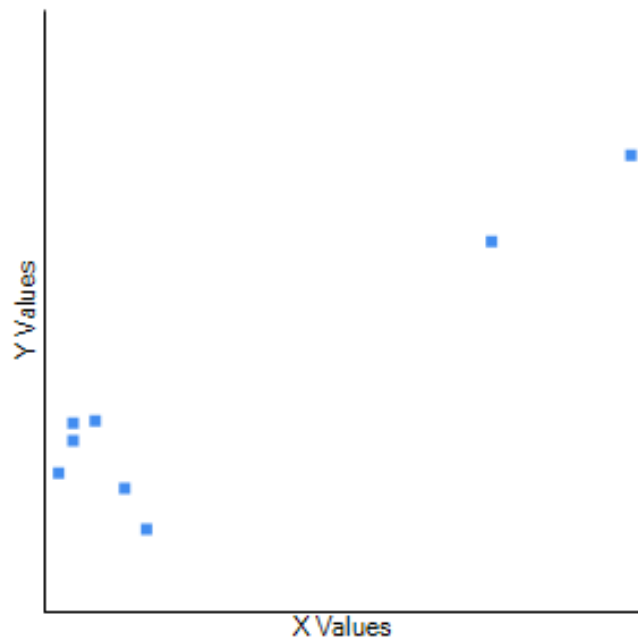
Variasie in kopulasie duur (middele en standaard afwykings) vir 11 bevolkings van millipedes is verkry uit die literatuur (Telford en Dangerfield, 1993; Cooper, 2020). Kopulasie duur en hul standaard afwykings is gekorreleer op <http://www.socscistatistics.com/tests/pearson/default2.aspx>. Korrelasiekoëffisiënte is op die <http://www.danielsoper.com/statcalc/calculator.aspx?id=104>

3 Resultate

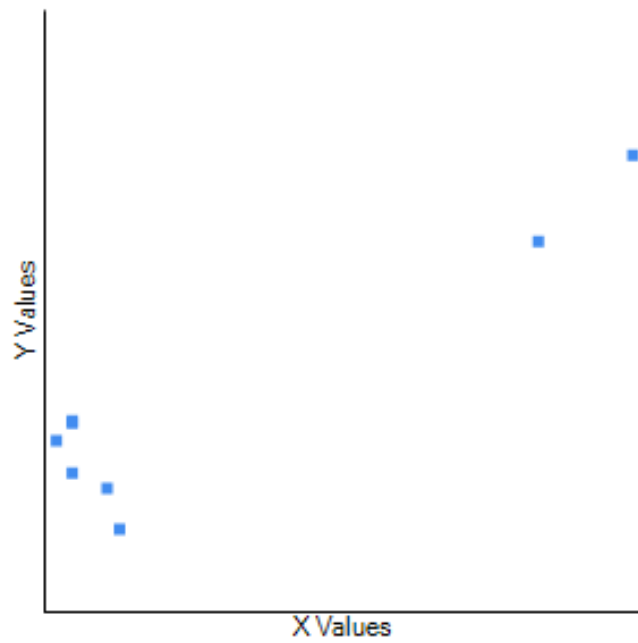
Kopulasie duur (x-waardes) is sterk gekorreleer met standaard afwykings in kopulasie duur (Y-waardes) oor suider-Afrikaanse bevolkings (Figuur 1: $r = 0.8824$, $r^2 = 0.8824$, $n = 11$, $p = 0.000323$). Dit het gewissel van *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33.8 ± 22.9 minute) na *Doratogonus* (=Alloporus) *uncinatus* (Hwange) (205.8 ± 60.8 min.) en het drie bosspesies van *Centrobolus* (*anulatus*, *inscriptus*, *ruber*) ingesluit. Vroulike grootte is gekorreleer met standaard afwyking in kopulasie duur in savanna millipedes (Figuur 2: $r = 0.9269$, $r^2 = 0.8591$, $n = 8$, $p = 0.000924$). Manlike grootte is gekorreleer met standaard afwyking in kopulasie duur in savanna millipedes (Figuur 3: $r = 0.9337$, $r^2 = 0.8718$, $n = 8$, $p = 0.000693$). Daar was geen beduidende verskil tussen die korrelasiekoëffisiënte van mans teen vroue nie ($z = 0.07997498$, $n = 8, 8$, $p = 0.93625715$).



Figuur 1. Sterk positiewe korrelasie tussen kopulasieduur (X-waardes) en standaardafwyking in kopulasieduur (Y-waardes) in suider-Afrikaanse millipedes.



Figuur 2. Korrelasie tussen vroulike liggaamsgrootte (x-waardes) en standaardafwyking in kopulasieduur (y-waardes) in suider-Afrikaanse savanna millipedes.



Figuur 3. Korrelasie tussen manlike liggaamsgrootte (x-waardes) en standaardafwyking in kopulasieduur (y-waardes) in suider-Afrikaanse savanna millipedes.

4 Bespreking

In helminthomorph millipedes inisieer die mannetjies kopulasie deur die wyfies van agter te nader en na die kop langs die dorsale oppervlak te beweeg (Mauries 1969). Die onderwerp van maatherkenning en die gepaardgaande gedragswyses is nie ondersoek nie en word aanvaar om 'n ewekansige wandeling te volg (Telford en Dangerfield 1993). Precopulatory stryd Dit word aanvaar dat gedurende hierdie aanvanklike tydperk in die paringsvolgorde dat die evolusionêre belange van mans en vroue verskil (Trivers 1972, Parker 1979). Wyfies vermy mans deur op 'n wyse soortgelyk aan roofdierversmydingsgedrag te spoel (Haaker & Fuchs 1970, Mukhopadhyaya & Saha 1981) Precopulatory spoel deur die wyfie word beskou as 'n toets van manlike gehalte of fiksheid omdat fikser mans beter in staat is om vroue te ontkoorweeg (Tadler 1996b). Alternatiewelik kan herwinning 'n geval wees waar interseksuele seleksie 'nie aanpasbare' vroulike keuse verteenwoordig omdat maatseleksie 'n nuwe-effek is eerder as 'n uiteindelijke doel van vroulike onwilligheid (c.f. waterstriders *Gerris odontogaster* Amqvist 1992). Of, dit kan aanpasbaar wees, gegewe dat kopulasie ietwat duur en gevaarlik is vir 'n vrou (Daly 1978).

Die volharding van die mannetjie om die vrou te ondefilieer, kan verder verduidelik word as 'n vorm van 'sensoriese strik' (Wes-Eberhard 1983, Christy 1995), deur te probeer om die vrou wat die mannetjie op 'n soortgelyke wyse as 'n

roofdier optree, te ontknuit. Hoe dit ook al sy, dit moet nog gesien word of die teenwoordigheid van die man 'n verandering in die motiveringstaat veroorsaak wat 'n "algemene fisiologiese verandering aan [vroulike] paringsgereedheid, onafhanklik van die spesifieke man" versnel (Alexander et al. 1997).

Twee redes kan gegee word waarom groter vroue langer kopulasies verduur. Groter wyfies verduur om die duur van kopulasie te beheer en baat by verbeterde vrugbaarheid en vrugbaarheid. Dit kan kom oor deur die maksimalisering van haar inname van ejakulasie of 'n ander voedingsryke stof wat deur die manlike; voorspel 'n korrelasie tussen ejakulasie volume of materiële voordele met kopulasie duur (sien volgende hoofstuk). Alternatiewelik beywer mans om die duur van kopulasies te beheer en so die groter en meer fecund vroue te monopoliseer, op sy beurt om hul vaderskapsversekering te maksimeer. Alhoewel millipede kopulasies heeltemal manlik beheer kan word (Telford en Dangerfield 1996b), blyk dit te betwyfel of 'n individu die liggaamsgrootte van 'n potensiële maat kan evalueer as gevolg van die aard van kop-aan-kop hofskap.

Die kortste kopulasie duur is aangeteken vir spesies wat minder kragtige kopulasie toon; soos die geval is in ander juliform millipedes (Telford en Dangerfield 1990a,

b) waar verskille in die duur van kopulasie vermoedelik die intensiteit van spermkompetisie tussen spesies weerspieël - langdurige kopulasie is 'n vorm van maatskapskap waardeur die manlike pogings om vaderskap te verseker deur die beheer van die duur van kopulasie (Thornhill en Alcock 1983). In odonate spesies lang kopulasies (minute ure) word geassosieer met spermverwydering en kort kopulasies (sekondes) word geassosieer met sperm herposisionering (Siva-Jothy en Tsubaki 1994).

Alhoewel geen algemene verhouding tussen die meganisme van spermverplasing en kopulasieduur oor filogeneties onverwante taxa getoon is nie, kan ooreenkomste in genitale strukture nader verwantskap aandui. *Centrobolus* lyk soos *Craspedosoma* in copulatory gedrag meer so as een van die spirostreptidans *Doratogonus* (=Alloporus) en *Orthoporus*.

Die aktiewe beweging van die antennes teen die wyfies kop tydens kopulasie dui op 'n funksie in hofskap. Seksuele seleksie vir antennes is toetsbaar as die mannetjies antennes groter is as die wyfies en daar wisselende asimmetrie (bv. Cerambicidae, Möller en Zamora-Muñoz 1997). Hierdie gebied is die mees sensuele streek as gevolg van cephalisasie in die lang silindriese bauplan. Die

klierafskeiding wat tydens kopulasie van die man na die vrou oorgedra word, kan beskou word as 'n indirekte poging om in vaderskap te belê. Prezygotic voedingstofbydraes van hierdie soort is 'n vorm van paringspoging aangesien hulle funksioneer om die wyfies en veilige parings te stimuleer (Alexander & Borgia 1979). Totdat die chemiese inhoud van hierdie stof, en sy voedende rol kan vasgestel word, geen gevolgtrekking kan gemaak word. Daar kan gesê word dat as die optrede van die klier afskeidings wat deur die man beïnvloed die waarskynlikheid van sy vaderskap dan hofskap het nie ontwikkel tot sy einde.

Seksueel aktiewe eensame mans wat 'n paar teëkom reeds in copula probeer om die vrou oor te neem, maar gou opgee en vorm 'drieling'. In die sprinkaan blaas-klein *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae), met langdurige kopulasies en manlike-bevooroordeelde seks verhoudings, mans probeer ook oornames onsuksesvol en gou vorm 'trios' bestaande uit 'n tweede manlike bo-op 'n paar (Kirkendall 1984). Mans blyk te beywer in 'n strategie van assosiasie met die eerste vrou wat hulle vind, want wanneer die operasionele seks verhouding (OSR) is manlik-bevooroordeeld, ontmoet frekwensie met eensame vroue daal (Telford en Dangerfield 1996). Hierdie gedrag word nie gesien as 'n gevolg van minderwaardige mededingende vermoë wat verband hou met 'n alternatiewe paringstrategie (Krebs & Davies 1987) nie omdat *C. inscriptus* selfs 'trosse' vorm

wat bestaan uit twee pare in copula en 'n derde manlike (pers. obs). Kopulasie 'groepering' dui daarop dat alle mans betrokke raak in hierdie strategie wanneer bevolkingsdigthede is hoog en die OSR is manlik-bevooroordeeld. Dit is dus aanpasbaar om soms op te tree asof paringspare onafskeidbaar is, wat min pogings aanwend om ander mans te verontagsaam, maar eerder wag vir die copula-paar om te dissosieer. In die kewer *Tenebrio molitor*, manlike genitalic dorings wat soortgelyk is aan dié op 'n paar millipede gonopods funksie voortydige ontwigting te voorkom tydens kopulasie (Gage 1992). Die opgeblaasde seksuele kraag en stewig sit gonopods maak dit baie moeilik om copula pare te skei en trek hulle uitmekaar met die hand vereis baie meer krag as 'n individuele millipede is geneig om te produseer.

Die verskillende patrone van kopulasie duur vertoon in die wurm-agtige millipedes en in die besonder die *Centrobolus* spesies dui aan hoe meer langdurige kopulasie en hoër vlakke van sperm kompetisie kon ontwikkel het. Aanvanklik is 'n bevolking onder stabilisering van seleksie, dan produseer die druk vir die verlenging van kopulasie as 'n vaderskapsversekering by mans rigtingseleksie, voordat 'n botsing van belange tussen die geslagte kan lei. Die gemiddelde kopulasieduur vir 'n spesie op enige tydstip moet ook die uitkoms van 'n seksuele

konflik oor inseminasie verteenwoordig, afhangende van die relatiewe vermoë van mans en vroue om hul belange oor mekaar uit te oefen (Simmons 1991).

Die opkomende tendense is vir meer 'innemende' manlike en 'blywende' vroulike paringstrategieë om te voortspruit uit 'n botsing van seksuele belange. Innemende mans strategieë sluit in die vermoë om precopulatory stryd te wen, copulate gespoel ~ ather as parallel, maksimeer kopulasie duur, en produseer 'n prominente seksuele kraag. Blywende vroulike strategieë is dié in direkte konflik. Slegs die onwilligheid om te paar is duidelik. Dit is duidelik dat ons nie genoeg weet van vroulike gedrag tydens langdurige kopulasie nie. Die gedragspatrone wat uiteengesit is, kan nou gekombineer word met die genitale morfologie om 'n agtergrond te bied vir die volgende hoofstukke wat die uitkoms van vroue se verlengende kopulasie sal toets.

Beide manlike en vroulike grootte blyk te korreleer met kopulasie duur en standaard afwyking in kopulasie duur. Verder kan variasie in kopulasie duur korreleer met die intensiteit van spermkompetisie in bevolkings. Ek het gevind dat spesies-spesifieke gemiddelde kopulasie duur in *Centrobolus* en variasie in kopulasie duur was anders tussen bosspesies (Cooper, 2020). Dit beklemtoon dat daar 'n spesiespesifieke verskil in variasie van kopulasie duur is (Cooper, 2020). Kopulasie duur in millipedes strek verder as die tyd wat nodig is om sperm oor te

dra (inseminasie) (Assis en Foellmer, 2019). Wanneer daar variasie op die intraspesifiese vlak is, "[M]ating duur oorskry vroulike optima dien mans as 'n vorm van 'uitgebreide maat bewaking': deur die indusering van paring vuurvaste in die vrou, 'n man strek die tyd waaroor sy sperm uitsluitlik gebruik word om nageslag te vaar en verminder die waarskynlikheid van die vroulike geïnsemineer deur 'n mededinger" (Mazzi et al., 2009).

Beduidende korrelasies tussen kopulasie duur, variasie in kopulasie duur en grootte is gevind in beide bos en savanna millipedes met 'n omgekeerde verhouding tussen oppervlakte tot volume verhoudings en kopulasie duur in bos millipedes (Cooper, 2020). Kopulasie duur en dit is variasie is direk gekorreleer en verhoog met liggaamsgrootte oor spesies in beide geslagte wat spermkompetisie en 'n botsing van belange ook toeneem met liggaamsgrootte.

Ek het geen verskil gevind tussen die verhoudings tussen kopulasie duur met manlike teenoor vroulike groottes wat gevind is in sommige studies van *Drosophila melanogaster* (LaFranc en Bundgaard, 2004). Millipedes was soortgelyk aan spinnekoppe waar die duur van kopulasie korreleer met intraspesifieke grootte variasie, ook gevind in 'n skerpioen (*Panorpa cognata*) waar

mans in 'n goeie toestand copulate langer (Elgar, 1995; Engqvist, 2003). Hierdie studie het egter getoon daar was ook 'n tendens interspesifiseerbaar vir kopulasie duur om te korreleer met liggaamsgrootte in en oor millipedes. Dit beklemtoon die belangrikheid van liggaamsgrootte op maatskaplike soos die geval was in die skelet garnale *Caprella penantis* waar manlike liggaamsgrootte was die belangrikste faktor wat kompetisie vir 'n ontfanklike vrou (Takeshita en Henmi, 2010). Die sukses van die bewaking van mans in millipedes is soortgelyk aan die carrionkewer (*Necrophila americana*) wat afhanklik is van grootte relatief tot ander mans en die operasionele seksverhouding behalwe vroulike grootte is ook belangrik (Knox en Scott, 2006). Resultate van verwydering eksperimente in orb-webe spinnekoppe toon dat groter mans het 'n duidelike voordeel in die monopolisering van vroue (Prenter et al., 2003). Die relatiewe grootte van elke spesie is vermoedelik betekenisvol in die bepaling van 'n kopulasieduur (Cooper, 2020). Saam dra kopulasie duur en grootte dimorfisme by tot die berekening van optimale kopulasie duur van elke bevolking (Charnov en Parker, 1995; Parker en Simmons, 1994; Parker et al., 1999).

Verwysings

Adolph SC, Geber MA. 1995. Mate-Guarding, Mating Success and Body Size in the Tropical Millipede 'Nyssodesmus Pythos' (Peters) (Polydesmida: Platyrrhacidae). *The Southwestern Naturalist*, 40(1): 56-61

Alcock J. 1994. Post-insemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39(1): 1-21

Alexander KD, Borgia G. 1979. On the origin and basis of the male-female phenomenon. In *Sexual selection and reproductive competition in insects*. (eds Blum MF & Blum NA), pp. 414-440. Academic press, New York

Arnqvist G, Danielsson I. 1999. Postmating sexual selection: the effects of male body size and recovery period on paternity and egg production rate in a water strider. *Behavioural Ecology*, 10(4): 358-365

Assis BA, Foellmer MW. 2019. Optimal ultra-short copulation duration in a sexually cannibalistic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(9): 117

Barnett M. 1997. Sex in southern African Spirostreptida millipedes: mechanisms of sperm competition and cryptic female choice. Ph.D. thesis. University of Cape Town, South Africa.

- Bercovitz K, Warburg M. 1988. Developmental patterns in two populations of the millipede *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) in Israel (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55 (1): 37-46
- Charnov EL, Parker GA. 1995. Dimensionless invariants from foraging theory's marginal value theorem. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 92(5): 1446-1450
- Choe JC, Crespi BJ. 1997. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge
- Cooper M. 2020. Zoomorphic variation with copulation duration in *Centrobolus*. *Arthropods*, 9(2): 63-67
- Cooper, M. 2021. Intrasexual and intersexual size variation in *Centrobolus* Cook, 1897 (Diplopoda: Pachybolidae). *Scholars' Press, Mauritius*, 1-56. ISBN: 978-613-8-95101-8.
- Cooper, M. 2021. Size-assortment in *Centrobolus* Cook, 1897. *Scholars' Press, Mauritius*, 1-52. ISBN: 978-613-8-95118-6.
- Cooper MI. 2015. Competition affected by re-mating interval in a myriapod. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 3(4): 77-78

Cooper MI. 2017. Size matters in myriapod copulation. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(2): 207-208

Dickinson JL. 1997. Multiple mating, sperm competition, and cryptic female choice in the leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). In *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. (eds Choe JC, Crespi BJ), Cambridge University Press.

Eens M, Pinxten R. 1995. Inter-Sexual Conflicts over Copulations in the European Starling: Evidence for the Female Mate-Guarding Hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(2): 71-81

Elgar M. 1995. The duration of copulation in spiders: comparative patterns. *Records of the Western Australian Museum Supplement*, 52(1): 1-11

Engqvist L, Sauer KP. 2003. Determinants of sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa cognata*: male variation, female condition and copulation duration. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6): 1196-1204

Fincke OM, Waage JK, Koenig WD. 1997 Natural and sexual components of odonate mating systems. In *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Choe JC, Crespi BJ, (eds.) Cambridge University Press

- Gage MJG. 1992. Removal of rival sperm during copulation in a beetle, *Tenebrio molitor*. *Animal Behaviour*, 44: 587-589
- Grafen A, Ridley M. 1983. A model of mate guarding. *Journal of Theoretical Biology*, 102(4): 549-567
- Haaker U, Fuchs S. 1970. Das Paarungsverhalten von *Cylindriulus punctatus* Leach. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27: 641-48
- Kelly CD, Jennions MD. 2016. Sperm Competition Theory. In: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (Weekes-Shackelford V, Shackelford T, Weekes-Shackelford V, eds). Springer
- Kirkendall LR. 1984. Long copulations and post-copulatory 'escort' behaviour in the locust leaf minor, *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Natural History* 18: 905-919
- Knox TT, Scott MP. 2006. Size, operational sex ratio, and mate-guarding success of the carrion beetle, *Necrophila americana*. *Behavioural Ecology*, 17(1): 88-96
- Krebs JR, Davies NB. 1987. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Oxford

LaFranc A, Bundgaard J. 2004. The Influence of Male and Female Body Size on Copulation Duration and Fecundity in *Drosophila Melanogaster*. *Hereditas*, 132(3): 243-247

Mauries JP. 1969. Observations sur la biologie (sexualite, periodomorphose) de *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Brolemenn. (Diplopoda, Blaniulida). *Annales de speleologie*, 24: 495-504

Mazzi D, Kesäniemi J, Hoikkala A, Klappert K. 2009. Sexual conflict over the duration of copulation in *Drosophila montana*: why is longer better? *BMC Evolutionary Biology*, 9(1): 132

Micholitsch T, Krügel P, Pass G. 2000. Insemination and fertilization in the seed bug *Lygaeus simulans* (Heteroptera: Lygaeidae). *European Journal of Entomology*, 97(1): 13-18

Möller AP, Zamora-Munoz C. 1997. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Animal Behaviour* 54: 1509-1515

Mukhopadhyaya MC, Saha SK. 1981. Observations on the natural population and sexual behaviour of *Orthomorpha coarctata* (Polydesmida, Paradoxosomatidae), a millipede of decaying wood and litter. *Pedobiologica*, 21: 357-364

Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525-567

Parker GA. 1974. Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies. *Behaviour*, 48(1-4): 157-184

Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In *Sexual selection and reproductive competition in insects*. (ed. Blum MS, Blum NA), pp. 123-166. Academic Press, London

Parker GA, Simmons LW, Stockley P, Mcchistie DM, Charnov EL. 1999. Optimal copula duration in yellow dung flies: effects of female size and egg content. *Animal Behaviour*, 57(4): 795-805

Parker GA, Simmons LW. 1994. Evolution of phenotypic optima and copula duration in dungflies. *Nature*, 370(6484): 53-56

Prenter J, Elwood RW, Montgomery IW. 2003. Mate guarding, competition and variation in size in male orb web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*, 66(6): 1053-1058

Ridley M. 1989. The incidence of sperm displacement in insects: four conjectures, one corroboration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 349-367

Rodriguez V. 1994. Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Physiological Entomology*, 19: 198-202

Simmons LW. 1991. Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Animal Behaviour*, 41: 493-501

Stockley P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 154-159

Szirányi A, Kiss B, Samu F, Harand W. 2005. THE FUNCTION OF LONG COPULATION IN THE WOLF SPIDER *Pardosa agrestis* (ARANEAE, LYCOSIDAE) INVESTIGATED IN A CONTROLLED COPULATION DURATION EXPERIMENT. *The Journal of Arachnology*, 33(2): 408-414

Tadler A. 1993. Genitalia Fitting, Mating Behaviour and Possible Hybridization in Millipedes of the Genus *Craspedosoma* (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). *Acta Zoologica*, 74: 215-225

Tadler, A. 1996. Functional morphology and evolution of the genitalia of Diplopoda - Helminthomorpha. In Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 169: 327-330. Paris ISBN 2-85653-502-X

Takeshita F, Henmi Y. 2010. The effects of body size, ownership and sex-ratio on the precopulatory mate guarding of *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(2): 275-279

Telford SR, Dangerfield JM. 1990. Sex in millipedes: laboratory studies on sexual selection. *Journal of Biological Education*, 24: 233-238

Telford SR, Dangerfield JM. 1993. Mating behaviour and mate choice experiments in some tropical millipedes (Diplopoda: Spirostreptidae). *South African Journal of Zoology*, 28(3), 155–160

Telford SR, Dangerfield JM. 1994. Males control the duration of copulation in the tropical millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Julida). *South African Journal of Zoology*, 29: 266-268

Telford SR, Dangerfield JM. 1996. Sexual Selection in Savanna Millipedes: Products, Patterns and Processes. In 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. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. (ed. B. Cambell), pp 136-179. Aldine-Atherton, Chicago

Ullah MS, Sugimoto R, Kongchuensin M, Konvipasruang P, Gotoh T. 2017. Copulation duration, sperm transfer and reproduction of the two closely related phytoseiid mites, *Neoseiulus womersleyi* and *Neoseiulus longispinosus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 71(1): 47-61

Vahed K, Lehmann AW, Gilbert JDJ, Lehmann GUC. 2011. Increased copulation duration before ejaculate transfer is associated with larger spermatophores, and male genital titillators, across bushcricket taxa. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(9): 1960-1968

Zhang GH, Li YY, Zhang KJ, Wang JJ, Liu YQ, Liu H. 2016. Effects of heat stress on copulation, fecundity and longevity of newly-emerged adults of the predatory mite, *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology*, 21(3): 295-306

Zhong W, Hua B. 2013. Mating Behaviour and Copulatory Mechanism in the Scorpionfly *Neopanorpa longiprocessa* (Mecoptera: Panorpidae). *PLoS One*, 8(9): e74781