

Mark Cooper

Variatie in copulatieduur in wormachtige duizendpoten

Variatie in copulatieduur in wormachtige duizendpoten

Bibliografie

De auteur werd geboren in Oxford, Verenigd Koninkrijk. Hij schreef zich in in Damelin, Braamfontein. Hij heeft diploma's in life sciences aan de Universiteit van Witwatersrand en de Universiteit van Kaapstad. Hij is een geregistreerde professionele natuurwetenschapper. Hij publiceerde 80 artikelen, 7 conferentieminuten, 9 boeken en 2 scripties.

Inhoudsopgave

Variatie in de copulatieduur in wormachtige duizendpoten... 5-47

Mark Kuiper¹⁻⁴

¹Department of Botany, Universiteit van Johannesburg, Auckland Park 2092, S.
Afrika.

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

³Departement Biologiese Wetenskappe, Universiteit van Kaapstad,
Rondebosch 7701, S. Afrika.

⁴Departement Plantkunde en Zoölogie, Universiteit Stellenbosch, Matieland 7602,
S. Afrika.

Abstracte copulatieduur is een reactie op spermaconcurrentie. Van de vele bepalende factoren van copulatieduur bij geleedpotigen, onderzocht ik variatie in copulatieduur in mate-guarding in wormachtige duizendpoten. De nulhypothese was gemiddelde copulaties en standaarddeviatie in copulatieduur was onafhankelijk. Copulatieduur en standaardafwijkingen voor 11 populaties duizendpoten werden verkregen uit de literatuur. Copulatieduuren waren sterk gecorreleerd met standaardafwijkingen in zuid-Afrikaanse populaties ($r=0,8824$, $r^2=0,8824$, $n=11$, $p=0,000323$). Deze varieerden van *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33.8 ± 22.9 min.) aan *Doratogonus* (= *Alloporus*) *uncinatus* (Hwange) (205.8 ± 60.8 min.) en omvatte drie bossoorten. Vrouwelijke grootte was gecorreleerd aan standaarddeviatie in copulatieduur in savanne-duizendpoten ($r=0,9269$, $r^2=0,8591$, $n=8$, $p=0,000924$). Mannelijke grootte was gecorreleerd aan standaarddeviatie in copulatieduur in savanne-duizendpoten ($r=0,9337$, $r^2=0,8718$, $n=8$, $p=0,000693$). Er was geen significant verschil tussen de correlatiecoëfficiënten van mannen ten opzichte van vrouwelijke variatie ($z=0,07997498$, $n=8$, 8 , $p=0,93625715$). Duizendpoten waren vergelijkbaar met sommige spinachtigen waarbij de duur van copulatie en variatie in copulatieduur correleerden met intraspecifieke groottevariatie. Variatie in copulatieduur wordt geïnterpreteerd als gecorreleerd met de intensiteit van spermaconcurrentie.

Trefwoorden: verschil, vrouwtje, mannetje, paring, grootte, sperma.

1 Inleiding

De vorm en oplossing van seksuele conflicten in de evolutie van insecten- en spinachtige paringssystemen is discutabel (Choe en Crespi 1997). Een lijst van de kosten en baten, zowel fenotypisch als genotypisch, voor mannen en vrouwen om copulatie te verlengen, toont een groeiend besef dat hun primaire interesses in paringen asymmetrisch zijn (Dickinson 1997). Orthodoxie heeft het dat het mannetje altijd baat heeft bij remating terwijl het vrouwtje de bijbehorende kosten ervaart. De meeste voordelen van de man zijn dezelfde als die welke worden bereikt door het maximaliseren van de copulatieaantallen, d.w.z. verhoogde vaderschapsgarantie (Stockley 1997), er worden nieuwe ideeën verstrekt waarom een vrouw samen met een man blijft en gedurende een langere periode genitale contact onderhoudt. Vandaar de vrouwelijke mate-guarding hypothese (Eens en Pinxten 1995, Finke et al. 1997).

In om het adaptieve gedrag van de vrouw volledig vast te stellen, is het noodzakelijk om aanvankelijk het mannelijke perspectief in herinnering te roepen (Rodriguez 1994). Langdurige copulatie is een gedragsaanpassing die mannen ten goede komt door de spermaconcurrentie te verminderen (Parker 1970). De kosten, in termen van verminderde paringsfrequentie als gevolg van vermindering

van de tijd om meerdere vrouwtjes te lokaliseren en te bevruchten, verminderde overleving als gevolg van verlies van tijd besteed aan voeding, verhoogde opvallendheid voor roofdieren of verminderd vermogen om te ontsnappen aan roofdieren, zijn laag in termen van de kans om het vaderschap te verhogen. Dus bij man-vrouw ontmoetingen treedt meestal een conflict op over de controle van de paringsbeslissing, omdat deze contactbewakingen duur kunnen zijn voor vrouwtjes.

Copulatieduur is een reactie op spermaconcurrentie (Kelly en Jennions, 2016). Het bepaalt inseminatie, bevruchting, einumner/productie en vaderschap (Micholitsch et al., 2000; Zhong en Hua, 2013; Cooper, 2015; Ullah e.a., 2019). Er zijn veel bepalende factoren van copulatieduur bij geleedpotigen, zoals de timing van inseminatie varieert tot met spermatofore grootte en mannelijke genitale titillatie wanneer er indirecte spermaoverdracht is (Vahed et al., 2011). Zelfs hittestress bij mannen kan de copulatieduur negatief beïnvloeden (Zhang et al., 2016). Het was "voorstellen[d] dat langdurige copulaties betekenis krijgen in meerdere paringssituaties en een rol zouden moeten spelen in

spermaconcurrentie of andere vormen van seksuele selectie" (Szira'nyi et al., 2005).

Optimale copulatieduur is afhankelijk van mannelijke en vrouwelijke grootte (Charnov en Parker, 1995; Cooper 2020; Parker en Simmons, 1994; Parker e.a., 1999). Grootte-afhankelijke copulatieduur en partnerbewaking komt voor in de vlieg *Drosophila melanogaster* (LaFranc en Bundgaard, 2004), de schorpioenvlieg (*Panorpa cognata*) (Engqvist, 2003), spinnen (Elgar, 1995), de skeletgarnalen *Caprella penantis* (Takeshita en Henmi, 2010), de aaskever *Necrophila americana* (Knox en Scott, 2006), orbwebspinnen (Prenter, 2003), de duizendpoot *Centrobolus inscriptus* (Cooper, 2020) en gele dungflies (Parker, 1974; Grafen en Ridley, 1984; Alcock, 1994; Arnqvist en Danielsson, 1999). Dit is niet het geval in de duizendpoot *Nyssodesmus pythos* (Adolph en Geber, 1995).

Bij wormachtige duizendpoten hebben zowel mannetjes als vrouwtjes morfologische kenmerken ontwikkeld die respectievelijk lijken te helpen bij het forceren en weerstaan van copulatie. Mannetjes bezitten tarsale pads voor het vastpakken van vrouwtjes en verschillende genitale processen die functioneren

om het vrouwtje voorste te houden (Cooper 2020). Vrouwtjes hebben stekels op de slijmbeurs copulatrix die kunnen functioneren om mannen uit te sluiten van hun spermavoorraden (Cooper 2020), en waarvan bekend is dat ze zich bezighouden met 'terugslag' en een terughoudendheid om te paren (Tadler 1993). Het doel hierbij is (1) de volgorde van gedragingen te identificeren die plaatsvinden voor, tijdens en na copulatie; (2) variantie kwantificeren in copulatieduur. In duizendpoten wordt copulatie meestal verlengd en verschilt tussen soorten en tussen populaties (Berkowitz & Warburg 1988, Telford en Dangerfield 1990, Barnett 1997). Er wordt aandacht besteed aan intraspecifieke variantie in copulatieduur en het conflict tussen mannen en vrouwen bij het beëindigen van copulatie. Hoewel mannetjes de copulatieduur bij sommige soorten kunnen beheersen (Telford & Dangerfield 1994), kan er een belangenconflict zijn. De belangenconflicthypothese voorspelt dat er ook een vrouwelijke "opgevende" tijd is voordat copulatie duur wordt; (3) test op groottegerelateerde copulatieduur bij mannen en vrouwen. Een voorspelling is dat soorten met langdurige copulatie een positieve grootte-assortatieve paring hebben (Ridley 1989). Een bijbehorende voorspelling is dat de copulatieduur korter is wanneer seksueel s1ze dimorfisme (SSD) toeneemt.

Hier onderzoek ik copulatieduur en copulatieduurvariatie in mate-guarding in duizendpoten (Cooper, 2020; Telford en Dangerfield, 1993). In duizendpoten bepaalt de copulatieduur wat spermavorwaarde is en wanneer de voorwendsel van het sperma verandert ten opzichte van het interval tussen de paring (Cooper, 2019). Ik verkrijg eerst berekeningen voor intraspecifieke variatie in copulatieduur van elf populaties duizendpoten en voer interpopulatievergelijkingen uit om de nulhypothese copulatie te testen en variaties in copulatieduur zijn onafhankelijk.

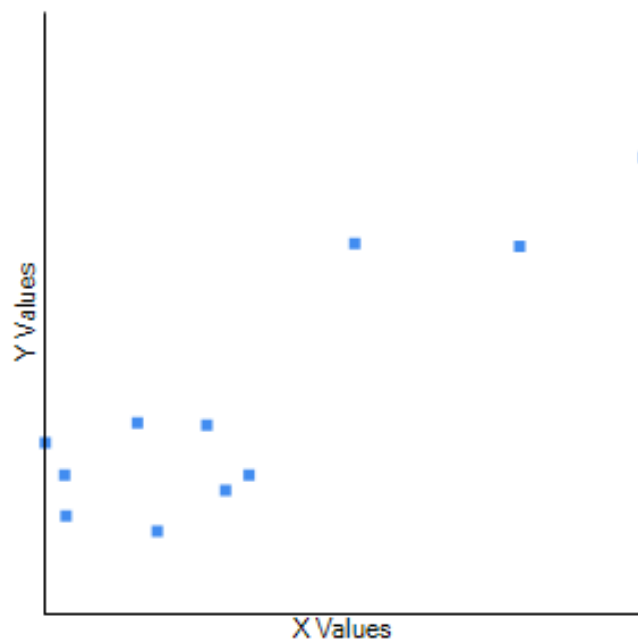
2 Materialen en methoden

Variatie in copulatieduur (middelen en standaardafwijkingen) voor 11 populaties duizendpoten werd verkregen uit de literatuur (Telford en Dangerfield, 1993; Cooper, 2020). Copulatieduur en hun standaardafwijkingen werden gecorreleerd bij <http://www.socscistatistics.com/tests/pearson/default2.aspx>.

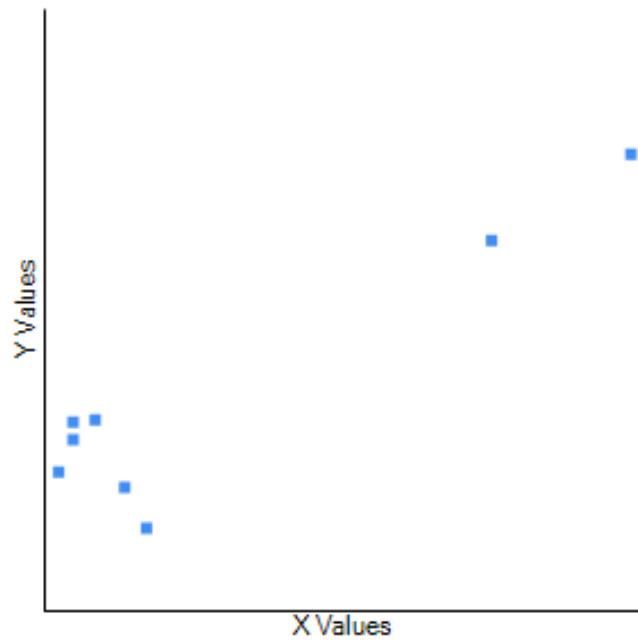
Correlatiecoëfficiënten werden bij <http://www.danielsoper.com/statcalc/calculator.aspx?id=104> vergeleken.

3 Resultaten

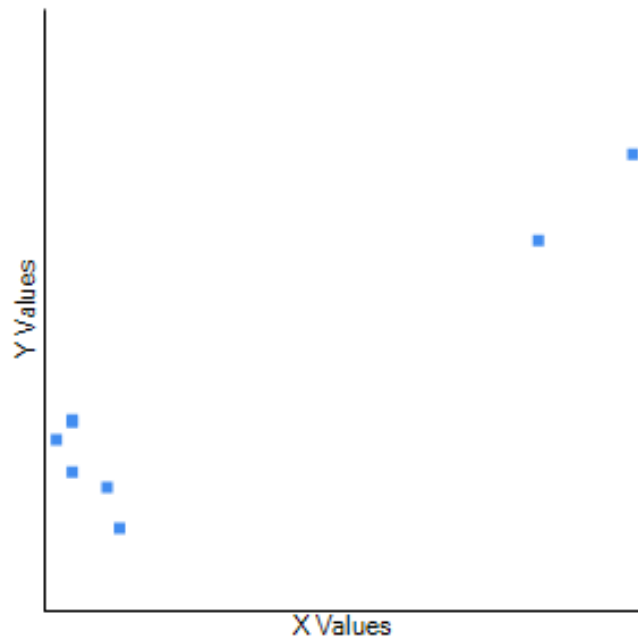
Copulatieduuren (x-waarden) waren sterk gecorreleerd met standaardafwijkingen in copulatieduur (Y-waarden) bij zuid-Afrikaanse populaties (figuur 1: $r=0,8824$, $r^2=0,8824$, $n=11$, $p=0,000323$). Deze varieerden van *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33.8 ± 22.9 minuten) aan *Doratogonus* (=Alloporus) *uncinatus* (Hwange) (205.8 ± 60.8 min.) en omvatte drie bossoorten van *Centrobolus* (*anulatus*, *inscriptus*, *ruber*). Vrouwelijke grootte was gecorreleerd aan standaarddeviatie in copulatieduur in savanne-duizendpoten (figuur 2: $r=0,9269$, $r^2=0,8591$, $n=8$, $p=0,000924$). Mannelijke grootte was gecorreleerd aan standaarddeviatie in copulatieduur in savanne-duizendpoten (figuur 3: $r=0,9337$, $r^2=0,8718$, $n=8$, $p=0,000693$). Er was geen significant verschil tussen de correlatiecoëfficiënten van mannen ten opzichte van vrouwtjes ($z=0,07997498$, $n=8, 8$, $p=0,93625715$).



Figuur 1. Sterke positieve correlatie tussen copulatieduur (X-waarden) en standaardafwijking in copulatieduur (Y-waarden) in Zuid-Afrikaanse duizendpoten.



Figuur 2. Correlatie tussen vrouwelijke lichaamsgrootte (x-waarden) en standaarddeviatie in copulatieduur (y-waarden) in zuid-Afrikaanse savanne-duizendpoten.



Figuur 3. Correlatie tussen mannelijke lichaamsgrootte (x-waarden) en standaarddeviatie in copulatieduur (y-waarden) in zuid-Afrikaanse savanne-duizendpoten.

4 Bespreking

In helminthomorph millipedes initiëren de mannetjes copulatie door de vrouwtjes van achteren te benaderen en naar het hoofd langs het dorsale oppervlak te bewegen (Mauries 1969). Het onderwerp mateherkenning en de bijbehorende gedragssignalen werden niet onderzocht en worden verondersteld een willekeurige wandeling te volgen (Telford en Dangerfield 1993). Precopulatorische strijd Het wordt aanvaard dat tijdens deze eerste periode in de paringsvolgorde de evolutionaire belangen van mannetjes en vrouwtjes verschillen (Trivers 1972, Parker 1979). Vrouwtjes vermijden mannetjes door op te rollen op een manier die lijkt op roofdierversmijdingsgedrag (Haaker & Fuchs 1970, Mukhopadhyaya & Saha 1981) Precopulatorische coiling door het vrouwtje wordt beschouwd als een test van mannelijke kwaliteit of conditie omdat fitter mannetjes beter in staat zijn om vrouwtjes los te maken (Tadler 1996b). Als alternatief kan terugslag een geval zijn waarin interseksuele selectie een 'niet-adaptieve' vrouwelijke keuze vertegenwoordigt, omdat partnerselectie een neveneffect is in plaats van een ultiem doel van vrouwelijke terughoudendheid (*c.f.* waterstriders Gerris odontogaster Amqvist 1992). Of het kan adaptief zijn, gezien het feit dat copulatie enigszins kostbaar en gevaarlijk is voor een vrouw (Daly 1978).

De persistentie van het mannetje om het vrouwtje los te maken kan verder worden verklaard als een vorm van 'sensorische val' (West-Eberhard 1983, Christy

1995), door te proberen het vrouwtje los te maken, gedraagt het mannetje zich op dezelfde manier als een roofdier. Hoe dan ook, het is nog maar de vraag of de aanwezigheid van het mannetje een verandering in de motiverende toestand veroorzaakt die een "algemene fysiologische verandering in [vrouwelijke] paringsbereidheid versnelt, onafhankelijk van het specifieke mannetje" (Alexander et al. 1997).

Er kunnen twee redenen worden gegeven waarom grotere vrouwtjes langere copulaties doorstaan. Grotere vrouwtjes verdragen om de duur van copulatie te beheersen en profiteren van verbeterde vruchtbaarheid en vruchtbaarheid. Dit kan tot stand komen door het maximaliseren van haar inname van ejaculaat of een andere voedingsrijke stof geproduceerd door de man; het voorspellen van een correlatie tussen ejaculaatvolume of materiële voordelen met copulatieduur (zie volgend hoofdstuk). Als alternatief zijn mannetjes vertederend om de duur van copulaties te controleren en zo de grotere en meer bevruchte vrouwtjes te monopoliseren, waardoor hun vaderschapsgarantie wordt gemaximaliseerd. Hoewel duizendpoot copulaties volledig door mannen kunnen worden gecontroleerd (Telford en Dangerfield 1996b), lijkt het twijfelachtig dat een

individu de lichaamsgrootte van een potentiële partner kan beoordelen vanwege de aard van head-to-head verkering.

De kortste copulatieduur werd geregistreerd voor soorten die minder krachtige copulatie vertonen; zoals het geval is in andere juliform millipedes (Telford en Dangerfield 1990a, b) waar verschillen in de duur van copulatie worden verondersteld de intensiteit van spermaconcurrentie tussen soorten weer te geven - langdurige copulatie is een vorm van mate guarding waarbij het mannetje probeert het vaderschap te verzekeren door de duur van copulatie te beheersen (Thornhill en Alcock 1983). Bij odonate soorten worden lange copulaties (minuten-uren) geassocieerd met spermaverwijdering en korte copulaties (seconden) worden geassocieerd met spermaverplaatsing (Siva-Jothy en Tsubaki 1994).

Hoewel er geen algemeen verband is aangetoond tussen het mechanisme van spermaverplaatsing en copulatieduur in fylogenetisch niet-gerelateerde taxa, kunnen overeenkomsten in genitale structuren wijzen op nauwere verwantschap.

Centrobolus lijkt meer op *Craspedosoma* in copulatorisch gedrag dan op een van de spirostreptidans *Doratogonus* (= *Alloporus*) en *Orthoporus*.

De actieve beweging van de antennes tegen het hoofd van de vrouwtjes tijdens copulatie suggereert een functie in verkering. Seksuele selectie voor antennes is testbaar als de antennes van de mannetjes groter zijn dan de vrouwtjes en er fluctuerende asymmetrie is (bijv. *Cerambycidae*, Möller en Zamora-Muñoz 1997). Dit gebied is het meest sensuele gebied vanwege cephalisatie in het lange cilindrische bauplan. De klierafscheiding die tijdens de copulatie van het mannetje naar het vrouwtje wordt overgebracht, kan worden beschouwd als een indirecte inspanning om te investeren in het vaderschap. Dit soort prezygotische voedingsbijdragen zijn een vorm van paringsinspanning omdat ze functioneren om de vrouwtjes te stimuleren en paringen veilig te stellen (Alexander & Borgia 1979). Zolang het chemische gehalte van deze stof en de nutrificerende rol ervan niet kunnen worden vastgesteld, kan geen conclusie worden getrokken. Er kan worden gezegd dat als de acties van de klierafscheidingen die door de man worden geproduceerd, de waarschijnlijkheid van zijn vaderschap beïnvloeden, verkering niet is geëvolueerd tot het einde.

Seksueel actieve eenzame mannetjes die al een paar tegenkomen in copula proberen het vrouwtje over te nemen, maar geven al snel op en vormen 'drieling'. In de sprinkhanenblad-mineur *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae), met langdurige copulaties en man-biased geslachtsverhoudingen, proberen mannetjes ook tevergeefs overgenomen te worden en vormen al snel 'trio's' bestaande uit een tweede mannetje bovenop een paar (Kirkendall 1984). Mannetjes lijken vertederend in een strategie van associëren met de eerste vrouw die ze vinden, want wanneer de operationele geslachtsverhouding (OSR) mannelijk-bevooroordeeld is, neemt de frequentie van ontmoeting met eenzame vrouwtjes af (Telford en Dangerfield 1996). Dit gedrag wordt niet gezien als een gevolg van inferieur concurrentievermogen gekoppeld aan een alternatieve paringsstrategie (Krebs & Davies 1987) omdat *C. inscriptus* zelfs 'clusters' vormen die bestaan uit twee paren in copula en een derde mannetje (pers. obs). Copulatie 'clustering' suggereert dat alle mannen deelnemen aan deze strategie wanneer de bevolkingsdichtheden hoog zijn en de OSR vooringenomen is. Het is dus adaptief om zich soms te gedragen alsof paringsparen onafscheidelijk zijn, waarbij ze weinig pogingen doen om andere mannetjes los te maken, maar eerder wachten tot het copulapaar zich distantieert. In de kever *Tenebrio molitor*,

mannelijke genitale stekels die vergelijkbaar zijn met die op sommige duizendpoot gonopoden functie om voortijdige loslating tijdens copulatie te voorkomen (Gage 1992). De opgeblazen seksuele kraag en stevig zittende gonopoden maken het erg moeilijk om copulaparen te scheiden en ze met de hand uit elkaar te trekken vereist veel meer kracht dan een individuele duizendpoot waarschijnlijk zal produceren.

De verschillende patronen van copulatieduur weergegeven in de wormachtige duizendpoten en in het bijzonder de *Centrobolus*-soorten geven aan hoe langdurigere copulatie en hogere niveaus van spermaconcurrentie hadden kunnen evolueren. Aanvankelijk wordt een populatie gestabiliseerd, dan leidt de druk voor het verlengen van copulatie als vaderschapsgarantie bij mannen tot directionele selectie, voordat een belangenconflict tussen de geslachten kan ontstaan. De gemiddelde copulatieduur voor een soort op enig moment in de tijd moet ook het resultaat zijn van een seksueel conflict over inseminatie, afhankelijk van het relatieve vermogen van mannen en vrouwtjes om hun belangen over elkaar uit te oefenen (Simmons 1991).

De opkomende trends zijn voor meer 'vertederende' mannelijke en 'duurzame' vrouwelijke paringsstrategieën als gevolg van een conflict van seksuele belangen. Vertederende mannenstrategieën omvatten het vermogen om precopulatorische worstelingen te winnen, opgerold ~ ether dan parallel te copuleren, de copulatieduur te maximaliseren en een prominente seksuele kraag te produceren. Duurzame vrouwelijke strategieën zijn strategieën in direct conflict. Alleen de terughoudendheid om te paren is duidelijk. Het is duidelijk dat we niet genoeg weten over vrouwelijk gedrag tijdens langdurige copulatie. De gedragspatronen die zijn geschetst, kunnen nu worden gecombineerd met de genitale morfologie om een achtergrond te bieden voor de volgende hoofdstukken die de uitkomst van de langdurige copulatie van vrouwen zullen testen.

Zowel mannelijke als vrouwelijke grootte lijken te correleren met copulatieduur en standaarddeviatie in copulatieduur. Bovendien kan variatie in copulatieduur correleren met de intensiteit van de spermaconcurrentie in populaties. Ik vond soortspecifieke gemiddelde copulatieduur in *Centrobolus* en variatie in copulatieduur was anders tussen bossoorten (Cooper, 2020). Dit benadrukt dat er een soortspecifiek verschil is in variatie in copulatieduur (Cooper, 2020).

Copulatieduur in duizendpoten gaat verder dan de tijd die nodig is om sperma over te brengen (inseminatie) (Assis en Foellmer, 2019). Wanneer er variatie is op intraspecifiek niveau, "[M]ating durations exceeding female optima serve males as a form of 'extended mate guarding': by inducing paring refractoriness in the female, a male extends the time over which its sperm is exclusive used to sire progeny and reduces the probability of the female being inseminated by a competitor" (Mazzi et al., 2009).

Significante correlaties tussen copulatieduur, variatie in copulatieduur en grootte werden gevonden in zowel bos- als savanne-duizendpoten met een omgekeerd verband tussen oppervlakte-volumeverhoudingen en copulatieduur in bos duizendpoten (Cooper, 2020). Copulatieduur en de variatie ervan was direct gecorreleerd en verhoogd met de lichaamsgrootte van verschillende soorten in beide geslachten, wat wijst op spermaconcurrentie en een belangenconflict neemt ook toe met de lichaamsgrootte.

Ik vond geen verschil tussen de relaties tussen copulatieduur met mannelijke versus vrouwelijke maten die werd gevonden in sommige studies van *Drosophila*

melanogaster (LaFranc en Bundgaard, 2004). Duizendpoten waren vergelijkbaar met spinnen waar de duur van copulatie correleert met intraspecifieke groottevariatie, ook gevonden in een schorpioenvlieg (*Panorpa cognata*) waar mannetjes in goede conditie langer copuleren (Elgar, 1995; Engqvist, 2003). Deze studie toonde echter aan dat er ook een trend was die interspecifiek was voor copulatieduur om te correleren met lichaamsgrootte in en over duizendpoten. Dit benadrukt het belang van lichaamsgrootte voor het bewaken van partners, zoals het geval was in de skeletgarnalen *Caprella penantis*, waarbij mannelijke lichaamsgrootte de belangrijkste factor was die de concurrentie voor een ontvankelijk vrouwtje beïnvloedde (Takeshita en Henmi, 2010). Het succes van het bewaken van mannetjes in duizendpoten is vergelijkbaar met de aaskever (*Necrophila americana*) die afhankelijk is van de grootte ten opzichte van andere mannetjes en de operationele geslachtsverhouding behalve vrouwelijke grootte is ook belangrijk (Knox en Scott, 2006). Resultaten van verwijderingsexperimenten bij orbwebspinnen tonen aan dat grotere mannetjes een duidelijk voordeel hebben bij het monopoliseren van vrouwtjes (Prenter et al., 2003). De relatieve grootte van elke soort wordt belangrijk geacht bij het bepalen van een copulatieduur (Cooper, 2020). Samen dragen copulatieduur en grootte dimorfisme bij aan het

berekenen van optimale copulatieduur van elke populatie (Charnov en Parker, 1995; Parker en Simmons, 1994; Parker e.a., 1999).

Verwijzingen

Adolph SC, Geber MA. 1995. Mate-Guarding, Paring Succes en Body Size in de Tropical Millipede '*Nyssodesmus Pythos*' (Peters) (Polydesmida: Platyrrhacidae). Zuidwestelijk Naturalist, 40(1): 56-61

Alcock J. 1994. Associaties na inseminatie tussen mannetjes en vrouwtjes bij insecten: de mate guarding hypothese. Jaaroverzicht entomologie, 39(1): 1-21

Alexander KD, Borgia G. 1979. Op de oorsprong en basis van het man-vrouw fenomeen. In Seksuele selectie en reproductieve concurrentie bij insecten. (eds Blum MF & Blum NA), blz. Academische pers, New York

Arnqvist G, Danielsson I. Postmating seksuele selectie: de effecten van mannelijke lichaamsgrootte en herstelperiode op vaderschap en eiproductiesnelheid in een watertrikker. Gedragsecologie, 10(4): 358-365

Assis BA, Foellmer MW. 2019. Optimale ultrakorte copulatieduur bij een seksueel kannibalistische spin. Gedragsecologie en sociobiologie, 73(9): 117

Barnett M. Seks in zuid-Afrikaanse Spirostreptida duizendpoten: mechanismen van spermaconcurrentie en cryptische vrouwelijke keuze. Proefschrift. Universiteit van Kaapstad, Zuid-Afrika.

- Bercovitz K, Warburg M. 1988. Ontwikkelingspatronen in twee populaties van de duizendpoot *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) in Israël (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55 (1): 37-46
- Charnov EL, Parker GA. Dimensieloze invarianten van de marginale waardestelling van de foerageertheorie. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 92(5): 1446-1450
- Choe JC, Crespi BJ. 1997. De evolutie van paringssystemen in insecten en spinachtigen. De Universitaire Pers van Cambridge, Cambridge
- Cooper M. 2020. Zoomorfe variatie met copulatieduur in *Centrobolus*. *Geleedpotigen*, 9(2): 63-67
- Cooper MI. 2015. Concurrentie beïnvloed door het paringsinterval in een myriapod. *Tijdschrift voor Entomologie en Zoölogiestudies*, 3(4): 77-78
- Cooper MI. 2017. Grootte is belangrijk bij myriapod copulatie. *Tijdschrift voor Entomologie en Zoölogiestudies*, 5(2): 207-208
- Dickinson JL. 1997. Meervoudige paring, spermawedstrijd en cryptische vrouwelijke keuze in de bladkevers (Coleoptera: Chrysomelidae). In *De evolutie*

van paringssystemen in insecten en spinachtigen. (eds Choe JC, Crespi BJ), Cambridge University Press.

Eens M, Pinxten R. Interseksuele conflicten over copulaties in de Europese spreekw: bewijs voor de vrouwelijke mate-guarding hypothese. Gedragsecologie en sociobiologie, 36(2): 71-81

Elgar M. 1995. De duur van copulatie bij spinnen: vergelijkende patronen. Verslagen van het Western Australian Museum Supplement, 52(1): 1-11

Engqvist L, Sauer KP. 2003. Determinanten van spermaoverdracht in de schorpioenvlieg *Panorpa cognata*: mannelijke variatie, vrouwelijke conditie en copulatieduur. Dagboek van Evolutionaire Biologie, 16(6): 1196-1204

Fincke OM, Waage JK, Koenig WD. 1997 Natuurlijke en seksuele componenten van odonate paringssystemen. In De evolutie van paringssystemen in insecten en spinachtigen. Choe JC, Crespi BJ, (eds.) Cambridge University Press

Gage MJG. 1992. Verwijdering van rivaliserend sperma tijdens copulatie in een kever, *Tenebrio molitor*. Gedrag van dieren, 44: 587-589

Grafen A, Ridley M. 1983. Een model van mate guarding. Tijdschrift voor Theoretische Biologie, 102(4): 549-567

Haaker U, Fuchs blz. Het paringsgedrag van *Cylindriulus punctatus* Leach.
Tijdschrift voor Dierenpsychologie, 27: 641-48

Kelly CD, Jennions MD. 2016. De Theorie van de Concurrentie van het sperma. In:
Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science (Weekes-Shackelford V,
Shackelford T, Weekes-Shackelford V, eds). Springer

Kirkendall LR. 1984. Lange copulaties en postcopulatory 'escourt' gedrag in het
sprinkhanenblad minor, *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae).
Tijdschrift voor Natuurgeschiedenis 18: 905-919

Knox TT, Scott MP. 2006. Grootte, operationele geslachtsverhouding, en partner-
bewakend succes van de aaskever, *Necrophila americana*. Gedragsecologie, 17(1):
88-96

Krebs JR, Davies NB. 1987. Een inleiding tot gedragsecologie. Blackwell Scientific
Publication

LaFranc A, Bundgaard J. 2004. De invloed van mannelijke en vrouwelijke
lichaamsgrootte op copulatieduur en vruchtbaarheid in *Drosophila Melanogaster*.
Hereditas, 132(3): 243-247

JP Mauries. 1969. Observaties over de biologie (sexualiet, periodomorfose) van *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Brolemenn. (Diplopoda, Blaniulida). Annalen van Speleologie, 24: 495-504

Mazzi D, Kesäniemi J, Hoikkala A, Klappert K. Seksueel conflict over de duur van copulatie in *Drosophila montana*: waarom is langer beter? BMC Evolutionaire Biologie, 9(1): 132

Micholitsch T, Krügel P, Pas G. 2000. Inseminatie en bevruchting in de zaadwants *Lygaeus simulans* (Heteroptera: Lygaeidae). Europees Tijdschrift voor Entomologie, 97(1): 13-18

Möller AP, Zamora-Munoz Antenne-asymmetrie en seksuele selectie in een cerambycid kever. Diergedrag 54: 1509-1515

MC, Saha SK. 1981. Observaties over de natuurlijke populatie en seksueel gedrag van *Orthomorpha coarctata* (Polydesmida, Paradoxosomatidae), een duizendpoot rottend hout en strooisel. Pedobiologica, 21: 357-364

Parker GA. Spermaconcurrentie en de evolutionaire gevolgen ervan bij de insecten. Biologische beoordelingen, 45: 525-567

Parker GA. Verkering persistentie en vrouwelijke bewaking als mannelijke tijdsinvesteringsstrategieën. *Gedrag*, 48(1-4): 157-184

Parker GA. Seksuele selectie en seksueel conflict. In *Seksuele selectie en reproductieve concurrentie bij insecten*. (ed. Blum MS, Blum NA), blz. Academic Press, Londen

Parker GA, Simmons LW, Stockley P, Mcchristie DM, Charnov EL. Optimale copuladuur bij gele mestvliegen: effecten van vrouwelijke grootte en eighalte. *Gedrag van dieren*, 57(4): 795-805

Parker GA, Simmons LW. 1994. Evolutie van fenotypische optima en copuladuur bij dungflies. *Natuur*, 370(6484): 53-56

Prenter J, Elwood RW, Montgomery IW. 2003. Mate guarding, concurrentie en variatie in grootte in mannelijke bolwebsspinnen, *Metellina segmentata*: een veldexperiment. *Gedrag van dieren*, 66(6): 1053-1058

Ridley M. De incidentie van spermaverplaatsing bij insecten: vier vermoedens, één bevestiging. *Biologisch Dagboek van de Linnean Society*, 38: 349-367

Rodriguez tegen 1994. Functie van de spermathecale spier in *Chelymormpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). Fysiologische entomologie, 19: 198-202

Simmons LW. 1991. Vrouwelijke keus en de verwantschap van partners in het gebiedskrekel, *Gryllus bimaculatus*. Gedrag van dieren, 41: 493-501

Stockley P. 1997. Seksueel conflict als gevolg van aanpassingen aan de concurrentie. Trends in ecologie en evolutie, 12: 154-159

Szira'nyi A, Kus B, Samu F, Harand W. 2005. DE FUNCTIE VAN LANGE COPULATIE IN DE WOLF SPIN *PARDOSA AGRESTIS* (ARANEAE, LYCOSIDAE) ONDERZOCHT IN EEN GECONTROLEERDE COPULATIE DUUR EXPERIMENT. Het Dagboek van Arachnologie, 33(2): 408-414

Tadler A. 1993. Genitaliën fitting, paringsgedrag en mogelijke hybridisatie in duizendpoten van het geslacht *Craspedosoma* (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). Acta Zoologica, 74 jaar: 215-225

Tadler, A. 1996. Functionele morfologie en evolutie van de genitaliën van Diplopoda - Helminthomorpha. In Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 169: 327-330. Parijs ISBN 2-85653-502-X

Takeshita F, Henmi Y. De effecten van lichaamsgrootte, eigendom en geslachtsverhouding op de precopulatorische partnerbewaking van *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 90(2): 275-279

Telford SR, Dangerfield JM. 1990. Seks in duizendpoten: laboratoriumstudies naar seksuele selectie. Tijdschrift voor Biologisch Onderwijs, 24: 233-238

Telford SR, Dangerfield JM. 1993. Paringsgedrag en partnerkeuze-experimenten in enkele tropische duizendpoten (Diplopoda: Spirostreptidae). Zuid-Afrikaans Tijdschrift voor Zoölogie, 28(3), 155–160

Telford SR, Dangerfield JM. 1994. Mannetjes controleren de duur van copulatie in de tropische duizendpoot *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Julida). Zuid-Afrikaans Tijdschrift voor Zoölogie, 29: 266-268

Telford SR, Dangerfield JM. 1996. Seksuele selectie in Savanna Millipedes: Producten, patronen en processen. In Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 169: 565-576. Parijs ISBN 2-85653-502-X.

Trivers RL. 1972. Ouderlijke investeringen en seksuele selectie. In Seksuele selectie en fatsoenlijk van mens 1871-1971. (ed.B. Cambell), pp 136-179. Aldine-Atherton

Ullah MS, Sugimoto R, Kongchuensin M, Konvipasruang P, Gotoh T. 2017. Copulatieduur, spermaoverdracht en reproductie van de twee nauw verwante fytoseiidmijten, *Neoseiulus womersleyi* en *Neoseiulus longispinosus* (Acari: Phytoseiidae). Experimentele en toegepaste acarologie, 71(1): 47-61

Vahed K, Lehmann AW, Gilbert JDJ, Lehmann GUC. 2011. Verhoogde copulatieduur vóór ejaculateoverdracht wordt geassocieerd met grotere spermatoforen en mannelijke genitale titillators, over bushcricket taxa. Dagboek van Evolutionaire Biologie, 24(9): 1960-1968

Zhang GH, Li YY, Zhang KJ, Wang JJ, Liu YQ, Liu H. 2016. Effecten van hittestress op copulatie, vruchtbaarheid en levensduur van pas opgedoken volwassenen van de

roofmijt, *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae). Systematische en toegepaste acarologie, 21(3): 295-306

Zhong W, Hua B. Paringsgedrag en copulatorisch mechanisme in de Scorpionfly *Neopanorpa longiprocessa* (Mecoptera: Panorpidae). PLoS 1, 8(9): e74781