**Mark Cooper**

**Změna doby kopulace u červovitých millipedů**

**Mark Cooper**

**Změna doby kopulace u červovitých millipedů**

**Bibliografie**

Autor se narodil v Oxfordu ve Velké Británii. Zapsal se do Damelinu v Braamfonteinu. Je držitelem titulů v oblasti přírodních věd na Witwatersrandské univerzitě a Univerzitě v Kapském Městě. Je to registrovaný profesionální přírodovědec. Publikoval 80 článků, 7 konferenčních minut, 9 knih a 2 teáky.

**Obsah**

**Změna doby kopulace u červovitých millipedů... 5-43**

**Mark Cooper**1-4

1Katedra botaniky, Univerzita Johannesburg, Auckland Park 2092, S. Afrika.

2Škola živočišných, rostlinných a environmentálních věd, Witwatersrandská univerzita, Johannesburg 2050, S. Afrika.

3Katedra biologických věd, Univerzita Kapského Města, Rondebosch 7701, S. Afrika.

4Katedra botaniky a zoologie, Univerzita ve Stellenboschi, Matieland 7602, S. Afrika.

**Abstraktní** doba kopulace je reakcí na soutěž spermií. Z mnoha určujících faktorů trvání kopulace napříč členovci jsem zkoumal odchylky v délce kopulace při hlídání u červovitých millipedů. Nulová hypotéza byla střední kopulace a směrodatná odchylka v době kopulace byla nezávislá. Z literatury byly získány doby kopulace a směrodatné odchylky pro 11 populací millipedů. Doba kopulace silně korelovala se směrodatnými odchylkami u populací v Jihoafrické republice (r=0,8824, r2=0,8824, n=11, p=0,000323). Ty se pohybovaly od *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33.8±22.9 min.) do *Doratogonu (=*  *Alloporus)*  *uncinatus* (Hwange) (205,8±60,8 min.) a zahrnoval tři lesní druhy. Velikost samice byla korelována se směrodatnou odchylkou doby kopulace u stonožek savany (r=0,9269, r2=0,8591, n=8, p=0,000924). Velikost samce byla korelována se směrodatnou odchylkou doby kopulace u stonožek savany (r=0,9337, r2=0,8718, n=8, p=0,000693). Mezi korelačními koeficienty muže proti samici nebyl významný rozdíl (z=0,07997498, n=8, 8, p=0,93625715). Stonožky byly podobné některým pavoukovcům, kde doba kopulace a kolísání doby kopulace korelovaly s vnitrosekifiální změnou velikosti. Odchylka v délce kopulace je interpretována tak, že koreluje s intenzitou soutěže spermií.

**Klíčová slova**: rozdíl, žena, muž, páření, velikost, spermie.

**1 Úvod**

Forma a řešení sexuálního konfliktu ve vývoji systémů páření hmyzu a pavouků je diskutabilní (Choe a Crespi 1997). Seznam nákladů a přínosů, fenotypových i genotypových, pro muže a ženy, aby prodloužili kopulaci, ukazuje rostoucí cítění, že jejich primární zájmy na páření jsou asymetrické (Dickinson 1997). Pravoslaví říká, že muž vždy těží z rematingu, zatímco žena zažívá související náklady. Většina dávek, které muž získal, je stejná jako dávky dosažené maximalizací počtu kopulace, tj. zvýšeného zajištění otcovství (Stockley 1997), jsou poskytovány nové nápady, proč žena zůstává spolu s mužem a udržuje kontakt s genitáliemi po delší dobu. Proto hypotéza o střežení ženských kamarádek (Eens a Pinxten 1995, Finke et al. 1997).

In· aby bylo možné plně stanovit adaptivní chování ženy, je nutné nejprve připomenout mužskou perspektivu (Rodriguez 1994). Dlouhodobá kopulace je behaviorální adaptace, která prospívá mužům tím, že snižuje konkurenci spermií (Parker 1970). Náklady, pokud jde o sníženou četnost páření v důsledku zkrácení doby hledání a oplodnění více samic, snížené přežití v důsledku ztráty času stráveného krmením, zvýšené nápadnosti dravců nebo snížené schopnosti uniknout predátorům, jsou nízké, pokud jde o šanci zvýšit otcovství. Takže při setkáních mužů a žen obvykle dochází ke konfliktu o kontrolu rozhodnutí o páření, protože tyto kontaktní stráže mohou být pro ženy nákladné.

Doba kopulace je reakcí na soutěž spermií (Kelly a Jennions, 2016). Určuje inseminaci, hnojení, počet vajec/produkci a otcovství (Micholitsch et al., 2000; Zhong a Hua, 2013; Bednář, 2015; Ullah a kol., 2019). Existuje mnoho určujících faktorů délky kopulace mezi členovci, jako je načasování inseminace, které se liší podle velikosti spermatoforu a mužské genitální titilace, když dojde k nepřímému přenosu spermií (Vahed et al., 2011). Dokonce i tepelný stres u mužů může negativně ovlivnit trvání kopulace (Zhang et al., 2016). Bylo to "navrhnout[d], aby prodloužené kopulace získaly význam v více pářících situacích a měly by hrát roli v soutěži spermií nebo jiných formách sexuálního výběru" (Szira'nyi et al., 2005).

Optimální doba kopulace závisí na velikosti mužů a žen (Charnov a Parker, 1995; Cooper 2020; Parker a Simmons, 1994; Parker a kol., 1999). Doba kopulace závislá na velikosti a hlídání partnera se vyskytuje *v mouchách Drosophila melanogaster* (LaFranc a Bundgaard, 2004), škorpión*(Panorpa cognata)*(Engqvist, 2003), pavouci (Elgar, 1995), kostra *krevet Caprella penantis* (Takeshita a Henmi, 2010), mrchožrout *Necrophila americana* (Knox a Scott, 2006), pavučinoví pavučiny (Prenter, 2003), millipede *Centrobolus inscriptus* (Cooper, 2020) a žluté hnůj (Parker, 1974; Grafen a Ridley, 1984; Alcock, 1994; Arnqvist a Danielsson, 1999). To není případ millipede *Nyssodesmus pythos* (Adolph a Geber, 1995).

U červovitých millipedů se u samců i samic vyvinuly morfologické vlastnosti, které zřejmě pomáhají při nuceném a odolávajícím kopulaci. Muži mají tarsalové podložky pro uchopení žen a různé genitální procesy, které fungují tak, aby držely ženu předsudek (Cooper 2020). Ženy mají páteř na bursa kopulatrix, která může fungovat tak, aby vyloučila muže z jejich obchodů se spermiemi (Cooper 2020), a je známo, že se zabývají "recoilingem" a neochotou pářit se (Tadler 1993). Cílem je zde (1) určit sled chování, ke četě chování, ke které došlo před kopulací, během kopulace a po jejím kopulování; (2) kvantifikovat rozptyl v době kopulace. U millipedes je kopulace obvykle prodloužena a liší se mezi druhy a mezi populacemi (Berkowitz & Warburg 1988, Telford a Dangerfield 1990, Barnett 1997). Pozornost je věnována intraspecifické rozptylu v době kopulace a konfliktu mezi muži a ženami při ukončení kopulace. Ačkoli muži mohou kontrolovat dobu kopulace u některých druhů (Telford & Dangerfield 1994), může dojít ke střetu zájmů. Hypotéza o střetu zájmů předpovídá, že existuje také ženský "vzdání se" času, než se kopulace proděruje; 3. zkouška na dobu kopulace související s velikostí u mužů a samic. Předpovídá se, že druhy s prodlouženým kopulací mají pozitivní velikostně-asortativní páření (Ridley 1989). Doprovodná předpověď je, že doba kopulace je kratší, když se zvyšuje sexuální s1ze dimorfismus (SSD).

Zde zkoumám dobu kopulace a kolísání délky trvání vychytání vazby v millipedes (Cooper, 2020; Telford a Dangerfield, 1993). U millipedů doba kopulace určuje, jaká je priorita spermií a kdy se priorita spermií mění vzhledem k intervalu mezi pářením (Cooper, 2019). Nejprve získám výpočty pro intraspecifické odchylky v délce kopulace jedenácti populací millipedů a provádím porovnání interpopulace, abych otestoval kopulaci nulové hypotézy a odchylky v délce kopulace jsou nezávislé.

**2 Materiály a metody**

Z literatury (Telford a Dangerfield, 1993) byly získány odchylky v délce kopulace (prostředky a směrodatné odchylky) pro 11 populací millipedů; Bednář, 2020). Doba kopulace a jejich směrodatné odchylky byly korelovány <http://www.socscistatistics.com/tests/pearson/default2.aspx>. Korelační koeficienty byly porovnány <http://www.danielsoper.com/statcalc/calculator.aspx?id=104>.

**3 Výsledky**

Doba kopulace (x-hodnoty) silně korelovala se směrodatnými odchylkami v trvání kopulace (hodnoty Y) napříč populacemi Jižní Afriky (obrázek 1: r=0,8824, r2=0,8824, n=11, p=0,000323). Ty se pohybovaly od *Calostreptus* sp. (Sengwa) (33,8±22,9 minuty) *do Doratogonu*  (=*Alloporus)*  *uncinatus* (Hwange) (205,8±60,8 min.) a zahrnoval tři lesní druhy *Centrobolus (anulatus*, *inscriptus*, *ruber* ). Velikost samice byla korelována se směrodatnou odchylkou doby kopulace u stonožek savany (obrázek 2: r=0,9269, r2=0,8591, n=8, p=0,000924). Velikost samce korelovala se směrodatnou odchylkou doby kopulace u stonožek savany (obrázek 3: r=0,9337, r2=0,8718, n=8, p=0,000693). Mezi korelačními koeficienty mužů vůči samicm nebyl významný rozdíl (z=0,07997498, n=8, 8, p=0,93625715).



**Obrázek 1**. Silná pozitivní korelace mezi dobou kopulace (hodnoty X) a směrodatnou odchylkou doby kopulace (hodnoty Y) u jihoafrických millipedů.



**Obrázek 2**. Korelace mezi velikostí ženského těla (x-hodnoty) a směrodatnou odchylkou v délce kopulace (hodnoty y) u jihoafrických stonožek savany.



**Obrázek 3**. Korelace mezi velikostí mužského těla (x-hodnoty) a směrodatnou odchylkou v délce kopulace (hodnoty y) u jihoafrických stonožek savany.

**4 Diskuse**

V helminthomorfu stonožky muži iniciují kopulaci tím, že se přiblíží k samicm zezadu a pohybují se směrem k hlavě podél terozní plochy (Mauries 1969). Téma rozpoznání partnera a související behaviorální podněty nebyly zkoumány a předpokládá se, že sledují náhodnou procházku (Telford a Dangerfield 1993). Předkopulační boj Je akceptováno, že během tohoto počátečního období v páření se evoluční zájmy mužů a žen liší (Trivers 1972, Parker 1979). Ženy se vyhýbají samcům tím, že se svíjející se podobným způsobem jako chování vyhýbání se predátorům (Haaker & Fuchs 1970, Mukhopadhyaya & Saha 1981) Prekopulační svíjení samicí je považováno za test mužské kvality nebo kondice, protože zdatnější muži jsou lépe schopni odvíjet samice (Tadler 1996b). Alternativně může být rekocilování případem, kdy intersexuální výběr představuje "nepřizpůsobivá" ženská volba, protože výběr partnera je spíše vedlejším účinkem než konečným cílem ženské neochoty*(c.f.*waterstriders Gerris odontogaster Amqvist 1992). Nebo to může být adaptivní, vzhledem k tomu, že kopulace je pro ženu poněkud nákladná a nebezpečná (Daly 1978).

Vytrvalost muže, aby odvíjel samici, lze dále vysvětlit jako formu "smyslové pasti" (West-Eberhard 1983, Christy 1995), pokusem o odvíjení samice se samec chová podobným způsobem jako dravec. Ať tak či onak, zůstává vidět, zda přítomnost muže způsobuje změnu motivačního stavu, která urychluje "obecnou fyziologickou změnu [ženské] připravenosti na páření, nezávisle na konkrétním muži" (Alexander et al. 1997).

Mohou být uvedeny dva důvody, proč větší ženy vydrží delší kopulace. Větší ženy vydrží kontrolovat trvání kopulace a těžit ze zlepšení plodnosti a plodnosti. K tomu může dojít maximalizací příjmu ejakulátu nebo jiné látky bohaté na živiny produkované samcem; předpovídání korelace mezi objemem ejakulátu nebo materiálními přínosy s dobou kopulace (viz další kapitola). Alternativně muži chtějí kontrolovat dobu trvání kopulací, a tak monopolizovat větší a plodnější ženy, což zase maximalizuje jejich otcovské zajištění. Ačkoli kopulace stonožky mohou být zcela kontrolovány muži (Telford a Dangerfield 1996b), zdá se pochybné, že jedinec může posoudit velikost těla potenciálního partnera kvůli povaze námluv z hlavy do hlavy.

Nejkratší doba kopulace byla zaznamenána u druhů, které vykazují méně intenzivní kopulaci; stejně jako v jiných juliformních millipedech (Telford a Dangerfield 1990a, b), kde se má za to, že rozdíly v délce kopulace odrážejí intenzitu soutěže spermií mezi druhy - prodloužené kopulace je forma hlídání partnera, při kterém se muž snaží zajistit otcovství kontrolou doby kopulace (Thornhill a Alcock 1983). U druhů odonate jsou dlouhé kopulace (minuty-hodiny) spojeny s odstraněním spermií a krátké kopulace (sekundy) jsou spojeny s přemístěním spermií (Siva-Jothy a Tsubaki 1994).

Ačkoli nebyl prokázán žádný obecný vztah mezi mechanismem posunutí spermií a trváním kopulace napříč fylogeneticky nesouvisejícími taxa, podobnosti v genitálních strukturách mohou naznačovat bližší příbuznost. *Centrobolus* připomíná *Kraspedosom* v kopulativním chování více než některý ze spirostreptidanů *Doratogonus*  (=*Alloporus)*a *Ortoporus*.

Aktivní pohyb antén proti hlavě samic během kopulace naznačuje funkci v námluvách. Sexuální výběr antén je testovatelný, pokud jsou mužské antény větší než ženy a existuje kolísavá asymetrie (např. Cerambicidae, Möller a Zamora-Muiioz 1997). Tato oblast je nejsympatičtější oblastí kvůli cephalizaci v dlouhém válcovém bauplanu. Žlázová sekrece převedená z muže na samici během kopulace může být považována za nepřímou snahu investovat do otcovství. Prezygotické živiny tohoto druhu jsou formou páření, protože fungují ke stimulaci samic a bezpečnému páření (Alexander & Borgia 1979). Dokud nebude možné stanovený chemický obsah této látky a její nutrifikační roli, nelze vyvodit žádný závěr. Lze říct, že pokud akce žlázových sekretů, které jsou produkovány mužem, ovlivňují pravděpodobnost jeho otcovství, pak se námluvy nevyvinuly až do konce.

Sexuálně aktivní osamělí muži, kteří se setkávají s párem, který je již v kopule, se pokoušejí převzít ženu, ale brzy se vydají a vytvoří "trojčata". V kobylce *odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae) s prodlouženými kopulacemi a mužskými poměry pohlaví se muži také neúspěšně pokoušejí o přemnožení a brzy vytvoří "trio" skládající se z druhého muže na vrcholu páru (Kirkendall 1984). Zdá se, že muži jsou zalíčeni ve strategii sounášky s první ženou, kterou najdou, protože když je provozní poměr pohlaví (OSR) předpojatý vůči mužům, frekvence setkání se osamělými ženami klesá (Telford a Dangerfield 1996). Toto chování není považováno za důsledek nižších konkurenčních schopností spojených s alternativní strategií páření (Krebs & Davies 1987), *protože C. inscriptus* dokonce tvoří "klastry" sestávající ze dvou párů v kopule a třetího samce (pers. obs). Kopulace "seskupování" naznačuje, že všichni muži se do této strategie zapojují, když je hustota populace vysoká a OSR je zaujatá vůči mužům. Je tedy přizpůsobivé se někdy chovat, jako by páření párů bylo neoddělitelné, což činí jen málo pokusů o vyklizování jiných mužů, ale spíše čekají, až se pár copula odloučí. U brouka *Tenebrio molitor*, mužské genitální páteře, které jsou podobnétěm na některých millipede gonopods funkce, aby se zabránilo předčasnému rozpuštění během kopulace (Gage 1992). Nafouknutý sexuální límec a pevně usazené gonopody velmi ztěžují oddělení párů kopulí a jejich ruční roztrhání vyžaduje mnohem větší sílu, než je pravděpodobné, že jednotlivá millipede vytvoří.

Různé vzorce trvání kopulace zobrazené u červovitých millipedů a zejména u *druhů Centrobolus naznačují,* jak se mohlo vyvinout delší kopulace a vyšší úroveň soutěže spermií. Zpočátku je populace pod stabilizačním výběrem, pak tlak na prodloužení kopulace jako otcovství u mužů vytváří směrový výběr, než může dojít ke střetu zájmů mezi pohlavími. Střední doba kopulace druhu v každém okamžiku by měla také představovat výsledek sexuálního konfliktu o inseminaci v závislosti na relativní schopnosti mužů a žen uplatňovat své zájmy nad sebou (Simmons 1991).

Objevující se trendy jsou pro "roztomilé" strategie páření mužů a "trvalých" žen, které vyplývají ze střetu sexuálních zájmů. Roztomilé strategie pro muže zahrnují schopnost vyhrát předkopulační boje, kopulovat svitek ~ather než paralelně, maximalizovat dobu kopulace a produkovat prominentní sexuální límec. Trvalé ženské strategie jsou ty, které jsou v přímém konfliktu. Jen neochota pářit se je zřejmá. Je zřejmé, že o chování žen během dlouhodobého kopulace nevíme dost. Vzorce chování, které byly nastíněny, lze nyní kombinovat s morfologií genitálií, aby poskytly pozadí pro následující kapitoly, které budou testovat výsledek prodlouženého kopulace žen.

Zdá se, že velikost muže i ženy koreluje s dobou kopulace a směrodatnou odchylkou v délce kopulace. Odchylky v délce kopulace mohou navíc korelovat s intenzitou soutěže spermií v populacích. Zjistil jsem, že druhově specifické střední doby *kopulace v Centrobolusu a* odchylky v délce kopulace se u různých druhů lesa liší (Cooper, 2020). To zdůrazňuje, že existuje druhově specifický rozdíl v kolísání doby kopulace (Cooper, 2020). Doba kopulace u millipedů přesahuje dobu potřebnou k přenosu spermií (inseminace) (Assis a Foellmer, 2019). Pokud dojde k odchylkám na intraspecifické úrovni, "[M]doba trvání přesahující samičí optimu slouží mužům jako forma "rozšířeného hlídání partnera": navozením páření refraktorisu u ženy samec prodlužuje dobu, po kterou se jeho spermie používají výhradně ke zplodění potomstva, a snižuje pravděpodobnost, že samice bude inseminována konkurentem" (Mazzi et al., 2009).

Významné korelace mezi dobou kopulace, kolísací doby kopulace a velikostí byly zjištěny v lesních i savanových millipedech s inverzním vztahem mezi poměrem plochy k objemu a dobou kopulace v lesních millipedech (Cooper, 2020). Doba kopulace a její odchylka byla přímo korelována a zvětšována s velikostí těla napříč druhy u obou pohlaví, což naznačuje, že konkurence spermií a střet zájmů se také zvyšují s velikostí těla.

Nenašel jsem žádný rozdíl mezi vztahem mezi trváním kopulace s velikostí muže a ženy, který byl nalezen *v některých studiích Drosophila melanogaster* (LaFranc a Bundgaard, 2004). Stonožky byly podobné pavoukům, kde doba kopulace koreluje s intra-specific velikostní odchylkou, která se také nachází v škorpionfly (*Panorpa cognata*), kde muži vdobrém stavu kopulují déle (Elgar, 1995; Engqvist, 2003). Tato studie však ukázala, že existuje také trend mezidruhově po dobu kopulace, která koreluje s velikostí těla v millipedech a napříč millipedy. To zdůrazňuje význam velikosti těla při hlídání partnera, jako tomu bylo v případě *kosterní krevety Caprella penantis,* kde byla velikost mužského těla nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím konkurenci vnímavé ženy (Takeshita a Henmi, 2010). Úspěch střežení samců u millipedů je podobný mrchožroutovi (*Necrophila americana*), který závisí na velikosti ve srovnání s jinými muži a je také důležitý provozní poměr pohlaví s výjimkouvelikosti ženy (Knox a Scott, 2006). Výsledky experimentů s odstraněním u pavouků orb-web ukazují, že větší samci mají jasnou výhodu v monopolizaci samic (Prenter a kol., 2003). Relativní velikost každého druhu je považována za významnou při stanovení doby kopulace (Cooper, 2020). Doba kopulace a dimorfismus velikosti společně přispívají k výpočtu optimální doby kopulace každé populace (Charnov a Parker, 1995; Parker a Simmons, 1994; Parker a kol., 1999).

**Odkazy**

Adolph SC, Geber MA. 1995. Mate-Guarding, Pářící úspěch a velikost těla v tropické millipede '*Nyssodesmus Pythos*' (Peters) (Polydesmida: Platyrhacidae). Jihozápadní přírodovědec, 40(1): 56-61

Alcock J. 1994. Post-inseminace asociace mezi muži a ženami v hmyzu: mate střeží hypotézu. Roční přehled entomologie, 39(1): 1-21

Alexander KD, Borgia G. 1979. Na základě původu a na základě fenoménu muž-žena. V sexuálním výběru a reprodukční soutěži v hmyzu. (eds Blum MF & Blum NA), str. 414-440. Akademický tisk, New York

Arnqvist G, Danielsson I. 1999. Postmating sexuální výběr: účinky velikosti mužského těla a doby zotavení na otcovství a míru produkce vajec u vodního chodce. Behaviorální ekologie, 10(4): 358-365

Assis BA, Foellmer MW. 2019. Optimální ultra krátká doba kopulace u sexuálně kanibalistického pavouka. Behaviorální ekologie a sociobiologie, 73(9): 117

Barnett M. 1997. Sex v jihoafrické Spirostreptida millipedes: mechanismy soutěže spermií a tajemná ženská volba. Dis práce ph.D. Univerzita v Kapském Městě, Jihoafrická republika.

Bercovitz K, Warburg M. 1988. Vývojové vzorce ve dvou populacích millipede *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) v Izraeli (Diplopoda). Bijdragen tot de Dierkunde, 55 (1): 37-46

Charnov EL, Parker GA. Bezduché invarianty z teorému marginální hodnoty teorie hledání potravy. Sborník Národní akademie věd USA, 92(5): 1446-1450

Choe JC, Crespi BJ. 1997. Vývoj pářících systémů v hmyzu a pavoukovicích. Cambridge University Press, Cambridge

Bednář M. 2020. Zoomorfní variace s trváním kopulace *u Centrobolus*. Členovci, 9(2): 63-67

Cooper MI. 2015. Soutěž ovlivněná intervalem opětovného páření v myriapodu. Časopis entomologických a zoologických studií, 3(4): 77-78

Cooper MI. 2017. Velikost je důležitá při kopulaci nesčetných pilotů. Časopis entomologie a zoologických studií, 5(2): 207-208

Dickinson JL. 1997. Vícenásobné páření, soutěž spermií a tajemná ženská volba u listových brouků (Coleoptera: Chrysomelidae). V evoluci pářících systémů v hmyzu a pavoukovicích. (eds Choe JC, Crespi BJ), Cambridge University Press.

Eens M, Pinxten R. 1995. Mezisoudní konflikty o kopulace v evropském špačci: důkazy pro hypotézu střežení ženských partnerek. Behaviorální ekologie a sociobiologie, 36(2): 71-81

Elgar M. 1995. Doba kopulace u pavouků: srovnávací vzory. Záznamy o doplňku Západoaustralského muzea, 52(1): 1-11

Engqvist L, Sauer KP. 2003. Determinanty přenosu spermií v škorpiónu *Panorpa cognata*: mužskávariace, stav ženy a doba kopulace. Časopis evoluční biologie, 16(6): 1196-1204

Fincke OM, Waage JK, Koenig WD. 1997 Přírodní a sexuální složky páření odonate. V evoluci pářících systémů v hmyzu a pavoukovicích. Choe JC, Crespi BJ, (eds.) Cambridge University Press

Gage MJG. 1992. Odstranění konkurenčních spermií během kopulace u brouka *Tenebrio molitor*. Chování zvířat, 44: 587-589

Grafen A, Ridley M. 1983. Model hlídání kamarádů. Časopis teoretické biologie, 102(4): 549-567

Haaker U, Fuchs str. 1970. Páření *Cylindriulus punctatus* Leach. Časopis psychologie zvířat, 27: 641-48

Kelly CD, Jennions MD. 2016. Teorie soutěže spermií. In: Encyklopedie evoluční psychologické vědy (Weekes-Shackelford V, Shackelford T, Weekes-Shackelford V, eds). Springer

Kirkendall LR. 1984. Dlouhé kopulace a post-kopulační "escourt" chování u moll kobylkového listu, *Odontota dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae). Časopis přírodních dějin 18: 905-919

Knox TT, Scott MP. 2006. Velikost, provozní poměr pohlaví a úspěch střežícího partnera mrchožrouta *Necrophila americana*. Behaviorální ekologie, 17(1): 88-96

Krebs JR, Davies NB. 1987. Úvod do behaviorální ekologie. BlackwellOva vědecká publikace, Oxford

LaFranc A, Bundgaard J. 2004. Vliv velikosti mužského a ženského těla na trvání kopulace a plodnost v *Drosophila Melanogaster*. Heriditasová 132(3): 243-247.

JP Mauriesová. 1969. Pozorování biologie (sexualita, periodomorfóza) *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Brolemenn. (Dilopoda, Blaniulida). Anály speleologické, 24: 495-504

Mazzi D, Kesäniemi J, Hoikkala A, Klappert K. 2009. Sexuální konflikt po dobu kopulace v *Drosophila montana*: proč je delší lepší? Evoluční biologie BMC, 9(1): 132

Micholitsch T, Krügel P, průsmyk G. 2000. Inseminace a oplodnění v semenné *chybě Lygaeus simulans* (Heteroptera: Lygaeidae). Evropský entomologický časopis, 97(1): 13-18

Möller AP, Zamora-Munoz C. 1997. Anténní asymetrie a sexuální výběr u cerambycidního brouka. Chování zvířat 54: 1509-1515

Mukhopadhyaya MC, Saha SK. 1981. Pozorování přirozené populace a sexuálního chování *Orthomorpha coarctata* (Polydesmida, Paradoxosomatidae), stonožky rozkládajícího se dřeva a vrhu. Pedobiologica, 21: 357-364

Parker GA. 1970. Konkurence spermií a její evoluční důsledky u hmyzu. Biologické recenze, 45: 525-567

Parker GA. 1974. Vytrvalost námluv a hlídání žen jako investiční strategie mužského času. Chování, 48(1-4): 157-184

Parker GA. 1979. Sexuální výběr a sexuální konflikt. V sexuálním výběru a reprodukční soutěži v hmyzu. (ed. Blum MS, Blum NA), str. 123-166. Academic Press, Londýn

Parker GA, Simmons LW, Stockley P, McChristie DM, Charnov EL. Optimální trvání kopule ve žlutých mouchách: účinky velikosti ženy a obsahu vajec. Chování zvířat, 57(4): 795-805

Parker GA, Simmons LW. 1994. Vývoj fenotypové optimy a trvání kopule u hnůjů. Příroda, 370(6484): 53-56

Prenter J, Elwood RW, Montgomery IW. 2003. Mate guarding, konkurence a variace velikosti u samců orbových pavučinových *pavouků, Metellina segmentata*: terénní experiment. Chování zvířat, 66(6): 1053-1058

Ridley M. 1989. Výskyt posunu spermií u hmyzu: čtyři dohady, jedno potvrzení. Biologický časopis Linneanské společnosti, 38: 349-367

Rodriguez V. 1994. Funkce spermateckého svalu v *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). Fyziologická entomologie, 19: 198-202

Simmons LW. 1991. Ženská volba a příbuznost kamarádů v oboru kriketu *Gryllus bimaculatus*. Chování zvířat, 41: 493-501

Stockley P. 1997. Sexuální konflikt vyplývající z adaptací na spennovou konkurenci. Trendy v ekologii a evoluci, 12: 154-159

Szira'nyi A, Kiss B, Samu F, Harand W. 2005. FUNKCE DLOUHÉHO KOPULACE U VLČÍHO *PAVOUKA PARDOSA AGRESTIS* (ARANEAE, LYCOSIDAE) ZKOUMANÁ V KONTROLOVANÉM EXPERIMENTU S TRVÁNÍM KOPULACE. Arachnologický časopis, 33(2): 408-414

Tadler A. 1993. Tvarovka genitálií, pářící chování a možná hybridizace u millipedů rodu *Craspedosoma*  (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). Acta Zoologica, 74 let: 215-225

## Tadler, A. 1996. Funkční morfologie a evoluce genitálií Diplopody - Helminthomorpha. V Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. [Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle](https://sciencepress.mnhn.fr/en/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle), 169: 327-330. Paříž ISBN 2-85653-502-X

Takeshita F, Henmi Y. 2010. Účinky velikosti těla, vlastnictví a poměru pohlaví na předkopulační mate guarding *Caprella penantis*  (Crustacea: Amphipoda). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 90(2): 275-279

Telford starší, Dangerfield JM. 1990. Sex v millipedes: laboratorní studie o sexuálním výběru. Časopis biologické výchovy, 24: 233-238

Telford starší, Dangerfield JM. 1993. Pářící chování a experimenty výběru partnera u některých tropických millipedů (Diplopoda: Spirostreptidae). Jihoafrický zoologický časopis, 28(3), 155–160

Telford starší, Dangerfield JM. 1994. Muži kontrolují dobu kopulace v tropické millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Julida). Jihoafrický zoologický časopis, 29: 266-268

Telford starší, Dangerfield JM. 1996. Sexuální výběr v Savanna Millipedes: Produkty, vzory a procesy. V Geoffroy JJ, Mauries JP, Nguyen Duy-Jacquemin M. [Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle](https://sciencepress.mnhn.fr/en/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle), 169: 565-576. Paříž ISBN 2-85653-502-X.

Trivers RL. 1972. Rodičovské investice a sexuální výběr. V sexuálním výběru a slušném muži 1871-1971. (ed.B. Cambell), str. 136-179. Aldine-Atherton, Chicago

Ullah MS, Sugimoto R, Kongchuensin M, Konvipasruang P, Gotoh T. 2017. Doba kopulace, přenos spermií a reprodukce dvou blízce příbuzných roztočů phytoseiid, *Neoseiulus womersleyi* a *Neoseiulus longispinosus*  (Acari: Phytoseiidae). Experimentální a aplikovaná akarologie, 71(1): 47-61

Vahed K, Lehmann AW, Gilbert JDJ, Lehmann GUC. 2011. Zvýšená doba kopulace před přenosem ejakulátu je spojena s většími spermatofory a mužskými genitálními titillatory napříč bushcricket taxa. Časopis evoluční biologie, 24(9): 1960-1968

Zhang GH, Li YY, Zhang KJ, Wang JJ, Liu YQ, Liu H. 2016. Účinky tepelného stresu na kopulaci, plodnost a dlouhověkost nově vznikajících dospělých dravého roztoče, *Neoseiulus barkeri*  (Acari: Phytoseiidae). Systematická a aplikovaná akarologie, 21(3): 295-306

Zhong W, Hua B. 2013. Pářící chování a kopulační mechanismus v Scorpionfly *Neopanorpa longiprocessa* (Mecoptera: Panorpidae). PLoS Jedna, 8(9): e74781