

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jitka Habrová

Reprodukční chování mnohonožek (Myriapoda: Diplopoda)
Reproductive behaviour of millipedes (Myriapoda: Diplopoda)

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Petr Dolejš, Ph.D.

Konzultant: RNDr. František Šťáhlavský, Ph.D.

Praha 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 3. 2024

Podpis:

Poděkování

Mé největší poděkování patří RNDr. Petru Dolejšovi, Ph.D. za odborné vedení, poskytnutí mnoha potřebných materiálů, ochotu, a především pevnou trpělivost, kterou mi v průběhu vytváření bakalářské práce věnoval. Dále děkuji RNDr. Františku Šťáhlavskému, PhD za finální konzultování bakalářské práce.

Abstrakt

Neodmyslitelnou součástí života, nejen mnohonožek, je kopulace a s ní úzce spojené námluvy. Kopulace a námluvy jsou u mnohonožek velmi komplexní děje, které se různí mezi řády i druhy. Díky studiu mnohonožek v období páření se nám naskytuje nemalý náhled do jejich etologie. Kopulační orgány, především samců, nesou kvůli své komplexitě význam pro rozeznávání jednotlivých druhů.

Práce se lehce dotýká základní taxonomie a morfologie mnohonožek, která napomáhá pochopení následujících poznatků od morfologie kopulačních orgánů a jejich uložení po způsob kopulace, popřípadě námluv. Konkrétně se zaměřuji na kopulační orgány samců (telopody, gonopody) i samic (vulvy), v morfologii pozornost věnuji i přídatným kopulačním orgánům (háčky, přísavky, zobákovité tváře, žlázy). Obecně shrnuji různé způsoby námluv („olizování“, „vrtění“, „držení“, stridulace, bubnování, taktilní a chemická komunikace) a rozmnožování jsem se snažila rozčlenit a popsat u jednotlivých řádů zvlášť, aby byly lépe pochopeny rozdíly, které mezi sebou dané druhy mají. Nejvíce údajů o rozmnožování a morfologii s ohledem na reprodukci je známo u druhů z řádů Julida, Spirostreptida a Polydesmida, kdežto u řádu Polyxenida je reprodukce popsána pouze u jednoho druhu – *Polyxenus lagurus*.

Klíčová slova

Pohlavní dimorfismus, námluvy, páření, kopulace

Abstract

Reproduction is one of the most important parts of life of each animal. Courtship and copulation are very diverse in millipedes and differ among orders and species. Examining millipedes during their reproductive period enable us to investigate their mating behaviour. In addition, complex copulatory organs, namely those of males, are important for species delimitation and identification.

I summarize basic taxonomy and morphology of millipedes that help to understand further knowledge from copulatory organ morphology to their function during copulation or courtship. I deal with copulatory organs of males (gonopods, telopods) and females (vulvae) as well as with secondary sexual characteristics (hook-like structures, adhesive pads, forceps-like mandibles, glands). I briefly mention the course of courtship (licking, “Schwänzeln”, holding, stridulation, drumming, tactile and chemical communication) and copulation for each millipede order to point out the main behavioural differences. Species from the orders Julida, Spirostreptida and Polydesmida are the best explored, whereas in order Polyxenida, behaviour of only one species is described – *Polyxenus lagurus*.

Keywords

Sexual dimorphism, courtship, mating, copulation

Obsah

Úvod.....	- 2 -
1 Stavba těla mnohonožek	- 3 -
2 Rozlišení pohlaví	- 5 -
2.1 Samičí kopulační orgány	- 6 -
2.1.1 Archispirostreptus tumuliporus	- 7 -
2.2 Samčí kopulační orgány	- 8 -
2.2.1 Gonopody	- 8 -
2.2.2 Orthoporus pyrocephalus	- 9 -
2.2.3 Telopody.....	- 10 -
2.3 Druhotné pohlavní znaky samce	- 11 -
2.3.1 Modifikace končetin.....	- 11 -
2.3.2 Jiné tělní modifikace	- 12 -
3 Komunikace a námluvy	- 14 -
3.1 Pohlavní výběr.....	- 14 -
3.2 „Mechanická“ komunikace	- 14 -
3.2.1 Taktilní komunikace.....	- 14 -
3.2.2 „Držení“ (holding).....	- 15 -
3.2.3 Bubnování o zem.....	- 15 -
3.2.4 Stridulace.....	- 16 -
3.2.5 „Vrtění“	- 18 -
3.2.6 „Olizování“ (Licking).....	- 18 -
3.3 Komunikace pomocí chemických signálů.....	- 18 -
4 Kopulace	- 20 -
4.1 Průběh kopulace u chlupulí (Polyxenida).....	- 20 -
4.2 Průběh kopulace u plochulí (Polydesmida)	- 21 -
4.3 Průběh kopulace u tropických mnohonožek (Spirostreptida).....	- 23 -
4.4 Průběh kopulace u mnohonožek řádu Julida	- 23 -
4.5 Průběh kopulace u hrbulí (Chordeumatida).....	- 24 -
4.6 Průběh kopulace u Glomerida (svinule)	- 24 -
4.7 Průběh kopulace u Sphaerotheriida	- 25 -
5 Partenogeneze	- 26 -
6 Vajíčka.....	- 27 -
7 Tabulky	- 29 -
8 Závěr.....	- 31 -
9 Literatura.....	- 33 -

Úvod

U živočichů, kteří se rozmnožují pohlavně, lze vnímat dimorfismus nebo vzorce námluv (Jovanović et al. 2017). Jinak tomu není u mnohonožek. Dimorfismus se obecně projevuje ve formě struktur nápomocných ke kopulaci, které jsou přítomny především u samců [gonopody (Tadler, 1996), telopody (Haacker, 1969a)] a v rozdílném počtu končetin nebo článků (více v kapitole o Rozlišení pohlaví).

Paleontologické nálezy mnohonožek z dob pozdního siluru poukazují na fakt, že se jednalo o jedny z prvních živočichů kolonizujících souš a dýchajících vzdušný kyslík (Garwood et al. 2011; Suarez et al. 2017). Od dob jejich vrcholu vzniklo spousta nových druhů mnohonožek a původní dominantní druhy vymřely (Archipolypoda a Arthropleuridea; Garwood et al. 2011). Podle dosavadních poznatků se třída mnohonožek skládá z 16 řádů, 148 čeledí a odhadovaných 80 000 druhů (Minelli, 2015; Benavides et al. 2023). Z toho bylo popsáno jen asi 14 000 druhů. Ovšem jen u nepatrného zlomku z nich je známa jejich reprodukční biologie. Mezi jednotlivými řády, často i rody se odlišuje způsob kopulace a typ námluv. Cíle mé práce jsou proto shrnutí a zhodnocení dosud publikovaných údajů o námluvách a kopulacích mnohonožek, a to z řádů Julida (mnohonožky), Polydesmida (plochule), Spirostreptida, Polyxenida (chlupule), Chordeumatida (hrbule), Glomerida (svinule) a Sphaerotheriida (velesvinule).

Pochopení a studium kopulačních orgánů má velký vliv na schopnost rozpoznání jednotlivých druhů, které jsou v některých případech v morfologii a etologii téměř totožné a liší se právě rozdílem v kopulačních strukturách.

1 Stavba těla mnohonožek

Znalost základní morfologie/základního plánu těla je důležitá pro pochopení umístění kopulačních a pomocných orgánů. Mnohonožky jsou mezi řády velmi morfologicky variabilní. Různí se jejich délka, šířka, průřez těla, povrch i morfologie různých přídatných struktur.

Tělo mnohonožek je složeno z různého počtu článků, který je dán druhem a věkem. U mnohonožek dochází k anamorfóze, tedy při každém svlékání dorůstá jeden článek (Mesibov, 2019).

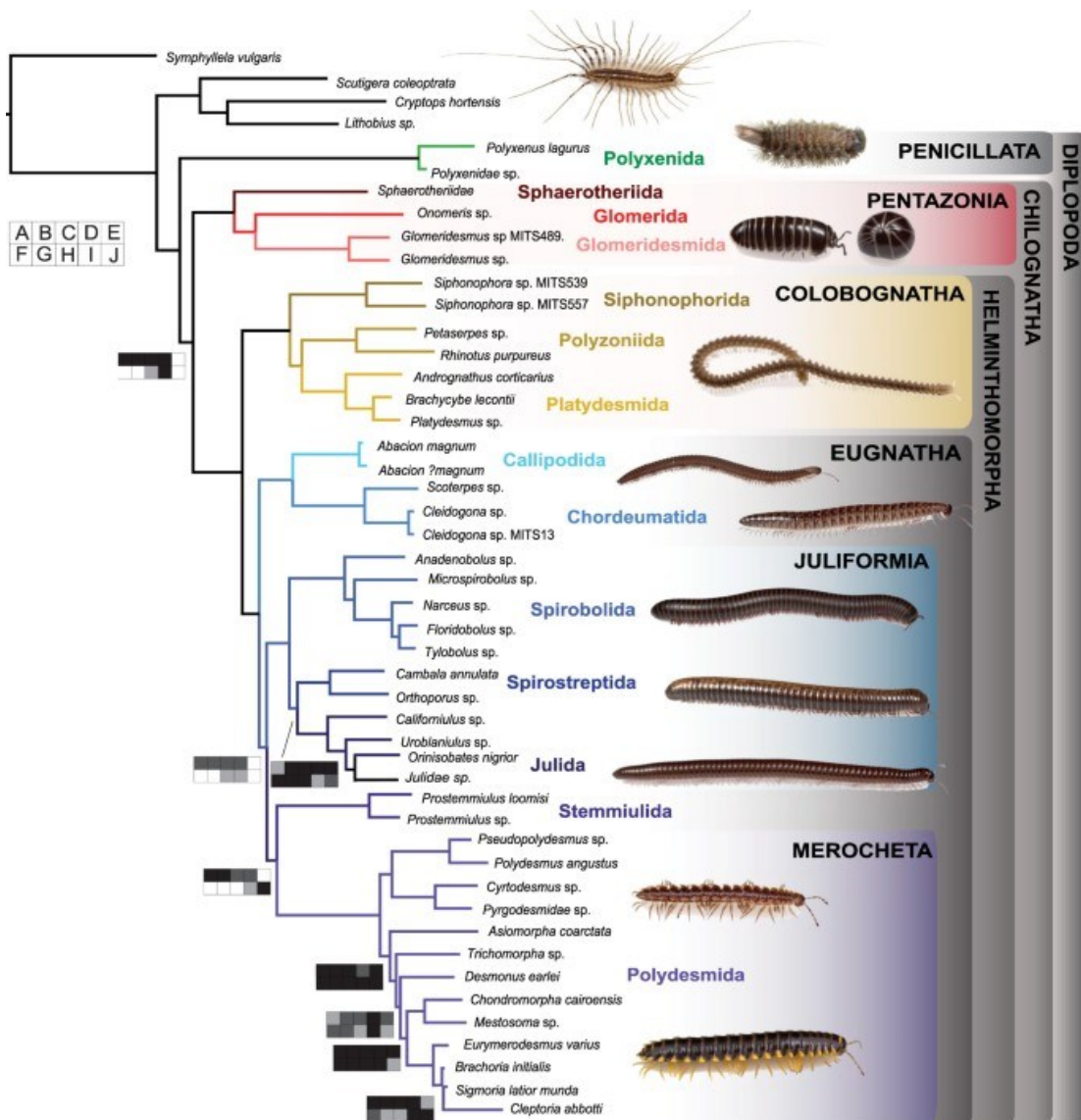
Nicméně pro každou mnohonožku platí, že má hlavu s anténami – tykadly, kusadly, gnatochiláriem (bradou), mívá oči složené z ocel. Za hlavou je collum, což je struktura, která se bere jako první článek, ale není tomu tak, ve skutečnosti jde o destičku, která nasedá distálně na exoskelet (Mesibov, 2019). Následují tři tělní segmenty (druhý až čtvrtý segment, tzv. haplosegmenty), z nichž každý nese pouze jeden pár končetin. Další segmenty (diplosegmenty/diplosomity) nesou každý dva páry končetin, každý diplosomit se skládá z prozonitu (na mnohonožce jej vnímáme jako prohlubeň mezi zdánlivými segmenty) a metazonitu (vnímáme jej jako vyboulení na zdánlivém segmentu). Poslední segment je beznohý a někdy se označuje jako apodózní segment. Za ním už následuje preanální segment a paraprokt s hypoproktem, které uzavírají konečník (Mesibov, 2019).

Kráčivé končetiny mají složené ze sedmi článků, na jejichž konci je drápek. Výjimkou jsou již zmíněné gonopody a telopody, popřípadě první (u některých druhů i druhý) pár končetin (Mesibov, 2019). Na sedmém článku, místo osmého nebo devátého páru kráčivých končetin, u samců nalezneme gonopody, které jsou nápomocné pro přenos ejakulátu do vulvy samice. Svinule nemají gonopody, jejich specifickou strukturou jsou telopody (Haacker, 1969a).

Telopody jsou struktury, které nejenže mohou přenášet ejakulát k samici, jsou především využívány pro přidržení samice. Jedná se, jako u gonopodů, o modifikované, původně kráčivé končetiny (Minelli, 2015).

Na stranách segmentů, kromě análního, jsou ozopóry, vývody zápašných žláz. Výpotky těchto žláz mnohonožky využívají zejména pro svou ochranu (Minelli, 2015).

Níže můžeme vidět taxonomický systém mnohonožek (**Obrázek 1**). Jeho znalost je důležitá pro jednodušší přiřazení některých struktur k daným řádům, v našem případě především kopulačních struktur samců, jako jsou telopody a gonopody.



Obrázek 1 Základní taxonomický systém mnohonožek
(Rodriguez et al. 2018)

Penicillata, pod které spadají Polyxenida, mají nepřímý přenos spermií. Pentazonida, do nichž spadají zmiňované Sphaerotherida a Glomerida, nemají gonopody, ale telopody, jejich průřez tělem je „půlovál“. Helminthomorpha, u kterých zmiňuji Chordeumatida, Spirostreptida, Julida a Polydesmida, mají gonopody. Průřez tělní dutiny je kruhovitý, ale například u Polydesmida jsou přítomny paranota – boční kýly, díky kterým se výsledný tvar mnohonožky jeví jako plochý (Mesibov, 2019).

Zastoupení a dostupnost jednotlivých řádů/druhů v přírodě je různé a odráží se na množství studií, které byly provedeny – a tedy i na množství poznatků, které o jednotlivých řádech doposud víme. **Tabulka 1** přibližuje jaké je zastoupení jednotlivých studovaných druhů ve vybraných řádech.

2 Rozlišení pohlaví

Mnohonožky jsou živočichové s pohlavním dimorfismem. Vyústění pohlavních orgánů je u obou pohlaví mezi druhým a třetím článkem (**Obrázek 2**). Většinou je rozdíl ve velikosti a hmotnosti těla, kdy zde jsou zpravidla větší, jako u většiny bezobratlých, samice. Jednoznačný rozdíl je ale ve stavbě sedmého nebo osmého článku. Samci zde vykazují zdánlivou absenci končetin. Namísto kráčivých končetin jsou zde končetiny modifikované v gonopody (**Obrázek 2**). Jinak tomu je například u zástupců řádu Glomerida, které gonopody nemají a jejich nápomocné struktury se nazývají telopody (Minelli, 2015).



Obrázek 2 A) Samec, zvýrazněné jsou tváře a gonopody;

B) Samice, zvýrazněné jsou vulvy a vajíčka

(Akkari et al. 2015)

Další rozdíly jsou ve velikosti, kdy samec bývá menší. Samci mnohonožek Polydesmida mají v dospělosti 17 článků + 1 článek, který označuje telson, zatímco samice mají 18 + 1, samci jsou tedy kratší. Druhy, kde je počet článků totožný, ale liší se počet končetin, jsou ze skupin Glomerida (samec má 19 párů končetin, samice 17) a Sphaerotheriida (samec má 23 párů končetin, samice 21) (Minelli, 2015). Chordeumatida to mají obdobně s rozdíly mezi konkrétními druhy (např. samec *Boutus carolinus* má 25 článků a samice 29; u některých druhů čeledi Tingupidae mají samci 25 článků a samice 27) (Mauriés, 1987).

Některé mnohonožky mají dimorfismus velmi dobře viditelný již na první pohled i bez hledání gonopodů, nebo počítání článků či končetin. Jedním z druhů s výrazným dimorfismem je mnohonožka krásná (*Ephibolus pulchripec*) z řádu Spirobolida. Samice je zde větší než samec, je matná a její nohy jsou spíše světlejší. Samci mají výrazně červené končetiny a jsou lesklí (Claverly, 2023). Dalšími, morfologicky dobře odlišitelnými druhy, žijícími v České republice, jsou například *Cylindroiulus truncorum* a *Megaphyllum projectum*. Samice u *Cylindroiulus truncorum* má tělní články hladké a lesklé, na rozdíl od samce, který má vystouplé konce metazonitů (zadní část diplosomitu) a tělo je výrazně hrbolaté, kvůli hlubším rýhám v metazonitu tělo samce působí matně (Kocourek et al. 2017). *Megaphyllum projectum* se liší na první pohled v barvě, byť škála barev je různá a u některých jedinců může být rozdíl mezi samcem a samicí jen minimální. Samice *M. projectum* má pastelově žluté okrové, oranžové až hnědočervené boky, její záda jsou tmavá, do

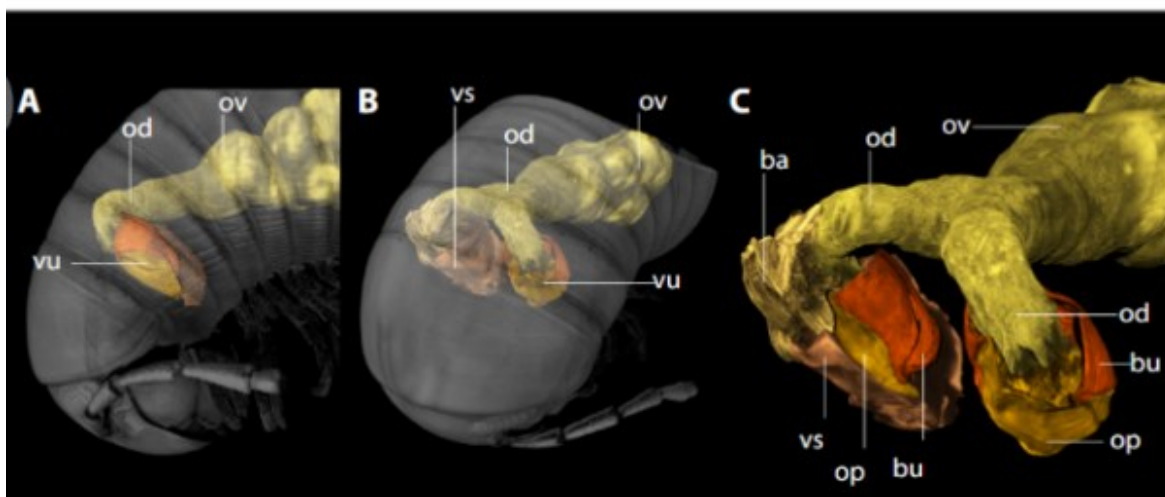
hněda, středem zad se táhne černý pruh. Samci bývají šedaví s až žlutými odstíny, na zádech mají mediálně tmavou linii (Kocourek et al. 2017).

Samotné gonopody (i telopody) jsou velmi variabilní. Podobně je tomu většinou i u vulv, kde podle její struktury lze určit druh – k tomu často stačí prohlédnutí vulvy pomocí stereomikroskopu (Naumann et al. 2017). Jelikož vulva a gonopody jsou spolu ve vztahu „zámek a klíč“, je zde důležitý každý detail. S největší pravděpodobností je velmi silný evoluční tlak na strukturu gonopodů – dost možná to platí i pro vulvu.

Tlak na některé pohlavní znaky je dán především díky pohlavnímu výběru, kdy je tlak ze strany samice jak na samce, tak na samice. Volba samice je tedy více či méně v morfologické korelaci v závislosti na tom, zda samice vyvíjejí selektivní tlak na samce kvůli jejich stimulačním schopnostem nebo mechanickému přizpůsobení (Naumann et al. 2017). Samci jsou tedy „motivováni“ pro určité anatomické uspořádání kopulačních struktur. Podobně, ale nepřímo, je tomu u samic, které jsou motivovány k výběru samce, jenž zplodí úspěšné potomstvo (Schömann, 1956).

2.1 Samičí kopulační orgány

Samičí reprodukční orgány sestávají z ovaria, to je složeno z ovariol a ústí do společného oviduktu. Společný ovidukt se rozbíhá v párové ovidukty, které vyúsťují mezi dvě hlavní sklerotizované části vulvy (**Obrázek 3**) (Neumann et al. 2017) – zadní burzu a přední operkulum. Úplné vyústění kopulačních orgánů je skrze vulvu mezi druhým a třetím tělním článkem mezi končetinami. Každá vulva se tedy skládá z velké tzv. burzy, jenž směřuje při uložení v klidu posteriorně a je přiklopena operkulem, které je v klidném stavu směřováno arteriorně. Tyto sklerotizované orgány jsou uloženy ve svalovém vulvárním vaku. Celá tato struktura je uložena posteriorně (v druhém segmentu). Při kopulaci se z vulvárního vaku se tzv. operkulum a burza evertují ven. V burze je uloženo receptaculum seminis (spermatéka), zde dochází ke shromažďování ejakulátu, je



Obrázek 3 3D model kopulačních orgánů samice i s demonstrací jejich uložení v těle.

ov – ovarium, **od** – vejcovod, **vu** – vulva, **vs** – vulvární vak, **ba** – základ vulvy, **op** – operkulum, **bu** – burza (Benjamin et al. 2017)

podporována apodemem střední chlopně. Chemické signály jsou produkovány koxálními (Julida, Postzenua), hřbetními (Chordeumatida) či postgonopodiálními žláz (Naumann et al. 2017). Svaly, které se na tento apodem upínají, regulují „uvolnění“ spermií z receptakula do vejcovodu.

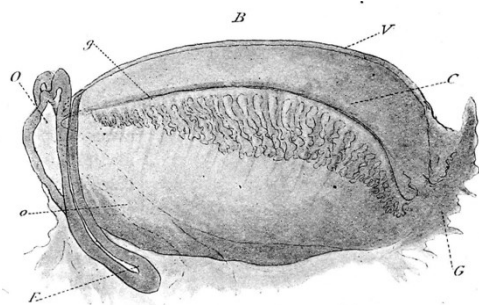
Operkulum může být rozděleno na tři části, zvané chlopně (valvae), přičemž po stranách jsou v tomto případě chlopně externí a interní, mezi nimi pak může být chlopeň střední. Chlopně jsou spolu propojeny svaly. Operkulum i burza mohou být zcela hladké nebo se na nich můžou vyskytovat různé sety a výběžky. To ve většině případů pozitivně koreluje s mikrostrukturami gonopodů (Brölemann, 1919).

Mikrostruktury vulvy jsou mezi druhy rozmanité, většinou jsou tyto výjimečné odlišnosti nějakým způsobem důležité při samotné kopulaci daného druhu. Pro příklad detailnějších struktur si zde uvedeme dva druhy z řádu Spirostreptida (*Archispirostreptus tumuliporus* a *Orthoporus pyrocephalus*).

2.1.1 *Archispirostreptus tumuliporus*

Archispirostreptus tumuliporus je africký druh mnohonožky, spadající do řádu Spirostreptida. Spirostreptida byla dříve jednou z oblíbených studijních skupin, důvodem bude nejspíš velikost druhů, jenž může dosahovat až 30 cm (Krabbe, 1979).

Samotná vulva je uložena na spodině vulvárního vaku (poche détégumentaire) (**Obrázek 3**, vs). Ovidukt k vulvě nesměřuje přímo, ale vede laterálně podél jejího spodního okraje, směrem dopředu a postupně směřuje šikmo a vede nahoru. Při jeho vyústění je velká burza a ploché operkulum, které je na svém povrchu lysé, ve středu spíš tužší než na jeho okrajích (Brölemann, 1919).



Obrázek 4 Pochva

Archispirostreptus tumuliporus

B – burza, **C** – hřeben, **F** – vidlice,

G – prodložená chlopeň,

g – apodematický žlab, **o** – vejcovod,

V – chlopeň

(Brölemann, 1919)

Vulva *A. tumuliporus* je spíše větší, osvalená a znatelně invaginovaná. Bradavka je prodloužená v antero-posteriorním směru. Vulva je zcela bez chlupů a štětín, můžeme ale pozorovat velmi jemné póry, které s největší pravděpodobností zastávají funkci chlupů (nebo štětín) (Brölemann & Lichtenstein, 1919). Dále popisovaná vulva je orientovaná burzou nahoru, plným okrajem dolů a operkulem doleva (**Obrázek 4**).

„Vidlice“ (fourches) (**Obrázek 4**, F) je tvořena ze dvou klenutých půlkruhových ramen, přičemž jedna lemují operkulum, druhá burzu až do místa, kde se operkulum s burzou stýká (**Obrázek 4**, V, G). Zde se pak ramena vidlic stýkají a vytváří tak podporu pro burzu vulvy, která tvoří většinu vulvy (Brölemann & Lichtenstein, 1919).

Burza je lemována symetrickými „chlopněmi“, které se stýkají na opačné straně od operkula a společně přecházejí v chitinózní chlopně, ty tvoří jeden ze záhybů invaginace vulvy (Brölemann &

Lichtenstein, 1919). Chlopně jsou v blízkosti vejcovodu spíše rovné, v konečné části se ohýbají k základně. Chlopně lemující burzu vytváří „hranici“ vznikající prohlubně, kterou nazýváme hřebenem. Na spodině tohoto hřebene je štěrbina, která umožňuje přístup k apodematickému žlabu. Na dně žlabu můžeme díky průhlednosti orgánu pozorovat chitinózní kanálky (**Obrázek 4**).

2.2 Samčí kopulační orgány

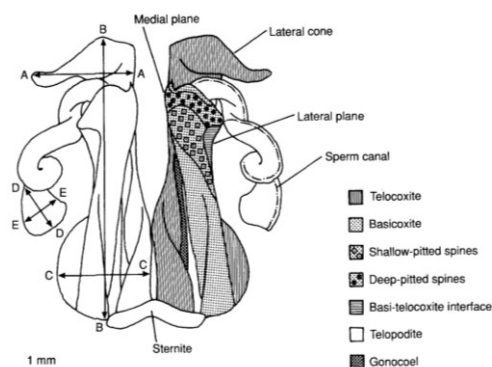
Ve většině případů se jedná o původně kráčivé končetiny, které jsou přeměněny ve struktury, jenž přepravují sperma z pohlavních orgánů samce do pohlavních orgánů samice. Nebo slouží k fixaci samice během přenosu ejakulátu od samce k samici. Samci mnohonožek mají buď gonopody, nebo telopody (viz Stavba těla mnohonožek).

2.2.1 Gonopody

Gonopody jsou párové struktury, jež nalezneme ve většině případů na sedmém nebo osmém článku (**Obrázek 2**). Většinou se jedná o přeměněný jeden pár končetin, výjimkou jsou hrbule, ty mohou mít až čtyři páry gonopodů. Gonopody jsou tvořeny ze dvou (gonokoxit a telopodit) nebo tří (telokoxit, gonokoxit a telopodit) částí, které jsou navzájem propojeny komplexem svalového systému, procházejícího skrze tracheální apodem (Minelli, 2015). Apodemy jsou výrůstky vnější kutikuly, na něž se často upínají konkrétní svaly.

Gonopody jsou tvořeny v pokročilé fázi postembryonálního vývoje. Jedná se o velmi lokalizovanou a dramatickou změnu (Drago et al. 2008).

Gonopody jsou využívány k přenosu spermií do vulvy samice. Vyústění pohlavních orgánů bývá na druhém článku, zde se z těla dostává sperma ven a je většinou zachyceno telopoditem (**Obrázek 5**). Jedná se o distální strukturu, pomocí které je sperma přímo vpravováno do spermaték samice, ty jsou uloženy ve vulvách (Bernett et al. 1993). Velikost a tvar kopulačních orgánů ve většině případech pozitivně koreluje nejen s morfologií vulvy samice stejného druhu, ale i s velikostí těla a tvarem spermií či objemem ejakulátu.



Obrázek 5 schéma gonopodů
(Bernett et al. 1993)

Telopodit a/nebo gonokoxit jsou trubicovité struktury, které odebírají sperma ze samčího gonopóru a předávají jej do gonopóru samice. Například u některých druhů mnohonožek řádu Polydesmida jsou oba gonokoxity spojeny a tvoří synkoxit, u jiných druhů, stejného řádu, jsou gonokoxity zcela oddělené. Gonokoxit může být různě velký a stejně jako u vulvy může být zcela hladký nebo posetý sety (Minelli, 2015).

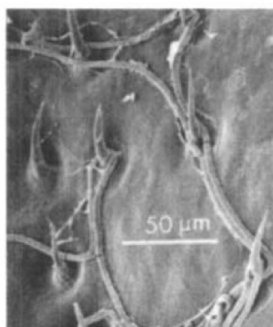
Gonopody mohou být volně odtáhlé od těla, a jsou tedy dobře viditelné i mimo období páření (Chordeumatida, Polydesmida a Stemmiulida). Většina zástupců Juliformia má ale gonopody zanořené hluboko do vnitřních váček (Minelli, 2015). Příkladem je *Chelojulus sculpturatus*, kde se gonopody téměř úplně zanořují do sedmého segmentu, při pohledu z boku lze vidět pouze distální konec telopoditu (Engoff 1982). U druhů *Unciger foetidus* a *Cylindroiulus boleti* byl popsán gonopodální vak a intersegmentální membrány hydraulickou strukturu, která gonopody během kopulace odtahuje od těla (Barnett & Telford, 1994).

Gonopody jsou variabilní i v rámci jedné druhové skupiny, je proto nemožné popisovat do detailů všechny typy gonopodů. Zaměřila jsem se tedy, stejně jako u vulvy, na popis obecně a detailněji budu později popisovat gonopody u druhu *Orthoporus pyrocephalus* z řádu Spirostreptida. V současné době se udává, že různorodost gonopodů je dána především v důsledku intenzivního post-kopulačního výběru ve formě konkurence spermií nebo skryté volby samice (je možné, že skrytá volba samice probíhá současně s konkurencí spermií) (Wojcieszek & Simmons, 2011). Pokud by tomu tak skutečně bylo, lze předpokládat, že na přesnou morfologii gonopodů bude vyvíjen velký selekční tlak. Díky němuž budou určití samci dosahovat vyšších paternálních úspěchů (Wojcieszek & Simmons, 2011).

Samice během období páření kopuluje většinou s několika různými samci a jejich sperma posléze uchovává. Předpokládá se, že dlouhé spojení se samicí a pohyby samce během kopulace mohou pozitivně korelovat se zvyšováním pravděpodobnosti paternity tak, že samec předchází sperma alespoň z části vytlačí nebo znehodnotí (Barnett et al. 1995). Právě proto může být velmi podstatný tvar gonopod

2.2.2 *Orthoporus pyrocephalus*

Orthoporus pyrocephalus spadá do řádu Spirostreptida a patří mezi mnohomožky, jejichž gonopody jsou tvořeny koxitem (telokoxit a bazikoxit) a telopoditem (telopoditová destička a rameno).



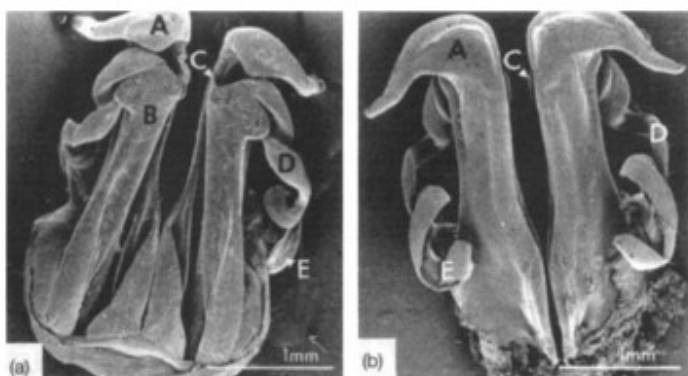
Obrázek 6 Detailní struktura bazokoxitu s propletenými spermiemi u *O. pyrocephalus* pod SEM (Barnett et al. 1993)

Telokoxitem (**Obrázek 7, A**) je tvořena koxitová aborální stěna, která obsahuje vertikálně orientované rameno, jenž je složené na mediálním okraji a na distální části je zakončen háčkem. Koxit je v ústí tvořen basikoxitem (**Obrázek 7, B**), ten obsahuje rameno, které je složené na levé straně okraje a končí zakulaceným diskem přímo pod úrovní telokoxidového kužele. Tento disk má na mediální straně tupý výběžek, který se stáčí kolem mediálního telokoxidového okraje. Laterální okraj je na distálním konci zesílený a konkávní, jsou podél něj spojeny bazikoxit a telokoxit. Distální bazikoxit je zhruba 50 μm dlouhý a je uložen kolmo k mediální straně bazikoxitu, je téměř rovnoběžný k jeho distálnímu povrchu. V této oblasti jsou přítomny trny

(**Obrázek 7, C**). Většina trnů je v jamkách mělkých, ale trny distální a přiléhající k okrajům bazicitu jsou spíše v jamkách hlubších. Funkce je nejspíše k zachycování spermií, demonstruje to obrázek (**Obrázek 6**), kde jsou mezi trny spermie propleteny (Bearnett et al. 1993).

Telopodit (**Obrázek 7, D**) vzniká na bázi gonocoelu, kde se i rozprostírá a tvoří úzký dřík, který má válcovitý tvar. Telopodit distálně přechází přes nosný můstek, jenž je tvořený koncem bazi-telokoxitového laterálního okraje. Právě tento válcovitý tvar dříku a ramene je významný pro doplnění konkávního konce můstku. Od nosného můstku se telopodit stáčí a proximálně klesá (Bearnett et al. 1993). Tvoří pak velmi pružné rameno, které opisuje tři otáčky, těsný zákrut a končí v široké deskovité struktuře. Vnější strana vytváří obvodovou drážku, ta je na zadní hraně převrácená a působí tak lopatkovitým vzhledem.

Spermatický kanál vede podél telopoditu a ústí v odtokové hraně jako malý otvor.



Obrázek 7 Gonopody

O. pyrocephalus

a) orální pohled na komplex gonopodů

b) aborální pohled na komplex gonopodů

A – telokoxitový kužel, **B** – basikoxit,

C – boční háček, **D** – telopodit,

E – telopodická destička (Bearnett et al.

1993)

2.2.3 Telopody

Telopody jsou klíškovité struktury, vyskytující se u samců těchto druhů mnohonožek, jenž nemají žádné z končetin přeměněné v gonopody (Glomerida, Sphaerotheriida, Glomerodesmida). Během kopulace se samec pomocí telopodů dokáže pevně držet samice za vulvární vaky.



Obrázek 8 Posteriovní telopody samce *Trachysphaera cf. lobata*

TW12 – anteriorní pohled, **TW14** – posteriorní pohled;

ta – tarsus, **ti** – holeň, **fem** – stehno/femur, **pre** – prefemur, **syn** – synkoxit

(Wilbrandt et al. 2015)

Detailněji se zaměřím na telopody u druhu *Trachysphaera lobata*, kde telopody vykazují jisté rozdíly i mezi jedinci. Velmi dobře je to viditelné na femurálním výběžku (**Obrázek 8**, výběžek na fem), který má jedinec TW12 jednoduše zúžený směrem od báze, zatímco jedinec TW14 jej má mediálně zbytnělý (Wilbrandt et al. 2015). Bylo zjištěno, že u některých samců je obdobný rozdíl i na tibiálních výběžcích – většin samců je má velmi špatně viditelná, ale byl zaznamenán jedinec, u něhož tibiální výběžek značně vyčníval (Wilbrandt et al. 2015). Výrazný rozdíl je mezi pravým a levým telopodem samce (především u *T. pyrenaica*) (Wilbrandt et al. 2015).

2.3 Druhotné pohlavní znaky samce

K efektivní kopulaci je potřeba u většiny druhů mnohonožek setrvání ve spojení několik minut až hodin. Některé druhy využívají pro napolohování samice do ideální pozice „nalákání“ samice na své žlázy (Jovanović et al. 2017), jiné mnohonožky využívají situace a samici fixují spíše násilně (Snider, 1981). Pro tyto účely byly vyvinuty struktury, které takové chování usnadňují, bez nich by ve většině případů nebyla možnost kopulaci úspěšně dokončit.

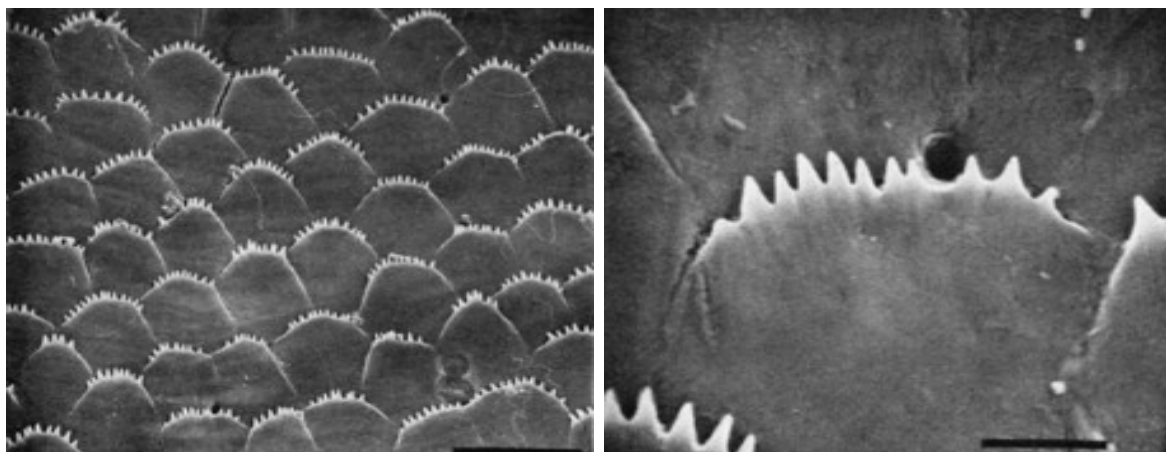
2.3.1 Modifikace končetin

Modifikované končetiny nebo struktury na nich vznikající, bývají specifické pro určité rody i druhy. Jednou z modifikací končetin jsou přísavky na končetinách samce, které mu pomáhají držet se samice během kopulace, stejnou funkci mají háčky, jenž mají na sobě mikrostruktury, lišící se mezi rody. *Julus scandinavicus* má první pár končetin drobný a lupínkovitý. Na druhém páru končetin vyčnívají dva páry žlutých hyalinních koxálních výběžků, které velmi dobře popsal a poskytl studie na jejich funkci Haacker (1969a), dále se jejich funkcí zabývám v kapitole „Olizování“ (Licking). *Pachypodoiulus eurypus* má první pár končetin zkrácený a opatřený dlouhými brvy, tvořící chomáč, podobnou strukturu má *Julus scanitus* a *J. terrestris* (Kocourek et al. 2017). Modifikace končetin většinou úzce souvisí s chováním během páření samic (Glomerida) (Haacker, 1974; Minelli, 2015).

U julidních samců může být vznikající struktura prvního páru končetin základem periodomorfózy, což znamená střídání morfologických změn mezi samci sexuálně aktivními (silně modifikované končetiny) v rozmnožovacím období a samci neaktivními (méně výrazné modifikace končetin) (Minelli, 2015). V několika případech se kvůli morfologické podobnosti těla i gonopodů některé populace mnohonožek pokládaly za stejný druh. Vyskytovala se u nich však úplná odlišnost v prvním páru nohou, což přímo napomohlo k rozuzlení, že se o stejné druhy nejedná (Wojcieszek & Simmons, 2011). Specifický bývá také povrch předních nohou.

Samci z čeledi Spirostreptidae mají „srůst“ prvních párů končetin pouze s tzv. stigmatickými deskami (ventrálními sklerity), vlastní sternit je viditelně oddělen (Minelli, 2015). Při studiu prvního páru končetin u samců z řádu Spirostreptidae pod SEM (Wojcieszek & Simmons, 2011), byla zjištěna na stehně a stehenních výběžcích přítomnost ostrých mikrostruktur ve tvaru kužele, okolo něhož jsou tzv. mikroprohlubně.

Rhapidostreptus virgator má na svém prvním páru končetin póry s šupinami a zoubky (**Obrázek 8**). Mikrostruktury vykazují jistou podobnost s povrchovými strukturami jiných členovců (zejména polygonální prvky u Insecta, Crustacea) (Krabbe, 1979). Část končetin, která nasedá na tělo, je mikrostrukturou odlišná od zbytku končetiny. Bývá spíše bez výběžků a šupin se zoubky, naopak jsou tu přítomny žlázy, jejichž význam není stále znám, předpokladem je, že jsou spojeny se žlázami, co produkují chinon a jejich funkce je tedy především obranná (Krabbe, 1979). Morfologické změny nemusí být pouze na prvním páru končetin, u samců z řádů Callipodida, Stemmiulida a Polydesmida se v počtu článků liší i druhý pár končetin.



Obrázek 8 Detail prvního páru končetin samce *Rhapidostreptus virgator*
(Krabbe, 1979)

Zajímavou strukturou, kterou můžeme pozorovat například u *Pachypodoiulus eurypus* a *Julus scanicus* jsou tzv. sánky – dlouhé hyalinní výběžky, které směřují dopředu pod hlavu. Celý druhý pár končetin je zbytnělý a zploštělý (Kocourek et al. 2017). Sánky jsou dle mého názoru velmi zajímavou strukturou, ale zároveň jednou z velmi málo probádaných struktur, není známá jejich přesná morfologie, ani jejich funkce. Ráda bych proto poukázala na možnosti studií právě sánkovitých struktur, především u *Pachypodoiulus eurypus*, která se nachází ve vlhkých suťových lesích, mimo jiné i v České republice. Další zajímavou strukturou je jejich sedmý pár nohou, jenž je zvětšený, s velkými otvory mazových žláz na stehnech (Kocourek et al. 2017).

2.3.2 Jiné tělní modifikace

Na mandibulách lze u některých druhů vidět vroubky nebo zuby, které bývají v řadě. Tyto struktury slouží k fixování samice, zabraňují jejímu protočení se. Fungují jako protiskluzová plocha (Petit & Sahli, 1978). Níže bude vysvětlen licking (tzv. olizování), u kterého jsou neodmyslitelně významnou strukturou koxální žlázy. Koxální žlázy se otevírají především na druhém (nebo třetím) páru nohou u samců a většinou je můžeme pozorovat u Julida. Jejich funkce není přesně známá, ale spočívá nejspíše k nalákání a udržení samice ve vhodné pozici pro kopulaci. Posléze samici fixuje pomocí jiných struktur (například háčky). Během olizování mohou koxální žlázy zbytnět (Jovanović et al. 2017).

Samci řádu Julida (především zástupci čeledi Blaniulidae) mohou mít modifikované maxily (horní čelist, konkrétně cardo a stipes, v tzv. zobákovité tváře, které slouží k přidržení tykadel samice během kopulace (Minelli, 2015). Byť je několik málo prací a znázornění zobákovitých tváří, jejich přesná funkce není zcela úplně přesně zmapována. Jedním z autorů, který ve své práci zmiňuje zobákovité tváře, je Mauriés (1969), který popisuje jejich použití u druhu *Blaniulus lorifer*. Samec po obtočení se kolem samice pomocí zobákovitých tváří „zaklesne“ o její tykadla a tím ji fixuje v poloze vhodné ke kopulaci. Zobákovité tváře a koxální výběžky jsou tedy dalšími strukturami, které by se do budoucna rovněž mohly studovat.

3 Komunikace a námluvy

Před samotnou kopulací dochází většinou k namlouvání mezi páry – jako je tomu u mnoha jiných zvířat se sexuální reprodukcí (Haacker, 1974). Často si ale samice samce nevybírání na základě výběru mezi několika samci, ale uplatňuje se zde již zmíněná morfologie kopulačních orgánů. Důležitá je stimulační schopnost nebo mechanické působení gonopodů na vulvu (Naumann et al. 2017). Podrobněji je to popsáno v kapitole *Kopulace*.

Je důležité zmínit, že různé typy komunikací a námluv se mohou prolínat. Většinou je tomu tak, že jeden typ komunikace více či méně přechází v jiný typ komunikace.

Ve většině případů je samec „odesílatel“ signálů a samice je přijímá, je však patrné, že signály více či méně vysílá i samice – ty jsou však méně patrné (Haacker, 1974).

3.1 Pohlavní výběr

Jak je všeobecně známo, pohlavní výběr vytváří tlak především na samce (Winkler et al. 2021). Samice se většinou opakovaně páří s jedním nebo více samci (polygamie) a je schopna od více samců i uchovat sperma (Jovanović et al. 2017). Ve většině případů samice zvolí jako svou možnost samce, jenž se snaží dostatečně dlouho. Při dostatečně rychlé a pevné fixaci (například u velesvinulí – *Sphaerotheriida*) je možnost výběru samice značně omezen aktem ze strany samce. U julidních mnohonožek a plochulí bylo zjištěno, že úspěšnost v páření je vyšší spíše u větších samců (Telford & Dangerfield, 1990)

U velesvinulí dochází při kontaktu samce a samice ke konglobaci samice. Samec poté začíná se stridulací (vyluzování zvuku třením tělního výběžku o zvlněný tělní povrch), pokud samici jeho stridulace nezaujme, nerozvine se, a samec tak nemá možnost ke kopulaci (Wesener et al. 2011). Samice svinulí si v některých případech vybírají samce podle jeho schopnosti zaujmout pozici v konglobaci. Pravděpodobně je to dáno způsobem života svinulí, kde je hlavním úspěchem pro přežití právě konglobace – sbalení se do „klubíčka“ (Wesener et al. 2011).

3.2 „Mechanická“ komunikace

K mechanické komunikaci jsou využívány různé části těla a různé druhy signálů od doteku – taktilní komunikace (*Spirostreptida*, *Blaniulidae*), přes bubnování o zem (*Chordeuma*) po stridulaci (*Glomerida*) (Haacker, 1974).

3.2.1 Taktilní komunikace

Komunikace prostřednictvím doteků je jedna z nejprimitivnějších komunikací. Avšak i přes to je známo, že dotek může přenášet několik druhů informací (Haacker, 1974). U mnohonožek rodu *Blaniulus* a *Typhloblanius* samec před kopulací poklepává samici svými tykadly. Pomocí anténního doteku je samec schopný rozeznat, zda narazil na samici svého druhu a zda je tedy výhodné v aktu pokračovat. Samci řádu *Julida* poklepávají na hlavu samice (Haacker, 1974). Samice dokáže velmi dobře rozeznat, že se samec chystá k páření a nejde

o kontakt, kdy samec pouze „chodí“ po zádech samice bez snahy o sexuální kontakt (Haacker, 1974). Samice na jeho chování může dále reagovat buď přijutím, nebo zamítnutím nabídky k páření.

Příkladem reakce na samcovu nabídku ke kopulaci je samice *Leptoiulus simplex*, která nevykazuje reakci, pokud samce přijímá. Avšak pokud není k páření připravena, začne se svíjet a během toho vylučovat chinony z obranných žláz – což samce donutí snahu o kopulaci ukončit (Haacker, 1974). U mnohonožek *Alloporus circulus* (Spirostreptida) je pro proběhnutí kopulace důležité zpřístupnění kopulačních orgánů samice, což provede natáhnutím hlavy do prognátní polohy. Pokud ale kopulaci samice odmítne, stočí svou přední část, čímž znemožní samci přístup k jejím kopulačním orgánům (Telford & Dangerfield, 1993).

3.2.2 „Držení“ (holding)

Tento typ námluv se vyskytuje u mnohonožek řádu Polydesmida. Samec se prochází po hřbetu samice, kde často i chvíli setrvává a tzv. se vozí. Po nějaké chvíli zakřivuje samec svou přední část tak, aby se dostal svou ventrální stranou na ventrální část samice. Pohybuje se tak, dokud nejsou v úplné poloze ventrum-ventrum (Tanabe & Sota, 2008).

Samec má poté hlavu kousek nad hlavou samice tak, že jsou samčí gonopody ve stejné úrovni jako samičí genitálie, samec se samice drží pomocí svých modifikovaných končetin (Tanabe & Sota, 2008) – buď háčků nebo přísavek.

Konkrétním případem vození se na samici je na území České republiky například *Strongylosoma stigmatosum*, kdy si samec při námluvách nalezne na záda samici a pevně se uchopí nohama (které má oproti samici kvůli této funkci i značně delší). Samec se na samici vozí a stráží si ji ještě nějakou dobu i po páření (Kocourek et al. 2017).

Další z příkladů držení je známo u mnohonožek druhu *Blaniulus lorifer* (Julida), kdy se samec otočí kolem samice. Jakmile se samice dostane do polohy, kdy je samice svou hlavovou částí zhruba u druhého článku samce, samec fixuje samici svými zobákovými tvářemi na bázi jejích tykadel. Dojde-li k takové fixaci na bázi tykadel samice, samec se snaží zabránit dalšímu pohybu samičích tykadel pomocí svých tykadel, kterými ty samičí přitlačí k hlavě samice (Mauriés, 1969).

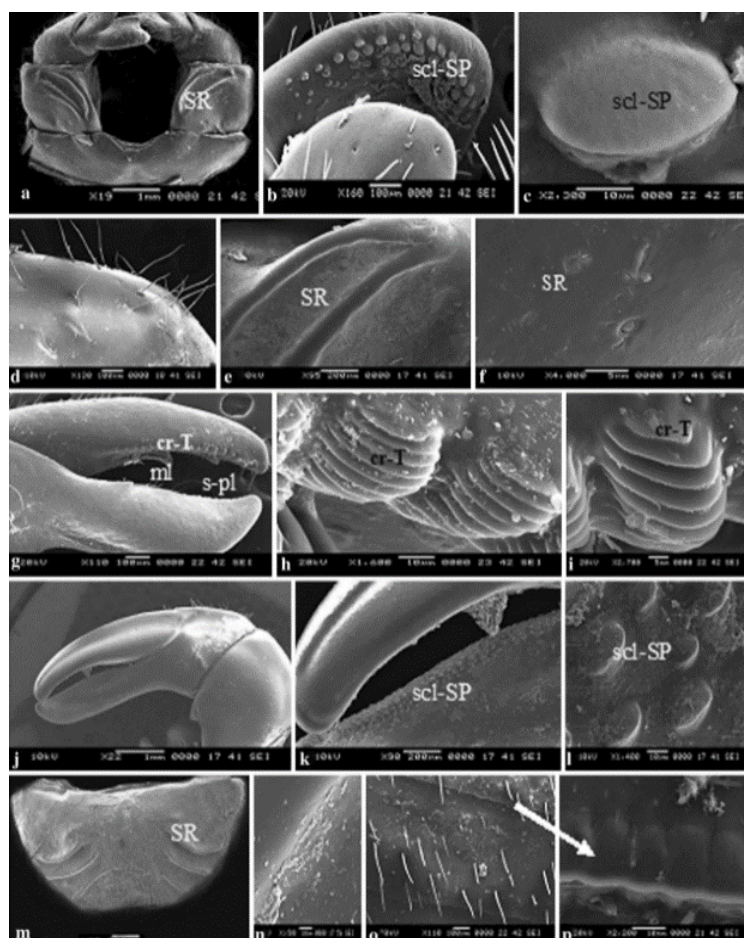
3.2.3 Bubnování o zem

U tohoto typu námluv není potřeba tělesného kontaktu mezi samcem a samicí. Můžeme jej pozorovat například u mnohonožek rodu *Chordeuma* (hrbulka) z řádu Chordeumatida. Obrannou strategií tohoto druhu je útěk a tak reagují i při potkání jedince stejného druhu – otočí se a „utíkají“. Pokud samec narazí na samici a chce s ní kopulovat, musí ji dokázat efektivně zastavit. Zvedne svou přední část těla a začne hlavou tzv. bubnovat o zem, přičemž frekvence těchto úderů může být i vyšší než pět úderů za sekundu (Haacker, 1971). Dle reakcí samic je pravděpodobné, že jejich reakční vzdálenost činí zhruba 1 cm (Haacker, 1971).

S největší pravděpodobností je samice schopna rozeznat, zda bubnování vydává samec stejného druhu. Podle toho se posléze odvíjejí i její reakce.

3.2.4 Stridulace

Stridulace je skřípavý zvuk, samec jej vyluzuje díky tření telopodových žeber o tuberkulózní oblast při zvedlém pigidiu. Jedná se o typ dorozumívání, jenž je dobře známý u mnohonožek řádu Sphaerotheriida a Glomerida. U těchto řádů mnohonožek je obrannou reakcí konglobace. Pokud samice narazí na samce, většinou se sbalí a tím se stává zcela izolovanou od okolí. Rozbalit samici se tedy povede pouze za podmínek, že je samice připravena ke kopulaci a samec je stejného druhu a natolik zdatný, že samici zaujme. Podle dosavadních poznatků víme, že i druhy, které morfologicky působí téměř totožně, nemají stejnou stridulaci (Haacker, 1974). Důkazem bylo pozorování mnohonožek *Loboglomeris rugifera* a *L. pyrenaica*, kde vyšlo jasně najevo, že samice reaguje rozvinutím se pouze na samce stejného druhu. U velesvinulí nezáleží tak moc



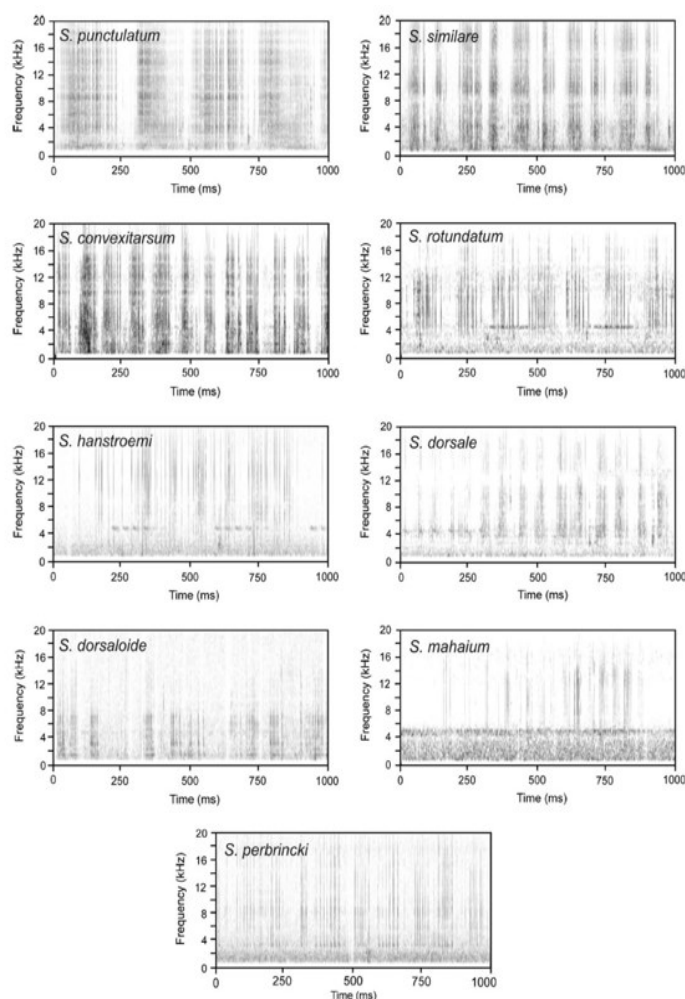
Obrázek 9 Stridulační struktury, zobrazené pod SEM

a – anteriorní telopody; **c** – poslední kloub anteriorních telopod; **d** – první poloměry posteriorních telopod; **e** – stridulační žebra posteriorních telopod; **f** – povrch stridulačních struktur; **g** – zadní pohled na posteriorních telopody; **h**, **i** – vroubkáté sklerotizované žebra třetího skloubení posteriorních telopod; **j** – klepítko; **k**, **l** – sklerotizovaná místa na klepítku; **m** – “valcha”; **o** – anální štítek při pohledu zezadu; **p** – detail análního štítku

(Ambarish & Sridhar, 2016)

na zvuku, který samec vyluzuje, ale mnohem významnější roli hrají vibrace, které my vnímáme jako stridulační zvuk. Vytváří je třením hrubého povrchu jednotlivých částí telopodálních článků nebo telopodů o anální štítek (**Obrázek 9**, o, p) – ten pak působí jako ozvučená deska (Ambarish & Sridhar, 2016).

Když dojde k setkání samce se samicí, reaguje samice konglobací (svinutím). V tento moment je v obranné pozici, která ji přivádí do situace, kde hůře vnímá své okolí. Aby mohlo dojít ke kopulaci, je zapotřebí, aby se samice rozvinula (Wesener et al. 2011). Samec se dotkne samice a začne stridulovat, přičemž, jak zmiňuji již výše, dochází k vibracím, které samice dokáže zachytit a rozeznat. Pokud samec svými vibracemi samici zaujme, samice se rozbálí (Wesener et al. 2011). K rozbalení nedojde vždy, většinou ale samci úspěšně stridulují zhruba 10 minut. V případě, kdy samice nemá zájem, samec dokáže stridulovat i 60 minut a pak jeho snahu o rozvinutí samice ukončuje, přestává stridulovat a opouští samičku (Tuf, 2012).



Obrázek 10 Audiospektrogramy stridulačních zvuků u druhů *Sphaerotherium* (Wesener et al. 2011)

Dojde-li k rozbalení samice, samec ji chytne svými telopodami u jejích předních nohou a otočí se s ní na svá záda – samici tedy nechává na sobě, kde si ji napoložuje do pro sebe výhodné polohy. Následuje kopulace. V některých případech po „propuštění“ samice dochází ke krátkému vzájemnému stridulování, poté se pár rozchází (Tuf, 2012).

Je zřejmé, že stridulace je druhově specifická a má významnou roli v rozpoznání odlišných, byť třeba sympatricky příbuzných druhů. Předpokládá se, že stridulační specifické vzory (**Obrázek 10**) fungují jako účinný izolační mechanismus, který lze srovnat se zvuky, které během páření vykazují například ptáci nebo žáby (Wesener et al. 2011).

3.2.5 „Vrtění“

U mnohonožek řádu Glomerida můžeme pozorovat společenský způsob života (Kocourek et al. 2017). Během období páření samice nevykazují známky zřetelných námluv – na rozdíl od samců. Samci během tohoto období vykazují zvýšenou aktivitu, kdy neustále mění své pozice a putují po areálu.

Poslední hřbetní tergít samců je lehce nadzvedlý (oproti samici) a na nejkaudálnější části má mírné vykrojení. Samci v průběhu změněné aktivity během pářicího období, směrem k tomuto štítku, občas protáhnou své telopody a v dané „vytáhlé“ pozici vydrží 2–3 minuty. Zřejmě nezáleží na tom, zda samec narazí na samici nebo samce, je-li dostatečně vzrušený, vyazuje vrtění (Haacker, 1964).

Název Schwänzeln (vrtění) nejspíš vznikl na základě popisu chování samce při snaze o zaujmutí samice. Jakmile samec narazí na samici, natáhne své telopody, zvedne zadní tergít, začne jím „vrtět“, pohybuje se tergitem směrem k přední části samice. Dojde-li k přímému kontaktu se samicí samec začne vytvářet svou zadní částí houpavé pohyby a opisovat tergitem čtvrtkruhy. Po tomto chování dochází většinou k páření (Haacker, 1964).

3.2.6 „Olizování“ (Licking)

Vyskytuje se u mnohonožek řádu Julida, konkrétně u druhu *Julus scandinavius*. Při „olizování“ samec po izolaci od samic a následném připuštění k jedné z nich začne zanedlouho zvedat svou přední část tak, aby se pár nohou před diplosomitem, jenž nese gonopody, nedotýkaly země (Haacker, 1969b). Samec se pokouší o co možná největší kontakt se samicí (nabídnutí lžičkovitých struktur – výběžků) a natáčí se k ní ventrální stranou své zvednuté části. Tyto útvary obsahují ve skutečnosti vývod žláz, které pro samici bývají v mnoha případech lákadlem.

Jestliže samice nereaguje, samec dokáže v nabízení svých výběžků setrvat i několik hodin (Haacker, 1969b). Pokud však samice zájem má, nabere samčí výběžky do dutiny ústní a začne vykonávat synchronizované pohyby, které jí napomáhají v získání usazených sekretů ze žláz na výběžkách (Haacker, 1969b). Po tomto chování většinou následuje samotná kopulace.

3.3 Komunikace pomocí chemických signálů

Mnohonožky, které mají žlázy, často jejich výpotky využívají pro svou ochranu. Je tomu tak i mezi jedinci stejného druhu. Během natáčení námluv a kopulace u *Pachypodoiulus eurypus* jsem pozorovala, že pokud se samec pokouší o námluvy a vnucuje se samici i přes její nezájem, často se stane, že samice začne produkovat, zřejmě, obranné látky, a tím dá samci najevo jasný nesouhlas s kopulací. Ke stejnému závěru došel Haacker (1974).

Je však známo, že některé mnohonožky se navzájem pomocí chemických signálů přitahují. To lze pozorovat například u samců rodu *Glomeris*, u kterých je postgonopodální žláza umístěna mezi posledním párem nohou (19.) a řitním otvorem Haacker (1974). U většiny mnohonožek, které feromony produkují, není známo, na jakou vzdálenost chemické signály působí. Výjimkou je například *Ommatoiulus moreleti*, kde se pomocí experimentu mnohonožek v bludištích zjistilo, že samec není samicí přitahován a feromony tedy fungují jen na velmi krátkou vzdálenost (Haacker 1974).

Při pokusu s *O. moreleti* bylo pozorováno následující: Jestliže byli jedinci odděleni clonou, nedocházelo k žádným změnám chování, které by vypovídalo o vnímání potencionálního druhu k páření v jejich blízkosti. Pokud byla clona odstraněna a samec měl možnost přejít přes místa, kde se před ním vyskytovala samice, změnilo se jeho chování. Samec začal aktivně tykadly ohledávat dané místo – a dá se tedy předpokládat, že vyhledával samici (Carey & Bull, 1986).

4 Kopulace

Kromě řádu Polyxenida se mnohonožky rozmnožují přímým kontaktem. Samci ke spojení se samičí nevyužívají penis, ale sperma ze svého gonoporu do vulvy vkládají pomocí svých více či méně přeměněných končetin (gonopodů). Samcům z některých řádů (např. Glomerida) gonopody chybí, průběh jejich kopulace bude rozebrán níže.

Většina druhů mnohonožek tvoří pouze heterosexuální páry, výjimkou jsou například *Orthomorpha coarcata* z řádu Polydesmida, kde byla při jejich pozorování objevena homosexualita. Bylo tomu tak při vytvoření jednopohlavné skupiny tvořené samci. Samozřejmě nedošlo k samotné kopulaci, samci však projevovali námluvy a tvořili páry se zaujatím kopulačních poloh (obmotali se kolem sebe) (Mukhopadhyaya & Saha, 1981)

Námluvy a kopulace spolu ve většině případů nedílně souvisí, to je důvod, proč se níže v popisech kopulací zmiňují z části i námluvy. U většiny mnohonožek probíhá kopulace v poloze ventrum-ventrum. Mnohonožky mívají podle druhu maxima v rozmnožování ve dvou obdobích – na jaře a na podzim. Období páření je ovlivněno areálem výskytu i kompeticí mezi jednotlivými druhy – například *Polydesmus inconstans/denticulatus* má vrchol své aktivity v předjaří, kdy je většina julidních druhů ještě neaktivní, a nedochází tak ke konkurenci ani s julidními mnohonožkami, ani s mravenci a dalšími predátory (Kocourek et al. 2017).

Průměrné období kopulace pozitivně koreluje s průměrnými ročními srážkami a nejvyšším počtem srážkových dnů (Cooper, 2022). S největší pravděpodobností postkopulační selekce řídí variabilitu a selekci gonopodů (Jovanović et al. 2017). Je tedy pravděpodobné, že samci, kteří se nepářili, neměli vhodně strukturované gonopody.

4.1 Průběh kopulace u chlupulí (Polyxenida)

U samců chlupulí pozorujeme absenci pomocných kopulačních orgánů, jako jsou gonopody a/nebo telopody. Důvodem je nejspíš jejich nevyužití – tyto mnohonožky se rozmnožují nepřímým kontaktem. U samců tvoří sedmý pár nohou miskovité útvary, jež se dříve považovaly za rudimenty gonopodů – vzhledem k jejich umístění. Průběh rozmnožování je známý jen u jednoho druhu chlupule (**Tabulka 1**), a to u *Polyxenus lagurus*. Schömann (1956) zjistil, že ke kopulaci zde nedochází a přenos spermatu probíhá jeho položením na samcem vytvořené nitky. Před položením spermatu se samec pohybuje zprava doleva a „vzrušeně“ hýbe tykadly, přičemž jeho zadní páry nohou bývají na místě, nehýbou se se zbytkem těla (Schömann, 1956). Pokud samec našel vhodné místo, začne svými penisy snovat vlákna, které se mezitím natáhly dolů, přičemž je zdvojí – vytvoří se tak rýha, do které jsou posléze vloženy dvě kapky spermatu (Schömann, 1956).

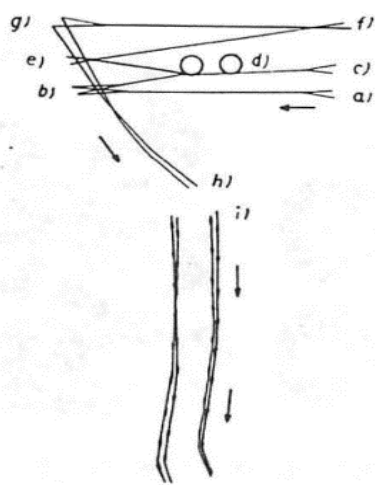
Penisy má samec uložené diagonálně dozadu a vzniklou kontrakcí na posledních segmentech dochází k vytlačení spermatu (Schömann, 1956). Snovací žlázy má samec umístěné v závitcích, které leží v „kapsách“ mezi 8. a 9. párem. Celý proces tvorby vláken a pokládání spermatu netrvá většinou ani 1 minutu (**Obrázek 11**).

Vlákno má signální funkci, přičemž samci i samice se řídí především hmatem. Zda vlákno stimuluje i chemicky (pach), není jisté, ale lze to předpokládat (Schömann, 1956). Dostane-li se k vláknu samice (popř. samec), začne se samice vulvami a samec penisem dotýkat vlákna, což jim umožní vlákno „neztratit“ a mohou se podél něj pohybovat. Nelze s jistotou tvrdit, zda samotné spermatické kapičky nesou nebo nenesou silnou signální funkci. Byly zaznamenány případy, kdy samice spermatické kapky přešla bez zdánlivého povšimnutí, avšak v několika případech, kdy se samice vydala na druhou stranu od spermatických kapek, se po chvíli na vlákně zastavila, otočila a dál pokračovala na stranu se spermatickými kapkami (Schömann, 1956).

Samice začne na vlákně v blízkosti spermatických kapek vibrovat a tak pokračuje, než se vulvou dotkne spermatu. Při kontaktu s vulvou dojde k okamžitému nasátí spermatu, přičemž samice se vzrušeně pohybuje dopředu a dozadu (Schömann, 1956). Posléze samice urychleně místo opouští. Ve většině případů samice přijímá pouze jednu spermatickou kapku. Nejspíš z důvodu, že nad vlákem se spermatem nejsou obě vulvy.

Velmi zajímavé je, že samec tvoří vlákna a pokládá sperma bez závislosti na samicích. Nezáleží vůbec na jejich přítomnosti, pokud hrozí, že se samice k vláknu nikdy nedostane, samec je stejně tvoří, výjimkou tomu není ani při chování samce v úplné izolaci (Schömann, 1956).

Avšak způsob položení vlákna a jeho šířka může pozitivně korelovat s pravděpodobností, že ho samice objeví včas a bude schopna z ní odebrat sperma. Pokud samice narazí na dva typy vláken zároveň, ve většině případů upřednostňuje silnější typ vlákna.



Obrázek 11 Pokládání vlákna se spermatem u druhu *Polyxenus lagurus*

a – vlákna směrem k **b** a od **b** k **c**; od **c** samec táhne vlákna k **e** a zhruba v polovině (**d**) pokládá dvě spermatické kapky. Poté samec přechází k bodu **f** a **g**, od bodu **g** se samec vrací, ale nikdy nekříží spermatické kapky (bod **d**). V bodě **h** se samec úplně otočí a zahájí útěk – proto lze od bodu **i** vidět čtyři tažená vlákna.

(Schömann, 1956)

4.2 Průběh kopulace u plochulí (Polydesmida)

Rozmnožování plochulí bylo popsáno u poměrně velkého počtu druhů (**Tabulka 1**), což je dáno vysokým počtem druhů v tomto řádu (Rodrigues et al. 2018). Samec zahájí taktilní anténní fázi námluv, po níž samici leze na záda, kde se snaží dostat hlavou co nejbližší té samici. Postupně se začne natáčet, dokud se nedostane do polohy, kdy se jeho gonopody zarovnají s gonoporem samice. V této pozici je hlava samice těsně pod hlavou samce, kde ji samec fixuje pomocí svých předních párů končetin. Samec poté vkládá své stále složené gonopody do suché sklerotizované části genitálií samice bez toho, aby došlo ke kontaktu s chlopněmi nebo

samotnou vulvou, tento jev nazýváme předčasná intromise a jeho doba bývá mezi 1 až 5 minutami. Pokud nedojde k předčasné intromisi, samec kopulaci ukončí (Tanabe & Sota, 2008).

Po předčasné intromisi samec své gonopody vytahuje a ejakuluje. Samec je při ejakulaci zahnutý nad hlavou samice, která je fixována hlavou mezi druhým a třetím článkem samce, jak zmiňuji výše, samec ji fixuje pomocí svých předních párů končetin. Ejakuluje ze svých genitálních otvorů, které jsou mezi druhým párem jeho končetin, na své gonopody. Během ejakulace se samec stále přidržuje samice pomocí nohou (Tanabe & Sota, 2008). Následuje „skutečná“ intromise, kdy samec vkládá do samice své gonopody i se spermatem. Na začátku intromise dochází k opakovanému zasouvání a vysouvání gonopodů, doba trvání je 5 až 70 minut s opakováním 10 až 80krát. Tentokrát již dochází ke kontaktu gonopodů s vnitřními strukturami genitálií samice. Gonopody se většinou přímo spojují s chlopněmi a se samotnou schránkou vulvy a jedinci se tak stávají imobilní. Doba trvání je zde velmi různá, ale například plochule rodu *Parafontaria* v imobilní fázi setrvávají 29 až 265 minut (Tanabe & Sota, 2008). Pro ukončení kopulace stáhne samec své gonopody a následuje jejich vytažení. Doba trvání je u *Parafontaria* 19 až 183 sekund.

Předběžná intromise je pravděpodobně velmi důležitá pro rozpoznání vhodného partnera ke kopulaci. Pokud zde totiž nedojde ke shodě mezi gonopody a pohlavními orgány samice, kopulace nepokračuje. Demonstroval to pokus s pářením dvou sympatrických druhů plochulí rodu *Parafontaria* (Tanabe & Sota, 2008).

V pokusu se *Parafontaria* sp. A a *Parafontaria* sp. B. často o kopulaci pokoušeli. Více či méně navazovali kontakt, někdy pokus o kopulaci končil již taktilním (anténním) kontaktem. Většina párů kopulaci končila po předběžné intromisi. Výjimkou bylo pět párů, kde došlo i k intromisi úplné, avšak vždy s nějakými abnormalitami – kupříkladu nedošlo k pohybu „dovnitř ven“ nebo byla kopulace předčasně ukončena. Odmítnutí bezprostředně po anténním kontaktu naznačuje, že nezanedbatelnou roli zde hrály feromony (Tanabe & Sota, 2008).

Při pozorování *Orthomorpha coarcata* bylo zaznamenáno velmi podobné chování, kdy kopulaci předcházely námluvy. Samec přistupoval zezadu k samici, laskal ji svými tykadly a kusadly ji přejížděl v okolí anální části. Postupně ji nasedal na záda a posouval se od zadní části směrem dopředu – během tohoto aktu o ní třel svými končetinami (Mukopadhyaya & Saha, 1981).

Pokud byla samice svolná k páření, nadzvedla svou přední část a tím odhalila své kopulační orgány, samec začal na tento popud putovat směrem dolů tak, aby se dostal do polohy zarovnání gonoporu a gonopodů (stejně jako u prvního příkladu). Jakmile je samice ve vhodné poloze, samec ji rytmicky každou pátou sekundu poklepe svými tykadly na hlavu a poté se pokusí o kopulaci zasunutím svých gonopodů do gonoporu samice (Mukopadhyaya & Saha, 1981).

Samice, která není receptivní, na samce nereaguje – nezvedá svou hlavovou část, na to samec reaguje násilnou snahou o zvednutí samice. Samice pak zaujímá obrannou pozici, kterou je sbalení hlavy a tím absolutně znemožní samci přístup k svým gonoporům (Mukopadhyaya & Saha, 1981).

4.3 Průběh kopulace u tropických mnohonožek (Spirostreptida)

Druhy mnohonožek z řádu Spirostreptida, kde byla zaznamenána kopulace jsou k nahlédnutí v **Tabulka 1**. Samec typicky nasedá samici na záda a spirálovitým pohybem se postupně dostane na ventrální stranu samice do typické polohy ventrum-ventrum, snaží se o zarovnání jeho gonopodů k samičí gonopórum. Ihned po zarovnání samici fixuje pomocí svého prvního páru končetin. Tělo samce se za jeho sedmým segmentem obtáčí dvakrát kolem samice. Samci si přímo nevybírají druhu k páření, taktikně si namátkou “testují” jedince (i samce), co potkají, ale snahu o kopulaci mají pouze se samicemi (Haacker, 1974).

Při pozorování párů druhu *Alloporus uncinatus* (Telford & Dangerfield, 1993) bylo zjištěno, že samice sice upřednostňují někdy k páření větší samce, ale není to podmínkou. Proto se s jistotou nedá tvrdit, že jde o pohlavní výběr. Výběr samce u *A. uncinatus* není z pozorování znám.

Dále bylo pozorováno, že během čtyř jarních týdnů v období páření byli nalezeni samci ve fyzickém kontaktu s kopulujícími páry, tyto kopulující trojice byly nazvány jako triplety. V laboratorních podmínkách došlo k úspěšně kopulaci obou samců z tripletu, lišila se doba trvání kopulace (Telford & Dangerfield, 1993). Lze předpokládat, že podobný průběh můžeme zachytit i u dalších druhů z čeledi Spirostreptidae.

4.4 Průběh kopulace u mnohonožek řádu Julida

U julidů, podobně jako u plochulí, je k dispozici poměrně velké množství údajů o průběhu jejich páření (**Tabulka 1**). Způsob přidržení samice se u julidů liší. Zatímco jedna část využívá licking (*Julus scandinavius*), jiní samci samice fixují pomocí svých háček (*Julus*, *Cylindroiulus* a *Leptoiulus*) (Haacker, 1969b). Průběh kopulace si budeme demonstrovat na konkrétním druhu *Ommatoiulus moreletii*.

Samec *O. moreletii* si taktilně ohledává okolí, pomocí svých tykadel, a narazí-li na samici, změní své chování. Pokud byla samice od samce oddělena, nedocházelo k žádné změně chování samců. Tím bylo dokázáno, že feromony, pomocí kterých komunikace probíhá, nejsou těkavé (nešíří se vzduchem). Když byla jedincům odstraněna tykadla nebo jejich části, nebyl samec schopen samici rozpoznat a navázat s ní kontakt. To potvrzuje, že anténní komunikace v kombinaci s feromony je zásadní pro rozpoznání jedince potencionálně vhodného ke kopulaci (Carey & Bull, 1986).

Změna chování při nalezení samice spočívá v ukončení ohledávání okolí, posléze jí samec nalézá na záda a pohybuje se směrem k její hlavě. Zde se začne natáčet a svou přední částí se dostane na ventrální stranu samice, kde jí zřejmě zasouvá svůj první pár nohou, který je přeměněn v háčky, za okraj gnatochilaria. Pokud je samice stočená, samec se chová stejně, vyčkává na tak na její rozvinutí a ihned po něm ji fixuje. Nerozvine-li se samice do zhruba 10 minut, samec ji opouští. Po fixaci háčky samec několikrát ohledá gonopodem samičí gonopory a jejich okolí. Poté zasouvá samec do gonoporu své gonopody. Během kopulace má samec tykadla nehybně přiložené k hlavě, samice pravidelně poklepává tykadly na hlavu samce. Páření trvá zhruba 33 až 35 minut (Carey & Bull, 1986).

Ve finále samec povolí sevření samice, složí a vytáhne gonopody. Jde zpět na záda samice, kde často zůstává zhruba 2 minuty (Carey & Bull, 1986). Samice někdy po kopulaci ústy ohledá okolí svých gonoporů.

K páření docházelo několikrát u samců i samic během jediného dne. Častěji se pářili přes noc. Protože jedinci nevyhledávali při kopulaci (a výběru partnera) světlo a často ke kopulaci docházelo v substrátu, předpokládá se, že vizuální kontakt nehraje žádnou roli, naopak jak bylo zmíněno výše, bez fyzického kontaktu ke kopulaci nikdy nedojde (Carey & Bull, 1986).

4.5 Průběh kopulace u hrbulí (*Chordeumatida*)

Pro hrbule je typické, že mají na konci svého těla snovací žlázy (Enghoff, 2022). Mezi mnohonožkami jsou výjimečné i tím, že počet jejich gonopodů se může vyšplhat až na čtyři páry. Další výjimkou z hlediska bionomie je možná masožravost (Minelli, 2015). Kutikula je u různých druhů různě utvářena. Například u *Cryptocorypha geminiramus* je pokryta drobnými ostny, což se projevuje jako matný povrch. Od 15. po 18. segment je dorzální část segmentu pokryta bělavým komplexem žláz, které má pouze samec (Haacker, 1971). Na 16 tergitu u jsou přítomny prohlubně s kuželovitými výběžky, jenž směřují postereriorně. I přes tyto jejich morfologické zvláštnosti, které bývají často zmiňovány (Minelli, 2015), je údajů o jejich páření poměrně málo (**Tabulka 1**). Samec *Chordeuma* bubnuje hlavou o zem s frekvencí v průměru 4,9× za vteřinu (Haacker, 1971). Mezi nepravidelně sestavenými sekvencemi úderů samec zvedá svou přední část do vzduchu, často se poté natáčí svými dorzálními žlázami k samici. Toto chování je vyvoláno, pokud má samice již naplněné gonopory spermatoforem (Haacker, 1971). Má-li samice vulvu naplněnou ztvrdlým spermatoforem, je to pro samce značnou komplikací – musí v takovém případě využít své přední gonopody, kterými se zahákne o vnitřní stěnu vulvy a vytáhnout ji dopředu, čímž vzniká prostor, kterým do samice zasune své zadní gonopody. Během tohoto aktu, který trvá zhruba 50 minut, leží pár na boku a zadní gonopody provádějí rytmický pohyb (funkce neznámá) (Haacker, 1971). Po ukončení pulsování zadních gonopodů je samec stahuje a vytahuje ven. Po vytažení gonopodů samec přitlačí koxální vaky zadních vedlejších gonopodů s ejakulátem na samičí vulvu a předá jí tak sperma

4.6 Průběh kopulace u Glomerida (svinule)

Vyluzování stridulačního zvuku u *Loboglomeris* má při námluvách obdobný princip jako u Spirostreptida, kde bylo stridulování popsáno dříve než u Glomerida (Haacker, 1968). Jedná se tedy o zvuk, který vzniká třením dvou nehladkých ploch o sebe a Haacker (1969) ho popsal u rodu *Loboglomeris*, kde ke stridulaci dochází i během začátku páření. Nutno podotknout, že ani u Glomerida jedinci mnohonožek nevnímají při stridulaci vznikající zvuk, ale vibrace (Haacker, 1969d).

Před kopulací se samec tzv. vrtí (viz. Kapitola „Vrtění“), při pohybu dopředu a dozadu zasune své telopody pod její tělo a chytí samici za její druhý pár nohou a ztvrdlé vulvy. Samec využívá k transportu spermatu „nástroj“, kterým může být například koule výkalů, kterou zpracuje, uhladí a umístí na ní (za svým druhým párem) spermatickou kapénku. Tuto hmotu následně posouvá končetinami dozadu a vkládá jí do párových kyčelních výběžků na telopodech, odkud ji následně rytmicky vkládá do vulvy (Haacker, 1964, 1969c).

Po dokončení aktu samice většinu zůstává na stejném místě. Naopak samec se od samice vzdálí, z části se stočí, začne uvolňovat sliny a pomocí kusadel, zejména v okolí kyčlí, čistí své telopody.

4.7 Průběh kopulace u Sphaerotheriida

Samci mnohonožek Sphaerotheriida (**Tabulka 1**) před zahájením kopulace stridulují, jakmile se samice rozvine, samec využije situace a aktivně snaží se dostat samici do polohy ventrum-ventrum, přičemž většina druhů, až na *Sphaerotherium punctulatum*, v tento moment přestává stridulovat. Samec využije svých telopod, chytne pevně samici a dostane ji oproti sobě do polohy ventrum-ventrum, přičemž zde se nerovnají hlavami k sobě, ale samec přikládá svou hlavovou část k samičí části s análním štítkem – a naopak (pro lepší představu poslouží **Obrázek 12**). Posléze se se samicí přetočí na záda (samice je nad ním) (Wesener et al. 2011), jako příklad jsem zvolila již zmiňovaný **Obrázek 12**. s pářícím se páre mnohonožek *Arthrosphaera districa*. V tento moment samec chytne do telopodů vulvy samice a vpraví pomocí kráčivých nohou do gonopórů samice ejakulát. Někdy samec samici drží v této poloze ještě pár minut po kopulaci, aby zvýšil pravděpodobnost, že se jeho ejakulát v samici „udrží“ (Wesener et al. 2011).



Obrázek 12 Rozmnožování *Arthrosphaera districa*
(Ambarish & Stridhar, 2016)

5 Partenogeneze

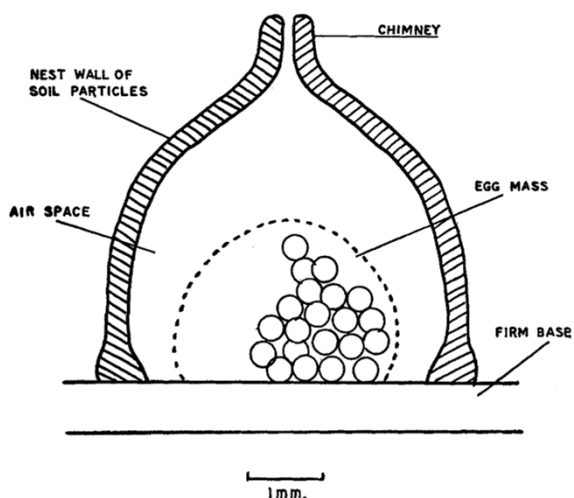
Partenogeneze je stav, kdy samice nevyužívá oplodnění samcem pro vznik další generace. Vzniklí potomci bývají samice. Může to být velkou výhodou v případech, kdy není v okolí samic dostatek samců, avšak nevýhodou je, že nedochází ke „křížení“ genů mezi dvěma jedinci a vzniklí potomci jsou vlastně klonem svých matek – z dlouhodobého hlediska je to evolučně nevýhodné (Enghoff, 1976).

Thelytokní partenogeneze nebo též thelytokie (samice se nepáří a produkují samičí diploidní jedince) byla prokázána pouze experimentálně, a to hned u několika druhů, jako jsou například: *Amphitomeus attemsi* (Golovatch et al. 2002), *Moojenodesmus pumilus* (Golovatch, 1992) a *Virgoiulus minutus* (Enghoff & Shalley, 1979). Na druhé straně od thelytokie stojí arrhenotokie, kdy se vyvíjí samci (Nur, 1972). Geografická partenogeneze (omezena jen na určité území) se vyskytovala různě, od 1 samce na 94 samic u *Poratia digitala* (Adis et al. 2000; Witzel et al. 2003) po 6,4–24 samců na 1000 samic u *Proteiolus fuscus* (Schubart, 1934; Palmén, 1949; Rantala, 1970; Enghoff, 1978).

Byly pozorovány morfologické změny u samic, které žily v bisexuální populaci, a u samic, které žily partenogeneticky. Samice, které žily v přítomnosti samců, měly dobře vyvinuté spermatéky. Narozdíl od samic s výrazně sníženým počtem (nebo úplnou absencí) samců v dané populaci, ty měly spermatéky značně méně vyvinuté (Minelli, 2015). Enghoff (1976) popsal ve výjimečných případech (3 z 1000) výskyt intersexuálních pohlaví, kdy měli jedinci vyvinuté vulvy, redukované spermatéky a nohy 8. a 9. páru jako u nedospělých samců (Minelli, 2015).

Typ populace se odrážel i na množství vajíček a kladení. Samice, které žily v bisexuální populaci, produkovaly v průměru 21 vajíček, zastoupení vylíhlých samců a samic byl spíše vyvážený. Partenogenetické samice produkovaly v průměru 11 vajíček, vylíhlí potomci byli v zastoupení pouze samic a kladení vajíček bylo pozorováno v průběhu celého roku (Minelli, 2015).

6 Vajíčka



Obrázek 14 schématický obrázek
hnízda s vajíčkama - *Brachydesmus superus*
(Stephenson, 1960)

K oplodnění všech vajíček u samice je většinou dostačující sperma od jednoho samce. Samci svou zdatnost maximalizují tím, že se pokouší o co nejvíce kopulací s několika samicemi během jedné pářicí sezóny a prodlužují kopulaci s danou samicí (Telford & Dangerfield, 1990).

Během kladení vajíček dochází k jejich pokrytí spermatem, takto oplozená vajíčka jsou kladena během jara nebo léta, záleží na období kopulace. Průměrné množství vajíček, které samice během období vyprodukuje, se různí, ale jedná se většinou řádově o stovky. Vajíčka mnohonožek mívají kulovitý tvar, jsou hladká a většinou jsou bílá nebo nažloutlá. Místo pro nakladení vajíček je variabilní. Zatím co samice u řádu Sphaerotheriida hloubí díry ve vlhkém substrátu, u řádu Polydesmida bývá obvyklé stavění hnízd z humusu s trusem a některé z řádu Julida vyhledávají dutinky – například v tlejícím dřevě (Minelli, 2015). Hnízdo tvořené druhy z řádu Polydesmida je stavěné většinou do výšky a může mít několik komůrek.

Vhodným příkladem pro demonstraci stavby hnízda je *Polydesmus denticulatus* (schématický **Obrázek 14** *Brachydesmus superus*). Samice *Polydesmus denticulatus* nabírá malé množství zeminy/organického materiálu a spojuje to s vlastními exkrementy v lepkavou hmotu (Voigtländer, 2000). Pomocí svých zadních párů nohou ze vzniklé hmoty staví struktury podobné stěnám. Když vznikající struktura



Obrázek 15 Hnízdo
Polydesmus denticulatus vystupující na
povrch
(Voigtländer, 2000)

dosáhne zhruba dvou třetin své finální výšky, samice do ní naklade vajíčka, kterých je u *P. denticulatus* okolo 35 (u jiných Polydesmida jich může být značně více) (Voigtländer, 2000). Poté je struktura dostavěna a na jejím vrcholu je vytvořen „ventilační komín“. Vzniklé hnízdo (**Obrázek 15**) má kónický tvar, přičemž na své

bázi je širší a směrem vzhůru se zužuje, celková výška hnízda je okolo 3 mm (Voigtländer, 2000). Dokončené hnízdo samice většinou zakryje úlomky listů a podobným organickým materiálem. Inkubace vajíček trvá několik dní až měsíců a posléze se z nich líhnou larvy. Velmi obdobné stavby hnízd mají i ostatní zástupci z řádu Polydesmida (kteří byli pozorováni), výjimkou je *P. inconstans*, která netvoří, pro Polydesmida typická, hnízda (Voigtländer, 2000).

Většina mnohonožek naklade vajíčka a posléze je opouští, avšak vzácně se můžeme setkat s rodičovskou péčí. Příkladem je *Brachycybe lecontii* řádu Platydesmida. Rodičovskou péčí přebírá především samec, který se ovíjí kolem snůšky a/nebo čerstvě vylíhlých jedinců, čímž se mnohonožky řádu Platydesmida stávají jednou z výjimek v říši bezobratlých (Kudo at al. 2011).

7 Tabulky

Tabulka 1 Shrnutí studovaných druhů v řádech: Chordeumatida, Glomerida, Julida, Polydesmida Polyxenida, Sphaerotheriida, Spirobolida a Spirostreptida

CHORDEUMATIDA		
Craspedosoma rawlinsii Alemannicum	morfologie	Tadler (1993)
C. rawlinsii transsilvanicum	morfologie, námluvy	Tadler (1993)
Chordeuma sylvestre	morfologie, námluvy, páření	Haacker (1971)
Ch. trifidum	morfologie, námluvy, páření	Haacker (1971)
Ch. proximum	morfologie	Haacker (1971)
GLOMERIDA		
Glomeris marginata	páření	Haacker (1964)
G. pulchra	páření	Rath (1891)
Hyleoglomeris japonica	morfologie	Yahata & Makioka (1997)
Loboglomeris pyrenaica	námluvy	Haacker (1969d)
L. rugifera	námluvy	Haacker (1969d)
JULIDA		
	Studovaná oblast	Zdroj
Aniulus sp.	námluvy, páření	Mathers & Baltman (1993)
Blaniulus loriferi	námluvy, páření	Mauriés (1969)
Brachyiulus lusitanus	morfologie	Tadler (1996)
Cylindroiulus boleti	morfologie	Tadler (1996)
Cylindroiulus punctatus	páření	Haacker & Fuchs (1970)
Enantiulus nanus	morfologie, páření	Voigtländer (1987)
Choneiulus lacinifer	morfologie	Enghoff (1984)
Ch. palmatus	morfologie	Enghoff (1984)
Ch. subterraneus	morfologie	Enghoff (1984)
Ch. verhoeffi	morfologie	Enghoff (1984)
Julus scandinavus	páření	Haacker (1969b)
Kryphioiulus occultus (sub. Allajulus oculus)	morfologie	Voigtländer (1987)
Megaphyllum bosniense	námluvy, páření	Vujić et al. (2018)
Nemasoma varicorne	morfologie	Tadler (1996)
Ommatoiulus sabulosus	páření	Halkka (1958)
Pachyiulus hungaricus	morfologie, páření	Jovanović et al. (2017)
Unciger transsilvanicus (sub. U. foetidus)	morfologie	Tadler (1996)
POLYDESMIDA		
Agathodesmus steeli	morfologie	Mesibov (2019)
Atrophotergum montanum	morfologie	Mesibov (2019)
Cladethosoma clarum	páření, morfologie	Mesibov (2019), Rowe (2010)
Chondramorpha sp.	námluvy, páření	Rangaswamy et al. (1978)
Gasterogramma psi	morfologie	Mesibov (2019)
Gephyrodesmus coolahensis	morfologie	Mesibov (2019)
Orthomorpha sp.	námluvy	(Mukopadhyaya & Saha, 1981)
Parafontaria tonominea	námluvy	Tanabe & Sota (2008)

<i>Polydesmus angustus</i>	morfologie, páření	Hopkin & Read (1992); Banerjee (1973), Sahli (1969)
<i>P. inconstans</i>	páření	Snider (1981)
<i>P. complanatus</i>	páření	Rath (1891)
<i>Pseudopolydesmus erasus</i>	morfologie	Zahnle et al. (2020)
<i>P. pinetorum</i>	morfologie	Zahnle et al. (2020)
<i>P. serratus</i>	morfologie	Zahnle et al. (2020)
<i>P. canadensis</i>	morfologie	Zahnle et al. (2020)
<i>Prosopodesmus monteithi</i>	páření	Mesibov (2019)
<i>Somethus tasmani</i>	morfologie	Mesibov (2019)
<i>Streptogonopus phipsoni</i>	páření	Bhakat et al. (1989)
<i>Tasmaniosoma australe</i>	morfologie	Mesibov (2019)
<i>T. compitale</i>	morfologie	Mesibov (2019)
<i>T. warra</i>	morfologie	Mesibov (2019)
<i>Tasmanopeltis grandis</i>	morfologie	Mesibov (2019)
<i>Tasmanodesmus hardyi</i>	morfologie	Mesibov (2019)
POLYXENIDA		
<i>Polyxenus lagurus</i>	morfologie, námluvy, páření	Minelli (2015); Schömann (1956); Seifert (1932)
SPHAEROTHERIIDA		
<i>Arthrosphaera dalyi</i>	morfologie	Ambarish & Stridhar (2016)
<i>A. disticta</i>	morfologie, námluvy, páření	Ambarish & Stridhar (2016)
<i>A. fumosa</i>	morfologie, námluvy, páření	Ambarish & Stridhar (2016)
<i>A. magna</i>	morfologie	Ambarish & Stridhar (2016)
<i>Sphaerotherium dorsale</i>	morfologie, námluvy, páření	Haacker (1968)
<i>S. perbrincki</i>	námluvy	Wesener et al. (2011)
<i>S. punctulatum</i>	námluvy	Wesener et al. (2011)
SPIROBOLIDA		
<i>Rhinocrius padbergi</i>	morfologie, námluvy, páření	Haacker (1970)
SPIROSTREPTIDA		
<i>Alloporus circulus</i>	námluvy, páření	Haacker (1974)
<i>A. uncinatus</i>	morfologie, námluvy, páření	Barnett et al. (1995); Telford (1993)
<i>Calostreptus</i> sp.	námluvy, páření	Telford (1993)
<i>Exospermitius claviger</i>	morfologie	Krabbe (1979)
<i>Exospermitius neglectus</i> (sub. <i>Orthoporus neglectus</i>)	morfologie	Krabbe (1979)
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	páření	Demange (1959)
<i>Orthoporus tabulinus</i>	morfologie	Krabbe (1979)
<i>Rhapidostreptus virgator</i>	Morfologie	Krabbe (1979)
<i>Trichogonostreptus sanborni</i> (sub. <i>Oreastreptus sanborni</i>)	Morfologie	Krabbe (1979)
<i>Tropostreptus austerus</i> (sub. <i>Epistreptus austerus</i>)	Morfologie	Krabbe (1979)

8 Závěr

Byť mnohonožkám není ve většině případů věnována vysoká pozornost, jejich způsob rozmnožování je velmi rozmanitý. Rozmanitost je dána především evoluční historií a sympatrickým výskytem, díky kterým se rozrůznil selekční tlak na struktury a mikrostruktury gonopodů, telopodů a dalších struktur, které jsou využívány během kopulace. V dnešní době jsou mnohonožky téměř kosmopolitní (nevyskytují se pouze na Antarktidě). I přes tento fakt jsou stále značné nedostatky ve studiu jejich morfologie, fyziologie i etologie. Myslím si, že je velkou škodou, že jsou mnohonožky jedním ze spíše přehlížených druhů živočichů. Už jen jejich silurský původ, který koluje v každé jedné mnohonožce, a fakt, že se dokázaly i přes nemalé změny na Zemi dožít dnešních dnů, je fascinující.

V mé práci jsem se zaměřila především na obecné poznatky, popisující kopulační struktury samců a samic. Přestože je morfologie gonopodů stěžejní pro taxonomii a determinaci mnohonožek, není přesná funkce těchto struktur stále zcela pochopena nebo byla pozorována pouze na minimálním počtu druhů. Přímé kopulační orgány jsou v poslední době sice předmětem mnoha studií, ale některé přídatné kopulační orgány (kupříkladu modifikované končetiny u některých druhů, zobákovité tváře ad.) zůstávají, co do přesné funkce nebo vnitřní morfologie, stále velkou neznámou. Dále se v věnuji obecnému popisu komunikace a námluv. Kopulaci jsem se snažila demonstrovat na šesti řádech, které se v kopulaci (i námluvách) liší. V neposlední řadě jsem popsala násilnou kopulaci, kde se samec o fixaci samice pokouší, většinou úspěšně, i přes neúplný souhlas samice.

Pohlavní výběr jako takový u mnohonožek nebyl přímo zaznamenán. S větší pravděpodobností se však pářili větší a mohutnější samci. Největší evoluční tlak na samce nemá tedy přímo výběr samice, ale spíše struktura a mikrostruktura gonopodů, které k sobě mají s vulvou samice vztah jako „zámek a klíč“. Úplnou raritou v rozmnožování u mnohonožek jsou chlupule, které nepotřebují pro oplodnění přímý kontakt, ale samec pokládá sperma na vlákna, které sám produkuje.

Nahlédla jsem a velmi obecně a stroze popsala partenogenezi a post-kopulační chování samice, která klade oplozená/neoplozená vajíčka na vlhká místa od hnízd v hlíně až po vytvořená hnízda z výkalů a humusu, která ční nad povrch půdy.

Z analýzy prvků chování u jednotlivých skupin (viz. **Tabulka 1**) je patrné, že je významný nepoměr mezi počtem studií zaměřených na námluvy a morfologii převyšuje počet studií samotného páření. To se rozmáhá až v posledních letech, kdy se nám dostává možnosti lepších zobrazovacích technik. Nejvíce studovanými řády jsou Polydesmida, Spirostreptida a Julida, důvodem je dle mého názoru jejich „dostupnost“ v přírodě, u Spirostreptida je podstatným důvodem i velikost, dosahující až 20 cm. Naopak nejméně pozorovaným řádem je Polyxenida, jehož zastoupení v přírodě není tak bohaté, jako zastoupení nejvíce studovaných druhů, které výše zmiňuji. Existují však stále řády, které nejsou (nebo jsou jen velmi okrajově) prostudovány, jedním z nich je Polyzoidea (Chobotule).

Mnohonožky v mnoha ohledech stále představují možnosti studia – jak v morfologii, tak v etologii. Myslím, že pochopení základní taxonomické systematiky, obecného způsobu komunikace a kopulace je neodmyslitelná, pokud chci nadále pokračovat v jejich studiu.

9 Literatura

- ADIS J., GOLOVATCH S. I., WILCK L. & HANSEN B. (2000). On the identities of *Muyudesmus obliteratus* Kraus, 1960 versus *Poratia digitata* (Porat, 1889), with first biological observations on parthenogenetic and bisexual population (Diplopoda: Pilydesmida: Pyrgodesmidae). *Fragmenta Faunistica* **43**, 149–170
- AMBARISH CH. N. & SRITHAR K. R. (2016). Stridulation and Courship Behaviour of Four Endemic Pill-Milliedes, *Arthrosphaera* spp. (Sphaerotheriida: Arthrosphaeridae) of th Western Ghats of India. *Proceeings of the Zoological Society* **6** (1), 104–113
- AKKARI N., ENGHOFF H. & METSCHER B. D. (2015). New Dimension in Documenting New Species: High-Detail Imaging for Myriapod Taxonomy and First 3D Cybertype of a New Millipede Species (Diplopoda, Julida, Julidae). *PLoS ONE* **10** (8), e0135243
- BANERJEE B. (1973). The breeding Biology of *Polydesmus angustus* Latzel (Diplopoda: Polydesmidae). *Norwegian Journal of Entomology* **20**, 291–294
- BARNETT M. TEFLORD S. R. & VILLIERS C. (1993). Sperm displacement in a millipede? An investigation into the genital morphology of the southern African spirostreptid millipede *Orthoporus pyrhocephakus*. *Jurnal of Zoology* **231**, 511–522
- BARNETT M., & TEFLORD S. R. (1994). The timing of insemination and its implications for sperm competition in a millipede. *Animal Behavior* **48**, 482–484
- BARNETT M., TEFLORD S. R. & TIBBLES B. J. (1995). Female Mediation of Sperm Competition in the Millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Spirostreptidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36** (6), 413–419
- BARNETT M. & TEFLORD S. R. (1995). Sperm competition and the Evolution of Millipede Genitalia. *Acta Myriapodologica* **169**, 331–339
- BHAKAT S., BHAKAT A. & MUKHOPADHYAYA M. C. (1989). The reproductive biology and post-embryonic development of *Streptogonopus phipsoni* (Diplopoda: Polydesmoidea). *Pedobiologia* **33**, 37–47
- BRÖLEMANN H. W. & LICHTENSTEIN J. L. (1919). Les vulves des diplopedes. *Archives de zoologie expérimentale et générale* **58**, 173–218
- CAREY C. J. & BULL C. M. (1986). Recognition of mates in the Portuguese millipede *Ommatoiulus moreletii*. *Australian Jurnal of Zoology* **34**, 837–842
- CAUSEY N. B. (1943). Studies on the Life History and the Ecology of the Hothouse Millipede, *Orthomorpha gracilis*. *The American Midland Naturalist* **29**, 670–682
- CLEVERLY J. (2023). *Jonathan's Jungle Roadshow*. <https://jonathansjungleroadshow.co.uk/> [cit. 2023-5-21]
- COOPER M. I. (2022). *Five factors affecting copulation duration in the breeding season in forest millipedes*, <https://www.zoologicaljournal.com/> [cit. 2023-05-16]
- COOPER M. (2016). Sexual Bimaturism in the Millipede *Centrobolus Inscriptus* Attems (Spirobolida: Trigoniulidae). *Jurnal of Entomology and Zoology Studies* **4** (3), 86–87

- DEMANGE J. M. (1959). L'accouplement chez *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) avec quelques remarques sur la morphologie des gonopodes et leur fonctionnement. *Details - Bulletin de la Société entomologique de France* **64**, 198–207
- DRAGO L., FUSCO G. & MINELLI A. (2008). Non-systemic metamorphosis in male millipede appendages: long delayed, reversible effect of an early localized positional marker? *Frontiers in Zoology* **5**, 5
- ENGHOFF H. (1978). Parthenogenesis and spanadry in millipedes. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. Neue Folge* **21/22**, 73–85
- ENGHOFF H. & SHELLEY R. M. (1979). A revision of the millipede genus *Nopoiulus*. (Diplopoda, Julida: Blaniulidae). *Entomologica Scandinavica* **10**, 65–72
- ENGHOFF H. (1982). An extraordinary new genus of the millipede family Nemasomatidae (Diplopoda: Julida). *Myriapodologica*, **1** (11), 69–80
- ENGHOFF H. (1984). Revision of the millipedes genus *Choneiulus* (Diplopoda, Julida, Blaniulidae). *Zoological museum university of Copenhagen* **10** (6), 193–203
- ENGHOFF H., DOHLE W. & BLOWER J. G. (1993). Anamorphosis in millipedes (Diplopoda)—the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **109** (2), 103–234
- GARWOOD R. J. & EDGECOMBE G. D. (2011). Early Terrestrial Animals, Evolution, and Uncertainty. *Evo Edu Outreach* **4**, 489–501
- GERHARDT U. (1939). Zur Funktion der Gonopoden bei *Graphidostreptus gigas* (Peters) (Diplop. Julif.). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **19**, 430–439
- GOLOVATCH S. I. (1992). Review of the Neotropical fauna of the millipede family Fuhrmannodesmidae, with the description of four new species from near Manaus, Central Amazonia, Brazil (Diplopoda, Polydesmida). *Amazonia* **12**, 207–226
- GOLOVATCH S. I., KNAPINSKI S. & ADIS J. (2002). On the identity of the European hothouse millipede *Amphitomeus attemsi* (Shubart, 1934), with first biological observation of this partenogenetic species (Diplopoda: Polydesmida: Oniscodesmidae). *Arthropoda Selecta* **10**, 137–146
- HAACKER U. (1964). Das Paarungsverhalten des Saftkuglers *Glomeris marginata*. *Natur und Museum* **94** (7), 265–272
- HAACKER U. (1968). Stridulation bei *Loboglomeris* (Diplopoda). *Die Naturwissenschaften* **55**(12), 656–657
- HAACKER U. (1969a). Das Sexualverhalten von *Sphaerotherium dorsale* (Myriapoda, Diplopoda) *Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft* **1968**, 454–463
- HAACKER U. (1969b). An attractive Secretion in the Mating Behaviour of a Millipede. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **26**, 988–990
- HAACKER U. (1969c). Spermaübertragung von *Glomeris* (Diplopoda). *Die Naturwissenschaften* **56** (9), 1–2

- HAACKER U. (1969d). Der stridulationsapparat von *Loboglomeris* und seine funktion im sexualverhalten. *Zoologisches Institut der Teschinschen Hachschule Darmstadt, Germany*, pp. 165
- HAACKER U. (1970). Das Paarungsverhalten von *Rhinocrius padbergi* Verh. (Diplopoda, Spirobolida). *Revue du Comportement Animal* **4**, 35–39
- HAACKER U. (1971a). Trommelsignale bei Tausendfüßlern. *Die Naturwissenschaften* **58**, 59–60
- HAACKER U. (1971b). Funktion eines dorsalen Drsenkomplexes im Balzverhalten von *Chordeuma*. *Forma et functio* **4**, 162–170
- HAACKER U. (1974). Patterns of communication in courtship and mating. *Symposia od the Zoological Society of London*, **32**, 317–328
- HAACKER U. & FUCHS S. (1970). Das Paarungsverhalten von *Cylindroiulus punctatus*. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **27**, 641–648
- HALKKA R. (1958). The Live History of *Schizophyllum sabulosum*. *Annales Societis Zoologicae-Botanicae Fennicae 'Vanamo'*. Helsinki, **71**, 72
- HARZ K. (1962). Über die Paarung von Tausendfüßlern (Diplopoda). *Natur und Museum* **92**, 294–295
- HOFFMAN R. (2011). The curious genitalic structures of *Tancitaires michoacanus* (Polydesmida, Rhachodesmidae). *International Journal of Myriapodology* **5**, 27–33
- HOPKIN S. P. & READ H. (1992). *The Biology of millipedes*. Oxford University Press. London, pp. 246
- ILIĆ B. S. (2016). *Anamorfoza i polni dimorfizam balkanskog endemita* *Apfelbeckia insculpta* (L. Koch, 1867) (Diplopoda, Callipodida, Schizopetalidae). Repository of Dissertation in Serbia. https://hdl.handle.net/21.15107/rcub_nardus_7481, [cit. 2023-05-22]
- JOVANOVIĆ Z., PAVKOVIĆ-LUČIĆ S., ILIĆ B., VUJIĆ V., DUDIĆ B., MARKOV S., LUČIĆ L. & TOMIĆ V. (2017). Mating behaviour and its relationship with morphological features in the millipede *Pachyiulus hungaricus* (Karsch, 1881) (Myriapoda, Diplopoda, Julida). *Turkish Journal of Zoology*, **41** (6), 1010–1023
- KOCOUREK P., TAJOVSKÝ K. & DOLEJŠ P. (2017). *Mnohonožky České republiky*. Základní organizace Českého svazu ochránců přírody Vlašim, Vlašim, pp. 256
- KRABBE E. (1997). *The Fier Pair of Legs in Male Spirostreptidae: Their Function and Taxonomic Importance.* *Myriapod Biology*. Institut of Zoology University of Milan, Italy, **2**, pp. 456
- KUDO S., KOSHIO CH. & TANABE T. (2009). Male egg-brooding in the millipede *Yamasinaium noduligerum* (Diplopoda: Andrognathidae). *Entomological science*, **12** (3), 346–347
- MATHEWS L. P. & BULTMAN L. T. (1993). Mating behavior of a parajulid millipede, *Aniulus bollmani*. *Canadian Journal of Zoology*, **71** (11), 2297–2300
- MAURIÉS J. P. (1969). Observation sur la biologie (sexualité, périomorphose) de *Typhloblanius loriferi consoranesis* Brölemann (Diplopoda, Blaniulidae). *Annales de Spéléologie* **24** (3), 495–504

- MESIBOV R. (2019). *External anatomy of Polydesmida*, <https://www.myriapodology.org/polydesmida/> [cit. 2023-05-22]
- MINELLI A. (2015). The Myriapoda. Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy. Biology – The Myriapoda **2**, pp. 482
- MUKHOPADHYAYA M. C. & SAHA S. K. (1981). Observations on the natural population and sexual behaviour of Orthomorpha. *Pedoniologia* **21**, 357–364
- NAUMANN B., VOIGTLÄNDER K. & REIP H. (2017). The taxonomic value of the vulvae in millipedes of the family Julidae (Diplopoda). *PLOS ONE* **10** (8), e0135243
- NUR U. (1972). Diploid arrhentoky and automictic thelytoky in soft scale insect (Lecaniidae: Coccoidea: Homoptera). *Chromosoma* **39**, 381–401
- OEYEN J. P. & WESENER T. (2018). A first phylogenetic analysis of the pill millipedes of the order Glomerida, with a special assessment of mandible characters (Myriapoda, Diplopoda, Pentazonia). *Arthropod Structure & Development* **47** (2), 214–228
- PALMÉN E. (1945). The Diplopoda of eastern Fennoscandia. *Annales zoologici Societatis zoologico–botanicae Fennicae Vanamo* **13** (6), 1–53
- PETIT G. & SAHLI F. (1978). Structure fine de quelques caractères sexuels secondaires chez les Diplopedes Iulides. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **21/22**, 183–195
- RANGASWAMY H. R., GOVINDAN R. & VISWNATH B. N. (1978). Observation on the mating habit of the millipede *Chondromorpha severini* Silvestri (Diplopoda: Arthropoda). *Technical Series/University of Agricultural Sciences Hebbal* **22**, 110–112
- RANTALA M. (1970). Anamorphosis and periodomorphosis of *Proterioulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). *etin du Muséum National d'Historie Naturelle* **41** (2), 122–128
- RATH O. (1891). *Ueber die Fortpflanzung der Diplopeden (Chilognathen)*. Zoologisches Institut der Universität, Freiburg, pp. 28
- RODRIGUES J., JONES T. H., SIERWALD P., MAREK P. E., SHEAR W. A., BREWER M. S., KOCOT K. M. & BOND J. E. (2018). Step-wise evolution of complex chemical defenses in millipedes: A phylogenomic approach. *Scientific Reports* **8**, 1–10
- ROWE M. (2010). Copulation, mating system and sexual dimorphism in an Australian millipede, *Cladethosoma Clarum*. *Australian Journal of Zoology* **58**, 127–132
- SCHÖMANN K. (1956). Zur Biologie von *Polyxenus Lagurus* (1758). *Zoologisches Jahrbuch, Systematic* **84**, 195–256
- SCHUBART O. (1934). Tausendfüßler oder Myriapoda. I: Diplopoda. *Tierwelt Deutschlands* **28**, 1–318
- SEIFERT B. (1932). Anatomie und biologie des diplopeden *Strongylosoma papilles* Oliv. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **84**, 362–507
- SNIDER R. M. (1981). The reproductive biology of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda: Polydesmidae) at constant temperatures. *Pedobiologia* **22**, 354–365

- STEPHENSON J. W. (1961). The biology of *Brachydesmus superus*. *Annals and Magazine of Natural History* **13**(3), 311–319
- SUREAZ S. E., BROOKFIELD M. E., CATLOS E. J. & STÖCKLI D. F. (2017). A U-Pb zircon age constraint on the oldest-recorded air-breathing land animal. *PLOS ONE* **12** (6), e0179262
- TADLER N. (1993). Genitalia Fitting, Mating Behaviour and Possible Hybridization n Millipedes of the Genus *Craspedosoma* (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidae). *Acta Zoologica* (Stockholm) **74** (3), 215–225
- TADLER A. (1996). Functional morphology of genitalia of four species of julidan millipedes (Diplopoda: Nemasomatidae; Julidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **118**, 93–97
- TANABE T., KATAKURA H. & MAWATARI S. F. (2001). Morphological difference and reproductive isolation: morphometrics in the millipede *Parafontaria tonominea* and its allied forms. *Biological Journal of the Linnean Society* **72**, 249–264
- TANABE T. & SOTA T. (2008). Complex copulatory behavior and the proximate effect of genital and body size differences on mechanical reproductive isolation in the millipede genus *Parafontaria*. *American Naturalist* **171** (5), 692–699
- TELFORD S. R. & DANGERFIELD J. M. (1990). Sex in millipedes: Laboratory studies on sexual selection. *Journal of Biological Education* **24** (4), 233–238
- TELFORD S. R. & DANGERFIELD J. M. (1993). Mating behaviour and mate choice experiments in some tropical millipedes (Diplopoda: Spirostreptidae). *African Zoology* **28** (3), 155–160
- TELFORD S. R. & DANGERFIELD J. M. (1993). Mating Tactics in the Tropical Millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Spirostreptidae). *Behaviour* **124** (1/2), 45–56
- TELFORD S. R. & DANGERFIELD J. M. (1994). Males control the duration of copulation in the tropical millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Julida). *South African Journal of Zoology* **29** (4), 266–268
- TUF I. H. (2012). Jak rozbalit partnerku?. *Vesmír* **91**, 255–256
- VOIGTLÄNDER K. (1987). Untersuchungen zur Bionomie von *Enantiulis nanus* (Latzel, 1884) und *Allajulus occultus* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda, Julidae). *Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz* **60** (10), 1–116
- VOIGTLÄNDER K. (2000). Observations on nest construction by *Polydesmus denticulatus*. *Senckenberg Museum for naurkunde Görlitz* **72** (2), 235–237
- VUJIC V., ILIC B., JOVANOVIĆ Z., PAVKOVIĆ-LUČIĆ S., SELAKOVIĆ, S., TOMIĆ V. & LUČIĆ L. (2018). Sexual behaviour and morphological variation in the millipede *Megaphyllum bosniense* (Verhoeff, 1897). *Contributions to Zoology* **87** (3), 133–148
- WESENER T., KÖHLER J., FUCHS S. & VAN DEN SPIEGEL D. (2011). How to uncoil your partner-"mating songs" in giant pill-millipedes (Diplopoda: Sphaerotheriida). *Naturwissenschaften* **98** (11), 967–975
- WILBRAND J., LEE P., READ H. & WESENER T. (2015). A first integrative study of the identity and origins of the British Dwarf Pill Millipede populations, *Trachysphaera* cf. *lobata* (Diplopoda, Glomerida, Glomeridae). *Biodiversity Data Journal*, **3** (1), e5176

- WINKLER L, MORION M, MORROW E H. & JANICKE T. (2021). Stronger net selection on males across animals. *Elife*, **10**, e68316
- WITZEL K.-P., ZAKHAROV I. A., GORYACHEVA I. I., ADIS J. & GOLOVATCH S. I. (2003). Two partenogenetic millipede species/lines of the genus *Poratia* Cook & Cook, 1894 (Diplopoda, Polydesmida, Pyrgodesmidae) found free from *Wolbachia* bacteria. *African Invertebrates* **44**, 331C338
- WOICIESZEK J. M. & SIMMONS L. W. (2011). Male genital morphology influences paternity success in the millipede *Antichiropus variabilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65** (10), 1843–1856
- YAHATA K. & MAKIOKA T. (1997). Phylogenetic significance of the structure of adult ovary and oogenesis in a primitive chilognathan diplopod, *Hyleoglomeris japonica* Verhoeff (Glomerida, Diplopoda). *Journal of Morphology* **231**, 277–285
- ZAHNLE X. J., SIERWALD P., WARE S. & BOND J. E. (2020). Genital morphology and the mechanics of copulation in the millipede genus *Pseudopolydesmus* (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae). *Arthropod Structure & Development* **54**, 100913