

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Role samčích externích žláz v reprodukčním chování hmyzu
The role of male external glands in sexual behaviour of insect

Bakalářská práce

Tomáš Dvořák

Školitelka: Mgr. Zuzana Varadínová

Praha, 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 13. 8. 2015

Tomáš Dvořák

Poděkování: V první řadě bych chtěl poděkovat své školitelce Zuzaně Varadínové za vedení práce a poskytnutí užitečných rad a klíčových článků. Dále bych chtěl poděkovat Michaelu Kotykovi za věcné připomínky k práci. Velký dík patří zajisté i mé přítelkyni a rodičům za podporu a toleranci při psaní práce.

Abstrakt

Na povrchu těla samců některých řádů hmyzu se vyskytují žlázy, o které se samice zajímá během námluv či kopulace. Může je palpovat svými makadly, nebo se přímo krmit na jejich výměšku. Moje práce se zabývá popisem výskytu těchto žláz u celkem pěti řádů hmyzu, u nichž byly dosud zaznamenány a to sice řády: Zygentoma, Zoraptera, Coleoptera a především Orthoptera a Blattodea. V úvodu stručně popisují jejich histologii, morfologii a ontogenezi. Hlavní náplň práce se však zabývá popisem jejich funkcí z hlediska etologického a ekologického. Tyto žlázy mají celkem čtyři základní funkce. Mohou sloužit k navedení samice do správné polohy a udržení v ní, což umožní samci, aby samici bezpečně zachytil genitáliemi. Další funkcí je prodloužení kopulace, což umožní samci přenos většího množství spermií. Žlázy mohou také samici poskytovat nutričně hodnotný výměšek, čímž samec přímo zvyšuje její fitness. Poslední funkcí je prosté dokazování zdatnosti samce, který produkcí výměšku demonstruje svoji dobrou kondici. Přesné odhalení funkcí žláz je mnohdy nejasné a často se funkce překrývají.

Klíčová slova: žlázy, externí, tergální, metanotální, dárek, námluvy, páření, samčí investice, zdatnost

Abstract

The body of some insect's males is covered by glands, which females are interested in during or after courtship and copulation. Female can palpate these glands or feed on their secretion. My bachelor thesis describes these glands in five orders of insect, where they are known: Zygentoma, Zoraptera, Coleoptera and especially Orthoptera and Blattodea. In the introduction I describe briefly their histology, morphology and ontogeny. But the main part of the work deals with their ethological and ecological function. These glands have four main functions. They can serve to maneuver female into proper position and allow the male to clasp her genitalia. Another function is prolonging of copulation, which enables the male to transfer more sperm. Glands can also provide nutritious secret, through it the male directly affects the female fitness. The last function is simple signal of male quality, which through the production of secret demonstrates his good condition. The role of the glands is often uncertain and their functions are often overlapping.

Key words: glands, external, tergal, metanotal, nuptial gift, courtship, mating, male investment, fitness

Obsah:

1.	Úvod.....	1
2.	Histologie, morfologie a ontogeneze externích žláz.....	2
3.	Zygentoma.....	5
4.	Zoraptera	6
5.	Orthoptera.....	8
5.1	Gryllidae.....	8
5.1.1	Hapithinae	8
5.1.2	Nemobiinae	8
5.1.3	Oecanthinae	9
5.1.4	Phalangopsinae	11
5.1.5	Podoscirtinae.....	12
5.1.6	Ostatní podčeledi	13
5.2	Rhaphidophoridae	13
5.3	Tettigoniidae.....	14
6.	Blattodea.....	15
6.1	Corydiidae	16
6.2	Nocticolidae	16
6.3	Blattidae	17
6.4	Lamproblattidae, Anaplectidae, Tryonicidae, Cryptocercidae	17
6.5	Ectobiidae.....	18
6.6	Blaberidae.....	19
6.6.1	Blaberinae	19
6.6.2	Oxyhaloinae.....	20
7.	Coleoptera	22
7.1	Pyrochroidae.....	22
7.2	Anthacidae.....	23
8.	Diskuze.....	24
8.1	Evoluční a jiné trendy.....	26
9.	Závěr	28
10.	Použitá literatura	29

1. Úvod

Chemická komunikace hraje u hmyzu přední roli. Hmyzí tělo je pokryto množstvím rozličných žláz, jejichž produkty mohou sloužit například k obraně, přilákání partnera z větší vzdálenosti, nalezení cesty do hnízda a obecně ke komunikaci, což bylo studováno převážně u sociálního hmyzu. V neposlední řadě hrají produkty žláz roli při námluvách a kopulaci (Chapman 2013). U samců mnoha druhů se vyskytují žlázy na různých částech těla, především na dorzální straně abdomenu a thoraxu, které samice ve fázi námluv nebo samotného páření vyhledává a v některých případech se prokazatelně krmí na jejich výměšcích. Tyto žlázy a jejich funkce byly vždy poněkud přehlíženy. Co se žláz hrajících roli při rozmnožování a jejich produktů týče, pozornost byla mnohem častěji věnována spermatophylaxům, bílkovinným „balíčkům“, které samec během páření předává samici jako dárek (nuptial gift) společně se spermatoforem. I v tomto případě jde o produkty exokrinních žláz, nejde však již o žlázy externí (Vahed 1998). Existuje jen nemnoho prací, které by se výskytem a funkcemi externích žláz podrobněji zabývaly, přitom je na těchto žlázách mnoho zajímavého a dosud netušeného k objevování.

Z důvodu malého množství komplexnějších a podrobnějších zdrojů, které by tyto žlázy zpracovávaly v celé jejich šíři od morfologie, histologie, ontogeneze a složení jejich výměšků přes funkci až po evoluční trendy, se tato práce bude zabývat především popisem případových studií, kde bylo u nějakého druhu krmení na žlázách zaznamenáno, skládáním útržků z článků, které se žlázami primárně nezabývají, nebo se zabývají jen některými jejich aspekty a snahou vytvořit nějaký ucelenější přehled. Důraz bude kladen spíše na etologické hledisko, než na prostý morfologický popis umístění a struktury žláz. V závěru práce budou výskyt a veškeré zjištěné aspekty těchto žláz zobecněny a diskutovány. Pokusím se i nastínit některé evoluční trendy.

Externí žlázy samců, které samice palpuje, nebo se krmí na jejich výměšcích během námluv a páření, byly nalezeny celkem u pěti řádů hmyzu a to sice Zygentoma (Mills 1940), Coleoptera (Eisner et al. 1996a), Zoraptera (Choe 1995), Orthoptera (Alexander a Brown 1963) a Blattodea (Roth 1969). U prvních třech jmenovaných je výskyt spíše sporadický. Většinová pozornost bude tedy věnována zbývajícím dvěma řádům. Určení aktuálních platných rodových a druhových jmen a zařazení druhů do čeledí či podčeledí u řádů Orthoptera a Blattodea bylo provedeno na základě internetových databází (2014) a Eades et al. (2015). Vyšší systematika řádů Blattodea a především Orthoptera stále není plně vyjasněna, což stěžuje možné evoluční interpretace.

2. Histologie, morfologie a ontogeneze externích žláz

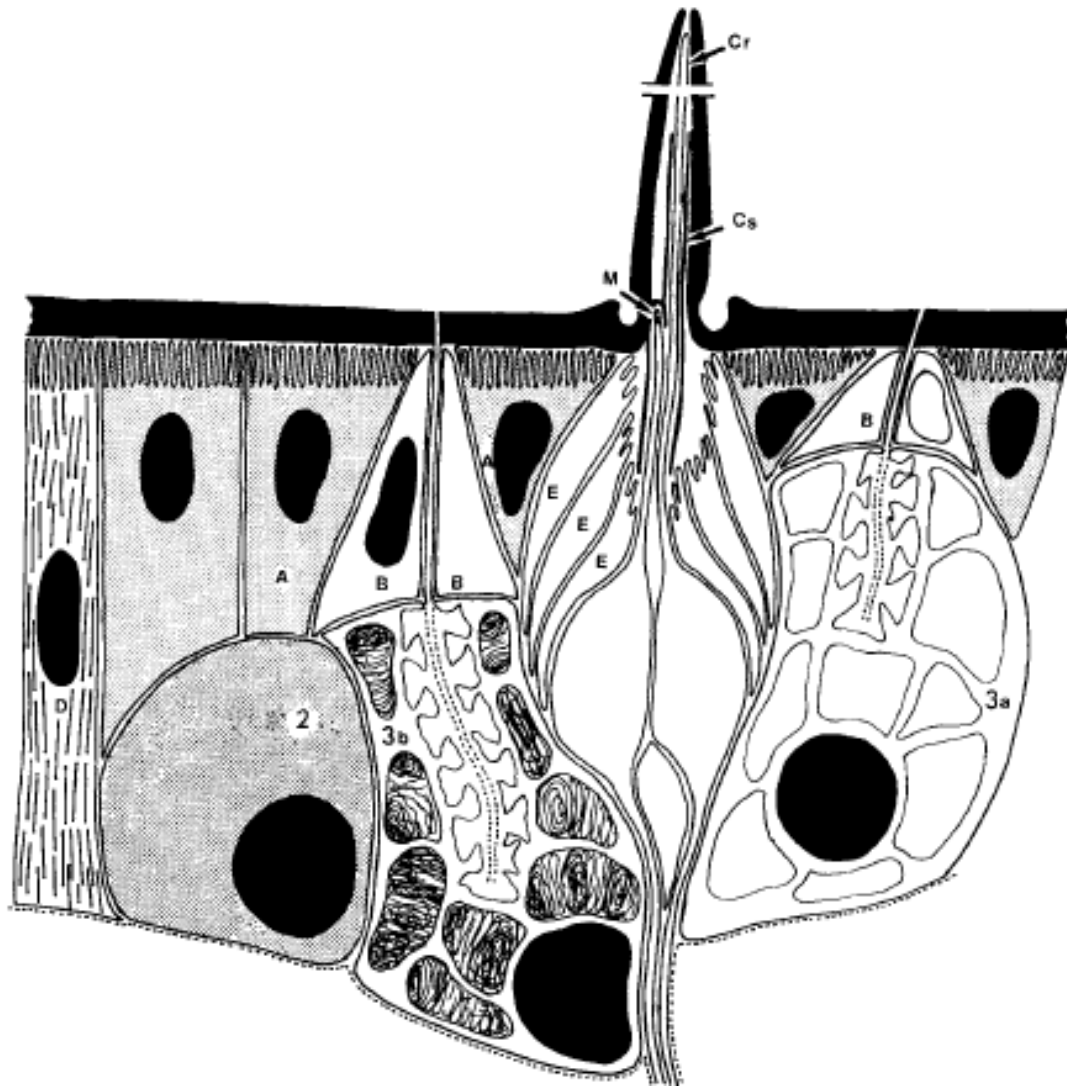
Buňky žláz jsou v principu stejné v celé hmyzí říši. Všechny jsou odvozené z epidermálních buněk a rozlišujeme tři základní typy. Typ 1 jsou málo modifikované buňky, které leží těsně pod kutikulou a podílí se na její produkci. V některých případech produkují i feromony. Nemají však žádné vývodní kanálky a produkované feromony se dostávají do vnějšího prostředí skrz mikropóry v kutikule. U samčích externích žláz hrajících roli v námluvách a kopulaci však tyto buňky nejspíš žádnou významnou roli nemají. Pod typem 2 se skrývají velké žlázové buňky, které jsou uloženy hluboko v pokožce bez vývodních kanálků či kontaktu s povrchem těla. V pravém slova smyslu se vyskytují pouze u řádu Isoptera. Jsou však velmi podobné oenocytům a někdy jsou dohromady popisovány jako jeden typ. Svého obsahu se zbavují pravděpodobně exocytózou. Uvolněný obsah pak může směřovat směrem k povrchu těla a ven nebo naopak dovnitř a hemolymfou je roznesen do těla. Typ 3 zahrnuje buňky nejlépe uzpůsobené sekreci, často doplněné o další podpůrné buňky. Samotná sekreční buňka obsahuje velké množství vakuol a její produkty jsou odváděny na povrch těla kanálkem, který je vytvářen specializovanými buňkami (King 1982; Brossut a Roth 1977; Sreng 1979). Brossut a Roth (1977) dále rozlišují dva podtypy buněk typu 3. Buňky podtypu 3a jsou vyplněny vakuolami, které jsou při pohledu elektronovým mikroskopem transparentní. Podtyp 3b má vakuoly vyplněny hustým myeloidním sekretem, který se skládá převážně z glykoproteinů. Se žlázami je asociován ještě jeden typ podpůrných buněk. Ty jsou vyplněny mikrotubuly a jsou z jedné strany přichyceny na basální membráně a ze strany druhé na vnitřní straně kutikuly. Základní typy buněk, které jsou asociovány se žlázami, ukazuje obrázek 1. Dále Brossut a Roth (1977) uvádí skutečnost, že v tergálních žlázách švábů, které hrají roli v rozmnožování, se vyskytují minimálně dva typy buněk z typů 2, 3a, 3b. Zatímco ve žlázách, které rozmnožovací funkci nemají, se nachází typ buněk pouze jeden.

Žlázy, které souvisí s rozmnožováním, se objevují až po dosažení dospělosti, i když jejich vývoj začíná nedlouho před posledním svlekem a trvá minimálně tři až čtyři dny po svleku, než dosáhnou plné funkce (Roth a Dateo 1966). Při maturaci buněk typu 3 se uplatňuje apoptóza, kdy dojde k odumření ciliární buňky, která zpočátku prorůstá budoucí buňkou žlázy. Z této buňky se pak následně vyvíjí kanálek, kterým je buňka žlázy spojena s povrchem kutikuly. (Sreng 1979, 1998, 2006). Apoptóze mohou podlehnout i další podpůrné buňky (King 1982). Maturace žlázových buněk je řízena mimo jiné juvenilním hormonem (Sreng et al. 1999). Něco více o ontogenetickém vývoji žláz by mohla také

napovědět práce Saltzmana (2006), kde byli subadultní samci švába druhu *Blatella germanica* ošetřeni analogem juvenilního feromonu, který už u takto starých nymf nezabránil poslednímu svleku, ale zabrzdil vývoj některých struktur, zde konkrétně tergálních žláz. Nedošlo ale k jejich úplné absenci, byly jen méně vyvinuté a produkovaly méně sekretu. To ukazuje, že vývoj tergálních žláz by nemusel být vázán až na dobu těsně před dospělostí, ale mohl by započít už dříve v nižších nymfálních instarech. Je tu ovšem mnoho neznámých, tudíž se nedá nic tvrdit s jistotou.

Před nástupem elektronové mikroskopie nebylo mnohdy možné žlázy ani nalézt a jediný způsob, jakým o sobě žlázy dávaly vědět, byly nápadné modifikace na povrchu těla. Vývody žláz jsou často spojeny s výskytem sít a senzil (Roth 1969), které mohou mít mechanoreceptivní nebo chemoreceptivní funkci (Brossut a Roth 1977), ale též mohou sloužit přímo k zachycování a shromažďování produktů žláz (Roth 1969). Další způsoby propagace žláz mohou být různé prohlubně, rýhy, nebo naopak hrboly a vybouleniny. Prohlubně mnohdy slouží jako rezervoár jejich produktů, na kterém se pak může samice při námluvách krmít (Nojima et al. 1999a; Hancock 1905; Brossut a Roth 1977). U švába druhu *Leucophaea maderae* byla přímo pozorována produkce kapky sekretu, kterou samice následně zkonsumovala (Roth a Barth 1967). Jsou známy i případy, kdy je rezervoár sekretu pod kutikulou a tu samička musí nejdříve prokousnout (Prado 2006; Mays 1971; Fedorka a Mousseau 2002). V některých případech se ovšem žlázy na první pohled nijak neprojevují. Pouze pod skenovacím elektronovým mikroskopem lze spatřit otvory v kutikule. V místech zvýšené hustoty těchto otvorů lze předpokládat výskyt žláz (Sreng 1984). I když už před použitím elektronového mikroskopu někteří autoři předpokládali výskyt žláz bez přítomnosti viditelných modifikací. K této myšlence je dovedlo například specifické chování samice švába druhu *Nauphoeta cinerea*, která se krmila na dorzální straně samčího abdomenu podobně, jak je tomu u druhů s viditelnými modifikacemi (Roth a Dateo 1966).

Chemické složení produktů žláz je velmi různorodé. Od oligosacharidů, glykoproteinů, proteinů, mastných kyselin až po alkoholy (Kugimiya et al. 2003; Korchi et al. 1998; Cornette et al. 2001). U švábů se sekret tergálních žláz obecně skládá z dvou komponentů. Feromonů, které účinkují na krátkou vzdálenost a z látek, na kterých se samice krmí (Brossut et al. 1975). Konkrétní případy, kde byla chemická skladba zjištěna, jsou uvedeny u jednotlivých skupin.



Obr 1: Průřez povrchem těla hmyzu, ukazující základní typy buněk asociovaných se žlázami. A – běžná pokožková buňka secernující kutikulu typu 1, B – podpůrné buňky vývodních kanálků žláz, D – pomocná buňka vyplněná mikrotubuly, E – buňky asociované se senzily, 2 – žlázná buňka typu 2, 3a – žlázná buňka typu 3a, 3b – žlázná buňka typu 3b (zdroj: Brossut a Roth 1977).

3. Zygentoma

Tato bazální linie apterního hmyzu je zde zmíněna jen pro kompletnost. O žlázách rybenek se neví prakticky nic. U druhu *Nicoletia tergata* byla však Millsem (1940) na čtvrtém abdominálním tergitu objevena struktura, kterou Alexander a Brown (1963) považují za žlázu, která hraje roli v rozmnožování, podobně jako u rovnokřídlých či švábů.

4. Zoraptera

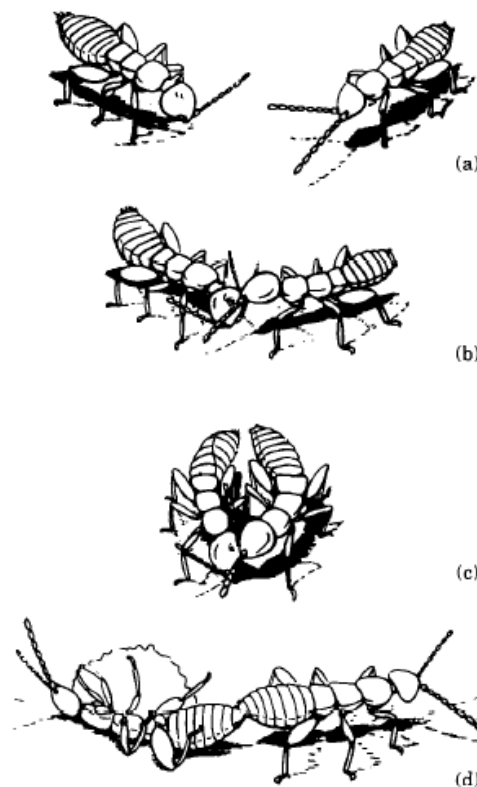
Drobnělky jsou nepočtený řád hmyzu, který byl objeven teprve poměrně nedávno a to v roce 1913 (Silvestri 1913). Jsou rozšířeny převážně v tropech a subtropích celého světa kromě Austrálie. Některé druhy zasahují i severněji do Severní Ameriky a Tibetu. Jedná se o drobný, několik milimetrů dlouhý hmyz, žijící v koloniích pod kůrou a hnijícím dřevem (Beutel a Weide 2005; Choe 1994; Gurney 1938). Kolonie jsou složeny ze samců, samic a nymf různého stáří. Samci bývají méně početní než samice. Mezi samci je ustanovena lineární hierarchie a dominantnější samci si kolem sebe udržují harém samic, což je věc u hmyzu ne příliš obvyklá. Dominantní samec, který je obvykle ten největší, se páří až se 70 % samic. Samci se zkouší pářit téměř konstantně (Choe 1994). Následný popis námluv a páření se týká druhu *Zorotypus barberi* tak, jak ho popsal ve své práci Choe (1995).

Námluvy začínají ve chvíli, kdy se samec přiblíží k samici a začne ji intenzivně hladit tykadly. Pokud je samice ochotná se pářit, neodejde a začne též vibrovat tykadly. Následuje typická sekvence prekopulačního chování. Nejprve samec skloní hlavu a pomalu se přibližuje k samici. Během toho se mu rytmicky vybouluje krk. Pokud se samice rozhodne v námluvách pokračovat, přistoupí blíže k samci, který z cefalické žlázy uvolní kapku tekutiny. Samice se následně na výměšku žlázy krmí. Jakmile samice celou kapku výměšku zkonsumuje, samec se začne otáčet (přičemž samice stále palpuje vyústění žlázy) a svými genitáliemi se snaží zachytit genitálie samice. Jakmile se mu to povede a dojde ke spojení, přestane samici nabízet výměšky svých cefalických žláz, otočí zbytek těla a převrátí se na záda. Názorně je celý proces vidět na obrázku 2.

Kopulace trvá obvykle necelou minutu. U druhu *Zorotypus barberi* dochází ke kopulaci opakovaně. Před každou kopulací se celý proces námluv, včetně exkrece kapky z cefalické žlázy samce, opakuje. Samice může znovu kopulovat se stejným samcem, nebo se samcem jiným. Bylo také prokázáno, že více než třikrát opakovaná kopulace zvyšuje počet nakladených vajíček. Při pozorováních jen málokdy došlo k úspěšnému páření. K přerušení dochází během námluv i během samotné kopulace. Jako esenciální se ukázala nutnost prezentace tekutiny z cefalické žlázy samce. Pokud byla tato žláza experimentálně zablokována, nikdy nedošlo k úspěšnému páření. Námluvy byly přerušeny ve chvíli, kdy se samička nedočkala výměšku, který by mohla zkonsumovat a odkráčela pryč (Choe 1995). Přesný účel extraktu ze samčí cefalické žlázy a jeho chemické složení není známý. Dle Choeho (1995) jde o dar samce samici (nuptial gift), kterým dokazuje svoji zdatnost a možná jí i zvyšuje její fitness. Choe dále diskutuje, proč se někdy samice páří se stejným samcem

vícekrát a jindy se samci různými. Dle něj samice musí odhadnout, zda je samec dost zdatný a má smysl s ním vícekrát kopulovat a tím od něj získat více darů, nebo zda se jí vyplatí vynaložit čas a energii na hledání jiného samce.

Výše popsaný způsob kopulace a přítomnost cefalické žlázy se týká pouze druhu *Zorotypus barberi*. U ostatních druhů, jejichž rozmnožovací chování bylo doposud, i když velmi povrchně, zkoumáno, se cefalické žlázy pravděpodobně nevyskytují a průběh námluv a kopulace je rozdílný. Významným rozdílem u těchto druhů bez žláz je absence opakované kopulace a páření u nich trvá řádově desítky minut (Dallai et al. 2013; Engel a Grimaldi 2002). Pouze u druhu *Zorotypus hubbardi* byla nalezena žláza neznámé funkce umístěná na krku (Beutel a Weide 2005). Také kopulace tohoto druhu je nápadně krátká (1-2 minuty). Bohužel byla pozorována pouze fragmentárně bez prekopulačního chování (Gurney 1938). Je tedy možné, že by tato žláza mohla mít podobnou funkci jako cefalická žláza druhu *Zorotypus barberi*.



Obr 2: Fáze námluv a kopulace *Zorotypus barberi* (vlevo samec, vpravo samice): a) přibližování samce, b) krmení samice na cefalické žláze samce, c) pokus samce zachytit genitálie samice, d) finální pářící pozice (zdroj: Choe 1995).

5. Orthoptera

Rovnokřídlí jsou řád hmyzu, jehož rozmnožovací chování je velmi specifické a v mnohém unikátní. Samci většiny druhů lákají samičky na delší vzdálenost pomocí stridulace. Při samotné kopulaci se také často uplatňuje předávání spermatoforu s přídatkem na bílkoviny bohatého spermatophylaxu samici (Vahed 1994; Gwynne 1995). Svou roli samozřejmě hrají u mnohých druhů i externí žlázy, které u rovnokřídlých dosáhly největší diverzity co do umístění a to obzvláště u čeledi Gryllidae (Vahed 1998). Jisté zmínky o žlázách jsou i u čeledi Tettigoniidae a Rhaphidophoridae (Brossut a Roth 1977; Gurney 1947; Alexander a Brown 1963). U sarančat (podřád Caelifera) se žádné externí žlázy, které by souvisely s rozmnožováním, nejspíše nevyskytují. Bude následovat popis žláz a jejich funkce u čeledí a podčeledí, kde byl jejich výskyt doložen.

5.1 Gryllidae

5.1.1 Hapithinae

Samci druhu *Hapithus agitator* se chovají poněkud netradičně. Samici k sobě nelákají stridulací, ale aktivně ji vyhledávají. Po nalezení se jedinci navzájem kontaktují tykadly. Pokud samice na samce nereaguje, samec ji pronásleduje. V případě, že je samice ochotná se pářit, dochází k výlezu samice na samcův abdomen, zatímco má samec zvednutý tegminy. Poté samice začne palповat metanotální žlázu samce, nebo se krmit na jejím výměšku. U tohoto druhu se vyskytuje jedna unikátní věc a to sice, že samice po chvíli palповání žlázy začne samci tegminy okusovat (Alexander a Otte 1967a). Přesto, že se u tohoto druhu metanotální žláza prokazatelně vyskytuje, nebyla při dřívějších popisech jeho chování nalezena (Alexander 1962).

5.1.2 Nemobiinae

Tato podčeleď je na rozdíl od jiných podčeledí cvrčků mnohem diverzifikovanější, co se způsobu námluv týče, ale pouze u rodu *Pteronemobius* a druhu *Nemobius sylvestris* a se při námluvách uplatňují externí žlázy (Mays 1971; Fulton 1931).

Námluvy druhu *Nemobius sylvestris* jsou komplexní a dochází při nich k přenosu dvou typů spermatoforů, mikrospermatoforu a makrospermatoforu. Mezi přenosy spermatoforů samice v některých případech krátce palповe žlázy na samčích krytkách. Žlázy nejsou pro úspěšné páření esenciální, ale po jejich experimentálním zakrytí se úspěšnost páření snížila oproti kontrole zhruba na polovinu (Prokop a Maxwell 2008). Samice se také v tomto případě

snažila žlázy najít mnohem usilovněji. O přímém efektu žláz na fitness samice nejsou žádné doklady. Dle autorů by mohly ale mít pro samici jakousi ujišťovací funkci, ukazující, že páření probíhá jak má. To by vysvětlovalo jejich zvýšenou snahu je najít, když byly zalepeny (Prokop a Maxwell 2008).

Rod *Petronemobius* má žlázy vyskytující se ve vskutku podivné formě. Jsou to duté trny na holeních zadních nohou naplněné sekretem, které samice během přenosu spermatoforu okusuje. Zde nejspíše toto okusování žláz zaměstnává samici a umožňuje samci klidný přenos spermatoforu a udržení samice v blízkosti (Mays 1971). Podle recentnější práce tyto trny obsahují hlavně hemolymfu a doba, po jakou se o ně samice zajímá, pozitivně koreluje s velikostí samce. Větší samci, kteří samici poskytují větší množství sekretu z trnů, se páří déle, předají samici více spermií a jsou tedy úspěšnější. Je nutno ještě podotknout, že trny samice samci neokouše úplně a samec se může i s okousanými trny dále úspěšně pářit (Fedorka a Mousseau 2002). V porovnání s jinými druhy podčeledi Nemobiinae dochází u výše zmíněných druhů k přenosu menšího množství spermatoforů. Je tedy pravděpodobné, že existence externích žláz zde obecně usnadňuje námluvy a zvyšuje jejich úspěšnost (Mays 1971).

5.1.3 Oecanthinae

Pro zástupce této podčeledi je typická nápadná žláza, kterou mají samci umístěnou na dorzální straně metanota. Poprvé ji popsal u druhu *Oecanthus fasciatus* Hancock (1905), proto je někdy označována i jako Hancockova žláza. Žláza se jeví jako prohlubenina obklopená sítami. Podrobnější morfologický a histologický popis této žlázy u druhu *Oecanthus pellucens* provedl Engelhardt (1914). Metanotální žláza byla dosud nalezena u všech zkoumaných druhů podčeledi Oecanthinae a díky její velikosti a nápadnosti ji lze použít i pro taxonomické účely. (Walker a Gurney 1967). Vzhledem k morfologické a ekologické uniformitě tří ze šesti rodů této podčeledi, které byly dobře prozkoumány, lze očekávat, že následný popis námluv bude víceméně společný pro všechny druhy těchto rodů (Walker 1962, 1963; Walker a Gurney 1967). Další tři rody se vyskytují na Havaji a jsou poněkud odlišné. Není o nich však příliš známo. Byla u nich ale zaznamenána tendence k redukci křídel a metanotální žlázy. (Brown 1999; Otte 1992).

Námluvy začínají jako u většiny rovnokřídlých přilákáním samice samcem z dálky pomocí proklamační stridulace. Poté, co se samice dostane blízko k samci, začne se samec k samici natáčet zády, natřásat se a vydávat jiný typ stridulace, namlouvací stridulaci (Kočárek et al. 2013), čímž stimuluje samici k páření. Ta začne vylézat na jeho abdomen pod

jeho zvednuté tegminy (zadní křídla zůstávají složená na abdomenu). Během vylézání palpuje svými maxilami dorzální stranu samcova abdomenu, dokud se nedostane k výstupu metanotální žlázy. Po jejím dosažení se přestane pohybovat a krmí se na jejím výměšku, jak ukazuje obrázek 3 (Hancock 1905; Jensen 1909; Houghton 1909). Během toho jí samec uchopí svými genitáliemi a předá jí spermatofor. Akt samotné kopulace trvá velmi krátce, po dobu maximálně několika vteřin. Samice se po předání spermatoforu po dobu až několika desítek minut na samcově metanotální žláze dále krmí. Po uplynutí této doby sleze ze samcova abdomenu a zkonzumuje zbytky spermatoforu. Celý proces páření je tedy v režii samice, která se rozhoduje, kdy se přestane krmit na metanotální žláze. (Brown a Kuns 2000; Brown 1997a; Walker a Gurney 1967) .

Metanotální žláza u podčeledi Oecanthinae zjevně hraje roli ve dvou fázích námluv a páření. Během prekopulačního chování nejspíše slouží k tomu, aby samec dostal samici do správné pozice a mohl jí předat spermatofor (Brown 1999; Walker a Gurney 1967). Její funkce v postkopulačním chování se zdá být ještě zajímavější. Jak již bylo řečeno, samice po ukončení krmení na metanotální žláze zkonzumuje spermatofor, čímž přeruší transport spermií ze spermatoforu do její spermatéky. Doba, po jakou si samice spermatofor ponechá, přímo koreluje s množstvím přenesených spermií (Brown 1997a). Brown dále ve své práci zjistil, že doba, po kterou se samice na metanotální žláze krmí, pozitivně koreluje s množstvím celkově vyprodukovaných vajíček a také prodlužuje dobu, po kterou vajíčka během svého života produkuje. To vše popsal u druhu *Oecanthus nigricornis*.

U tohoto druhu byl dále popsán i vliv opakované kopulace. Důvod k opakované kopulaci je potřeba dodatečného přísunu spermií k oplodnění vajíček. Také se ale zjistilo, že samička kopuluje častěji, pokud je hůře živěná. To podporuje teorii, že metanotální žláza samce poskytuje samici nutričně hodnotný výměšek (Brown 1997b). Tu podporuje i pozdější práce Browna (2011). Se vzrůstající dobou krmení vzrůstal v samici obsah bílkovin, které se původně nacházely v samci. Samice krmené chudou stravou přijímaly bílkoviny od samce mnohem intenzivněji a dobře krmení samci byli schopni poskytnout více bílkovin. Další práce popisuje vliv délky krmení a opakované kopulace (Brown a Kuns 2000). V prekopulačním chování nenastaly při opakované kopulaci u samců ani samic žádné změny. Rozdíl byl až v době postkopulačního krmení se na metanotální žláze. Doba, po kterou se samice krmila na metanotální žláze samce, klesala s počtem páření, které samec absolvoval. Zatímco samice, která se pářila vícekrát, se na žláze krmila déle. Brown a Kuns (2000) podávají tato možná vysvětlení:

Nejpravděpodobnější důvod zkrácení doby krmení u samců je to, že nedokáží tak rychle obnovit obsah metanotální žlázy. Dalším důvodem může být snaha samců šetřit zdroji. Pokud se už několikrát úspěšně spáří, mohou očekávat, že se spáří zas a nemusí vynakládat takové úsilí na udržení samičky. Diskutuje se i vliv stárnutí samců mezi experimenty. Starší samci nemusí být schopni tak efektivně obsah žlázy obnovovat a celkově mohou být pro samici méně atraktivní. Prodloužení doby krmení u samic nejspíše souvisí se stárnutím a tím spojenou snižující se efektivitou organismu a zvyšující se potřebou doplňovat spermiie a živiny. Objevila se i myšlenka, že sekret metanotálních žláz je druhově specifický a pomáhá samici rozlišit, zda se páří se stejným druhem (Walker 1963).



Obr 3: Páříci pozice, která je typická pro mnohé podčeledi cvrčků, kdy se samice nachází na dorzální straně abdomenu samce pod jeho zvednutými tegminami a krmí se na výměšku jeho metanotální žlázy. Zde je konkrétně zástupce rodu *Oecanthus* (zdroj: <https://en.wikipedia.org>).

5.1.4 Phalangopsinae

Z důvodu tropického rozšíření se této podčeledi nedostalo příliš pozornosti. Morfologicky byly metanotální žlázy popsány u několika druhů rodu *Eidmanacris* (Mesa et al. 1998; Desutter-Grandcolas 1995) a je možné je využít při jejich určování (Prado a Fontanetti 2005).

U druhu *Eidmanacris corumbatai* se však podařilo popsat i páření. Jedná se o druh, který ztratil schopnost stridulace. Samec tedy na blízkou vzdálenost komunikuje se samicí pomocí bubnování předními nohama o podklad a také pomocí tykadel, která má tento druh enormně dlouhá. Po nějaké době bubnování a antenálního kontaktu se samec k samici otočí zády a nadzvedne tegminy, čímž exponuje svou metanotální žlázu. Samice ji palpuje nejprve tykadly a následně začne vylézat na samcův abdomen. Po dosažení metanotální žlázy se na ní začne krmit. Krmení ve zdokumentovaném případě trvalo 5 minut, během kterých samec samici předal spermatofor. Následně samice slezla ze samcova abdomenu. Pár však ještě hodinu zůstal spojen genitáliemi v end-to-end pozici (zády k sobě). Při detailním zkoumání žlázy pod skenovacím elektronovým mikroskopem bylo objeveno, že se žláza skládá ze dvou výstupků, které jsou obklopeny sítěmi. Výstupky u samců, kteří se pářili, byly prokousnuté. Samice se tedy pravděpodobně na těchto žlázách a jejich výměšcích krmí. Obsah žlázy je neznámý a není jisté, zda jím samec pouze prezentuje svoji zdatnost, nebo sekret nějak přímo ovlivňuje fitness samice (Prado 2006). Vzhledem k tomu, že samice začala na samcův abdomen vylézat teprve po zvednutí tegmin a exponování žláz, a že tyto žlázy nejprve palpovala tykadly, je možné, že výměšek žláz funguje i jako feromon stimulující samici k páření (Prado 2006).

Dalším druhem, u kterého jsem našel zmínku o průběhu páření je druh *Vanzoliniellas ambophila*. Zde opět samec zvedá křídla a exponuje žlázy na metanotu, které samice po výlezu na jeho abdomen palpuje, nebo se na nich krmí. Na rozdíl od druhu *Eidmanacris corumbatai* ale krmení trvá po celou dobu páření, to jest necelou hodinu (Mello a Reis 1994).

Existuje tu tedy jistá podobnost s rodem *Oecanthus*.

5.1.5 Podoscirtinae

Jediným doposud lépe studovaným druhem je druh *Truljalia hibinonis*. Zde se samička během kopulace také krmí na metanotální žláze samce. Byl studován efekt množství zkonsumovaného metanotálního sekretu na fekunditu samic. Vyšší množství zkonsumovaného sekretu neovlivňovalo celkovou plodnost samic, ovšem zvýšil se počet vajíček nakladených v prvních třiceti dnech po spáření (Ono et al. 2004). Což může u krátkce žijícího hmyzu znamenat značnou výhodu. Nekompletně bylo pozorováno i páření druhu *Tafalisca lurida*, kde se samice během vylézání na samcův abdomen palpovala jeho metanotum. Zda za tímto zájmem stály nějaké žlázy, se však neví (Alexander a Otte 1967b). Nalezl jsem i zmínku o žlázách na tegminách (podobné, jako má druh *Nemobius sylvestris*) u rodů *Adenopterus* a *Archenopterus* (Otte 1992; Vahed 1998).

5.1.6. Ostatní podčeledi

U studovaného druhu *Adelosgryllus rubricephalus* podčeledi Paragryllinae nebyly sice žádné externí žlázy nalezeny, celkový průběh námluv a kopulace tohoto druhu jsou ale specifické pro druhy, u nichž se žlázy vyskytují (Alexander a Otte 1967b). Samice typicky vylézá na samcův abdomen, přičemž samec má zvednuté tegminy, to ale může být vysvětleno tím, že jimi během námluv striduluje (Zefa et al. 2008). Je tu i možnost, že žlázy jsou velmi nenápadné, případně nedávno zanikly a chování je ritualizované. Roli zde mohou hrát i samotná křídla. Více se této možnosti budu věnovat v diskuzi u švábů. Na muzejním materiálu samců některých druhů podčeledi Pentacentrinae byly nalezeny velké dorzální žlázy. Je tedy možné, že samice u těchto druhů při páření též vylézají na abdomen samce a o tyto žlázy se zajímají (Alexander a Otte 1967a). Kvůli naprostému nedostatku informací tuto podčeleď neuvádím zvlášť. Je na místě jmenovat i podčeledě Eneopterinae (Otte 1992; Robillard a Desutter-Grandcolas 2004), Pteroplistinae (Otte 1992), Luzarinae (Alexander a Otte 1967b), Gryllomorphinae (Boldyrev 1928) a Gryllinae (Vahed 1998; Alexander a Otte 1967b), kde byly metanotální žlázy popsány. Nebyla ovšem popsáno páření, ani nijak ověřována jejich funkce, tudíž je opět kvůli nedostatku informací podrobněji nerozvádím.

5.2 Rhabdophoridae

Jedná se o podčeleď nenápadně žijících, často jeskynních druhů, přičemž u mnohých se na dorzální straně abdomenu nachází rozličné žlázy. Popis se však dosud týkal především jejich morfologie. O funkci těchto žláz není příliš známo. Seliškar (1923) uvažuje nad jejich možnou rolí při rozmnožování. Žlázy se nachází obvykle na intersegmentální membráně. Byly popsány u rodů *Tachicines*, *Ceuthophilus* (Packard 1895), *Hadenoecus* (Garman 1891) a *Troglophilus* (Seliškar 1923). Gurney (1947) popsal u druhu *Pristoceuthophilus sargentae* podivný vejčitý útvar na 4. tergitu, který považuje za žlázu.

Teprve nedávno byl lépe zkoumán efekt těchto žláz na chování druhu *Troglophilus neglectus*. Jejich význam při rozmnožování se nepotvrdil. Žlázy byly spíše používány při antagonistickém chování samců (Stritih 2013). Žlázy tohoto druhu se dočkaly i chemického rozboru. Byl v nich nalezen 5-methyl-2-phenyl-2-hexenal. Ten byl následně syntetizován a byl vyzkoušen jeho účinek na samce, samice i nymfy výše zmíněného druhu. Bez nějakého znatelného výsledku, který by spouštěl nějaké chování (Raspotnig et al. 1998). Velký rozvoj žláz je ale vzhledem k jejich skrytému způsobu života a neschopnosti stridulace u této skupiny očekávatelný. Chemická komunikace je pak v takovém případě velmi užitečná (Raspotnig et al. 1998; Stritih 2013).

5.3 Tettigoniidae

Nyní se dostáváme od cvrčků ke všeobecně známým kobyilkám, jejichž stridulace často zpřijemňuje vlhké letní noci. Ohledně externích žláz je to ovšem horší. Funkci samčí investice zde většinou přejímá spermatophylax, výživný váček, který samec při páření samici předává společně se spermatoforem (Gwynne 1988; Vahed 1998).

Náznaky existence žláz lze najít u rodu *Idiostatus*, kde samec před pářením nafoukne abdomen a exponuje intersegmentální membránu, kterou samice chvíli palpuje (Rentz 1972). Expozice intersegmentální membrány byla objevena i u dalších, blíže nespecifikovaných druhů podčeledi Tettigoniinae. Často v tomto případě dochází k vylučování hemolymfy. Jako funkce je diskutována obrana ale i rozmnožování (Gurney 1947). Dále Engelhardt (1915) popsal na prvním tergálním článku druhu *Isophya acuminata* shluk sít. Takovýmto způsobem se velmi často prezentují vývody žláz. Tyto pravděpodobné žlázy přirovnával autor ke žlázám rodu *Oecanthus*. Pozoroval i zájem samice o toho místo během páření. K zajímavému jevu dochází u druhu *Bradyporus multi-tuberculatus*, kde samice při páření líže hnědou tekutinu ze samcova pronota. Nejspíše jde však o hemolymfu (Engelmann 2013).

6. Blattodea

Švábi jsou hmyzím řádem, který není u široké veřejnosti příliš oblíben a o kterém panuje mnoho mýtů a předsudků. Ohledně externích žláz jde ovšem o skupinu nadmíru zajímavou a nejlépe prostudovanou. Tergální žlázy jsou relativně široce rozšířené napříč celým řádem, téměř však chybí u bazálních čeledí Corydiidae a Nocticolidae (Roth 1969). Situaci značně zjednodušuje fakt, že umístění žláz je dosti uniformní. Snad ve všech případech žlázy najdeme na abdomenu a to jak na jeho sternální, tak především na tergální straně (Roth 1969). V jednom případě byla však žláza nalezena i na metanotu (Roth 1999). Můj zájem se soustředí na žlázy tergální, jelikož o ně se samice zajímá při samotném aktu námluv a páření. Sternální žlázy samců některých druhů (především podčeď Oxyhaloinae) slouží hlavně k produkci feromonů, kterými k sobě lákají samici a o nich ve své práci pojednávám jen zběžně (Sreng 1993, 2006).

Má-li dojít k námluvám a páření, musí se jedinci nejprve najít a to obvykle pomocí sexuálních feromonů, které jsou v některých případech produkovány samicemi (Schal 1982; Schal a Bell 1985; Willis 1970) a v jiných případech samci (Sreng 1984, 1990, 1993).

Námluvy a páření, které následují, jsou obvykle velmi uniformní. Byly popsány celkem tři typy pářící sekvence. Srengem (Sreng 1992) původně nazvané A, B a C, Bellem et al. (2007) přejmenované na typ I, II a III.

Typ I: Ve chvíli, kdy se oba partneři setkají a navážou antenální kontakt, se samec k samici otočí zády a nadzvedne křídla zhruba pod úhlem 45 - 90 stupňů. Pokud je samice receptivní, začne vylézat na jeho abdomen. Občas, pokud samice otálí, do ní samec tělem strká, nebo energicky zvedá a skládá krytky. Nejspíše proto, aby rozprášil stimulační feromon z tergálních žláz a intenzivněji samici stimuloval (Wendelken a Barth 1971). Během vylézání palpuje samice samcův abdomen maxilami, až se dostane k výstupům tergálních žláz, kde se pravděpodobně začne krmit na jejich výměšcích. Krmení trvá obvykle jen několik vteřin, během kterých samec zachytí samičí genitálie a dojde ke spojení. Samec následně poodejde, samice je z jeho abdomenu stržena a otáčí se k němu zády do end-to-end pozice. Takto pár zůstane fixován po dobu až několika desítek minut (Roth a Willis 1952; Roth 1969; Barth 1964; Kotyk 2014).

Typ II: V tomto případě po navázání kontaktu samec bez jakýchkoli okolků vylézá na záda samice (ta má křídla složená), obtočí svůj abdomen pod její a dojde ke spojení. Následně z ní slézá a pár se opět fixuje v end to end pozici. Tento pářící systém byl popsán u druhů *Pycnoscelus indicus* (Roth a Barth 1967) a *Jagrehnia madecassa* (Sreng 1993).

Typ III: Jedinci se k sobě rovnou přibližují abdomeny k sobě. Nedochází k žádnému výlezu na záda. Toto je typické například pro druhy *Panchlora nivea* (Roth a Willis 1957b), *Panchlora irrorata* (Willis 1966), *Panesthia cribrata* (O'Neill et al. 1987), *Epilampra involucris* (Fisk a Schal 1981), *Macropanesthia rhinoceros* (Bell et al. 2007) a rod *Gromphadorina* (Barth 1968b; Sreng 1993).

Typ I výrazně převažuje a zdá se býti evolučně původní. Typy II a III jsou z něj patrně odvozeny. Vzhledem k nedokonalé prozkoumatosti řádu je však dost dobře možné, že typy II a III budou rozšířenější, než si myslíme (Sreng 1992).

Jak plyne z výše napsaného textu, výskyt tergálních žláz je u švábů široce rozšířen a je nejspíše původní. Nějaké viditelné modifikace spojené se žlázami byly zaznamenány minimálně u 122 rodů švábů (Roth 1969). Podrobnější rozbor se tedy bude především týkat odchylek od tohoto stavu, či prací, kde byly tergální žlázy lépe popsány a diskutovány.

6.1 Corydiidae

Informací o žlázách této čeledi není příliš a o jejich funkci nejsou v literatuře zmínky žádné. U rodů *Melestora* a *Compsodes* byl popsán mírně modifikovaný dle Rotha (1969) čtvrtý, dle Hebarda (1921) třetí tergít. Druhy *Arenivaga investigata* a *Arenivaga cerverae* mají vývody žláz umístěné na anteriorní části osmého tergitu. Ten je ale překryt tergitem sedmým. Nejsou zde patrné významné modifikace, pouze mírné zbrázdění povrchu v místě vyústění žláz. Žlázy jsou zde ale přítomny u obou pohlaví (Brossut a Roth 1977).

6.2 Nocticolidae

Tergální žlázy byly popsány teprve u dvou nedávno objevených druhů z Thajska, kteří obývají jeskyně. Samci *Spelaeoblatta myugei* se vyznačují výraznými modifikacemi na tergitech 2-8. Na třetím a čtvrtém tergitu jsou patrné velké prohlubně, do kterých nejspíše ústí žlázy. Zbylé tergity obsahují páry výrazných hrbolů. U druhu *Spelaeoblatta thailandica* je patrný zářez ve tvaru Y na třetím tergitu (Vidlička et al. 2003). Námluvy a rozmnožování nebylo pozorováno, ovšem pravděpodobnost, že tyto žlázy budou v rozmnožování hrát nějakou roli, je vzhledem k obecnému patternu u švábů velká. V této čeledi lze najít jeden unikát. Druh *Metanocticola christmasensis* má žlázu místo na abdomenu na metanotu (Roth 1999), ale ani o ní není nic známo.

6.3 Blattidae

Tergální žlázy se u této čeledi vyskytují velmi často a to pouze na prvním tergitu (Roth 1969). U podčeledi Blattinae jsou žlázy zakryty křídly. Podčeď Polyzosteriinae vykazuje výraznou redukci křídel a žlázy jsou v takovém případě přítomny pouze v anteriorní části prvního tergitu a jsou překryty metanotem (Roth 1969).

Funkce žláz v reprodukčním kontextu byly zkoumány u významného synantropního druhu *Blatta orientalis*. Páření zde probíhá standardně dle typu I. Jistým specifikem je, že se zde nachází žlázy na intersegmentární membráně nejen u samců, ale i u samic a nymf a to mezi pátým a šestým tergitem. Samice se ovšem při vylézání na tomto místě nezastavuje a pokračuje až k prvnímu tergitu, kde má samec umístěnou žlázu. V rozmnožování tedy žlázy na intersegmentární membráně roli nehrají. Byly pozorovány i situace, kdy se na tergální žláze samce krmil jiný samec (Roth a Willis 1952). Podobná situace byla popsána i u rodu *Periplaneta* (Brossut a Roth 1977).

Poměrně netradiční námluvy a páření bylo zaznamenáno u druhu *Eurycotis floridana*, což je zástupce podčeledi Polyzosteriinae. Obě pohlaví jsou silně brachypterní a samec tedy nemůže nadzvedávat křídla, ale přesto je zde přítomna pářící sekvence typu I. Samec odkrývá svoji tergální žlázu zpod metanota a samice se u ní zastavuje. Nezvyklá je dlouhá doba, po kterou se samice na tergální žláze krmí a to až okolo jedné minuty. Běžně krmení trvá nanejvýš několik vteřin (Barth 1968a).

6.4 Lamproblattidae, Anaplectidae, Tryonicidae, Cryptocercidae

Jedná se o velmi odvozené čeledi, přičemž čeď Cryptocercidae je sesterská termitům (Isoptera) (Djernæs et al. 2015; Inward et al. 2007). U ní se vyskytují žlázy samců na osmém tergitu. Jsou však překryty tergitem sedmým. (Farine et al. 1989). Bylo pozorováno i páření, kdy samice vylézala na samcův abdomen. Nezastavovala se ovšem na místě, kde se nacházejí žlázy. Jejich funkce při rozmnožování tedy není pravděpodobná (Nalepa 1988). U nepočetné čeledi Lamproblattidae jsou žlázy vzácné. Čeledi Trionocidae a Anaplectidae žádné žlázy nemají (Roth 1969).

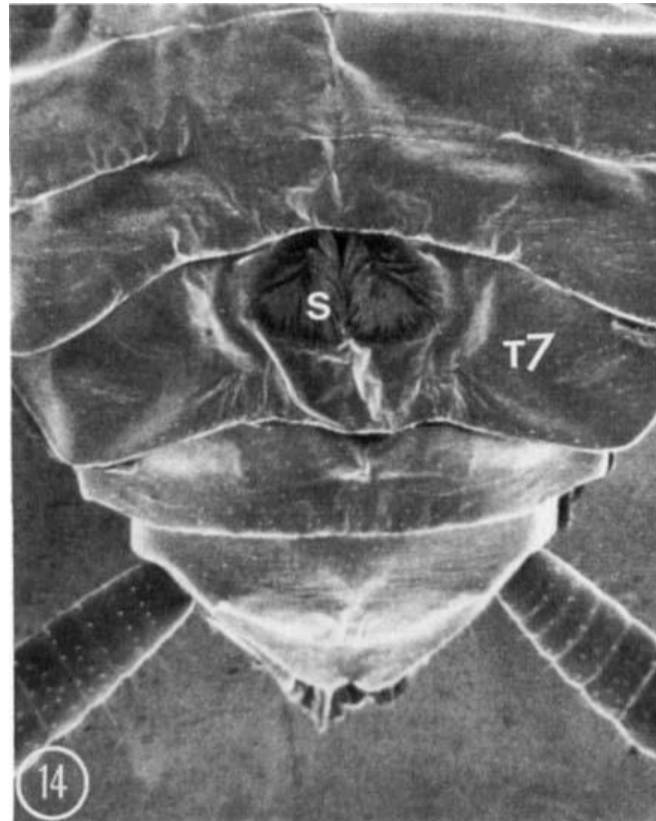
6.5 Ectobiidae

Druhovou bohatost této čeledi výborně doplňuje i její bohatost co se týče umístění žláz. Ty mohou být takřka na jakémkoli tergitu. Nejčastěji na prvním, případně sedmém a osmém (Roth 1969).

Pozornost byla vždy převážně věnována jednomu z nejběžnějších synantropních švábů druhu *Blattella germanica* a nejvíce se tedy ví o funkci jeho tergálních žláz. Tento šváb má dva páry žláz umístěné na sedmém a osmém tergitu. Jsou na první pohled patrné jako prohlubně v kutikule (Oettinger 1906). Souvislost těchto žláz s rozmnožováním byla diskutována již na konci 19. století (Haase 1889). Bylo pozorováno, že při námluvách se samička krmí nejprve na sekretu osmého tergitu, přičemž po pár vteřinách sklouzne k sedmému. V tom okamžiku ji samec zachytí svými genitáliemi (Nojima et al. 1999a). Na sedmém tergitu byly objeveny sensily, jejichž podráždění krmící se samicí nejspíš spouští snahu o kopulaci u samce (Ramaswamy et al. 1980). Taktéž je tu snaha o objevení přesné chemické substance, která je zodpovědná za stimulaci krmení u samice. V tergálních žlázách druhu *Blattella germanica* byly nalezen mix polysacharidů, sedmnácti aminokyselin a lipidů. Při experimentech, kde byly jedincům nabízeny jednotlivé složky výměšku tergálních žláz, samice nejvíce reagovaly na oligosacharidy. Přesto se nezdá, že by tyto složky sloužily jako nutričně hodnotný výměšek a nějak zvyšovaly fitness samice (Nojima et al. 1996, 2002; Kugimiya et al. 2003). *Blattella germanica* je příklad druhu, kde se samci snaží o redukcí nákladů (Christy 1995). Zářezy v kutikule, do kterých ústí žlázy, jsou totiž příliš malé na to, aby do nich samice mohla vložit mandibuly a snadno se krmít. Dokáže je pouze palpat, případně lehce olizovat. Usilovné snahy o krmení samec využije a samici zachytí genitáliemi. Přitom nepřijde o sekret ze žláz a nemusí ho pracně znovu syntetizovat (Bell et al. 2007; Nojima et al. 1999a). Bell et al. (2007) tuto situaci popisuje: „Tergální žlázy *B. germanica* jsou jako sklenička se sušenkami, kam můžete strčit prst, ale ne celou ruku“. Ještě výraznější způsob, jak si ušetřit výměšek ze žláz je u rodu *Ischnoptera*, kde jsou tergální žlázy samce lemovány sklerotizovanými drápy, mezi kterými samička při krmení jen obtížně prostrčí hlavu.

V rámci čeledi Ectobiidae byly námluvy a krmení na tergálních žlázách popsány i u dalších druhů, například *Supella supellectilium* se žlázami na sedmém tergitu (Roth 1952), *Parcoblatta fulvescens* na tergitu prvním (Wendelken a Barth 1971) či u rodů *Latiblattella* (Willis 1970) a *Ectobius*, jehož některé zástupce lze běžně najít i v našich končinách (Roth a Willis 1957a). Chování těchto druhů při námluvách však nevykazuje žádné zajímavé

odchylky od všeobecného patternu pářící sekvence typu I. Ukázka typického umístění a modifikací, které jsou asociované se žlázami je na obrázku 4.



Obr 4: Dorzální pohled na abdomen švába druhu *Supella longipalpa*. Uprostřed sedmého tergitu (T7) jsou patrné dva shluky sít (S) asociované s tergálními žlázami (zdroj: Brossut a Roth 1977).

6.6 Blaberidae

Této čeledi byla dříve z hlediska tergálních žláz věnována malá pozornost. A to z důvodu časté absence viditelných tergálních modifikací, které by přítomnosti žláz nasvědčovaly (Roth 1969). Teprve s nástupem elektronové mikroskopie mohla být diverzita žláz u této čeledi odhalena. Jejich funkce však stále není dostatečně popsána.

6.6.1 Blaberinae

Rozsáhlé pozorování žláz několika druhů podčeledi Blaberinae pod skenovacím elektronovým mikroskopem provedl Sreng (2006), který se domívá, že i přes absenci viditelných modifikací, jsou žlázy přítomné u všech sledovaných druhů. U druhů *Blaberus*

craniifer, *B. colosseus*, *B. discoidalis*, *Byrsotria fumigata* a *Eublaberus.distanti* byly nalezeny vývody žláz na tergitech 1 a 2, což koresponduje s místem, na kterém se samice při námluvách zastavuje a „krmí“. Naproti tomu, druh *Blaptica interior* má žlázy na tergitech 1-7. *Eublaberus posticus* má žlázy nejvíce vyvinuté na tergitech 1 a 2, hustota vývodů žláz pak postupně klesá s každým dalším tergitem až k tergitu 7 (Sreng 2006).

Zda žlázy produkují hmotné substance, které jsou požírány samicí při dvoření, není doposud přesně známo. Na 1. tergitu samců několika druhů jsou však patrné dvě oblasti zvýšené hustoty žláz, v jejichž blízkosti se vyskytují sěty. Ty jsou pravděpodobně zodpovědné za detekci samice, krmící se na žlázách a spouští u samce snahu o kopulaci (Sreng 2006).

Ke druhu *E. distanti* je třeba připojit poznámku ohledně křídel. Zvednuté tegminy samců se ukázaly jako velmi důležité pro správnou kopulaci. Při jejich experimentálním zkrácení se úspěšnost páření snížila (Kotyk 2014).

6.6.2 Oxyhaloinae

Jedná se o druhově relativně chudou podčeleď. Je tu ovšem přítomna velká diverzita co se páření týče. Vyskytují se tu všechny tři pářící systémy (Sreng 1992, 1993) a dalo by se tedy očekávat, že zde bude docházet k redukci tergálních žláz. Sreng (1984) ve své práci provedl morfologickou analýzu sedmi druhů. Žlázy u této skupiny nebývají spojeny s výraznými tergálními modifikacemi (až na druh *L. maderae*). Pod skenovacím elektronovým mikroskopem se vývody žláz, které hrají roli v páření, jeví jako otvory v kutikule, které mají 1,5 – 2 μm v průměru, čímž se liší od výstupů všudypřítomných žláz nesouvisejících s rozmnožováním, které mají v průměru jen okolo 0,5 μm a vyskytují se u obou pohlaví.

Druhy *Nauphoeta cinerea*, *Leucophaea maderae* a *Henschoutedenia flexivitta* vykazují pářící sekvenci typu I. *N. cinerea* a *L. maderae* mají vývody žláz na tergitech 2-8. Přičemž u *L. maderae* se uprostřed druhého tergitu nachází sklerotizovaná struktura. Na laterálních okrajích tohoto tergitu můžeme také najít místa se zvýšenou denzitou vyústění žláz. *H. flexivittata* má výstupy žláz na tergitech 1-7.

Vzácný II. typ pářící sekvence je zde zastoupen druhem *Jagrehnia madecassa* (Sreng 1993). Ten má žlázy na druhém tergitu a slabě vyvinuté na tergitech 5-8 (Sreng 1984).

Páření typu III náleží druhům *Gromphadorhina laevigata*, *G. portentosa*, a *G. chopardi*. Jedná se o velké apterní druhy, kde nedochází k žádnému výlezu samice, avšak

tergální žlázy jsou zde také přítomny. Tyto tři zmíněné druhy mají dvě vyvinutější oblasti žláz na tergitu 2 a další, méně vyvinuté na tergitech 6-8, u *G. portentosa* 5-8 (Sreng 1984).

U druhů pářící sekvence I jsou žlázy dle očekávání nejlépe vyvinuté. U druhu *L. maderae* byly i identifikovány 2 proteiny nazvané Lmp-18 a Lmp-22, specifické pouze pro tergální žlázy samců. Nejspíš to budou právě ony, na kterých se samice při námluvách krmí. Obzvlášť na proteinu Lmp-22, který se vyskytuje jen ve žlázách 2. tergitu. Což je místo, na kterém se samice krmí ve fázi, kdy jí samec zachytává genitáliemi (Korchi et al. 1998).

U druhů vykazujících pářící sekvenci II a III (tedy u těch, kde se samice nepotřebuje na ničem pást) jsou žlázy sice mírně redukovány, všechny zkoumané druhy ovšem mají stále dobře vyvinuté žlázy na 2. tergitu. Dle Srenga (1984) u žláz těchto druhů došlo ke změně funkce, kdy tyto žlázy produkují feromony účinkující na delší vzdálenost a ne feromony afrodisiakální. U *G. laevigata* byly v těchto žlázách identifikovány typické látky hrající roli v lákání samice na velkou vzdálenost a to sice acetoin a 2-methylthiazolidin. Tyto hormony se běžně vyskytují ve sternálních žlázách samců. Zatímco v tergálních žlázách druhů pářící sekvence I se kromě těchto hormonů nacházely i rozličné proteiny a mastné kyseliny, které budou nejspíše zodpovědné za krmení samice na těchto žlázách. (Sreng 1993, 1990).

Druh *L. maderae* dále posloužil i ke zjištění, zda výměšky tergálních žláz samců neslouží jako nutričně hodnotný výměšek. Autoři nechali samice spářit se samci, kterým byl omyt výměšek tergálních žláz a měřili parametry, které by dle nich mohla konzumace výměšku ovlivnit (např. délka života samice, počet nakladených oothék, počet narozených nymf, přežívání nymf atd.). Nebyl nalezen téměř žádný rozdíl mezi kontrolou a omytými samci. Pouze došlo k mírnému prodloužení života u samic, které se krmily na omytých samcích. Zdá se, že konzumace výměšku může být pro samici překvapivě nevýhodná. (Mondet et al. 2008).

7. Coleoptera

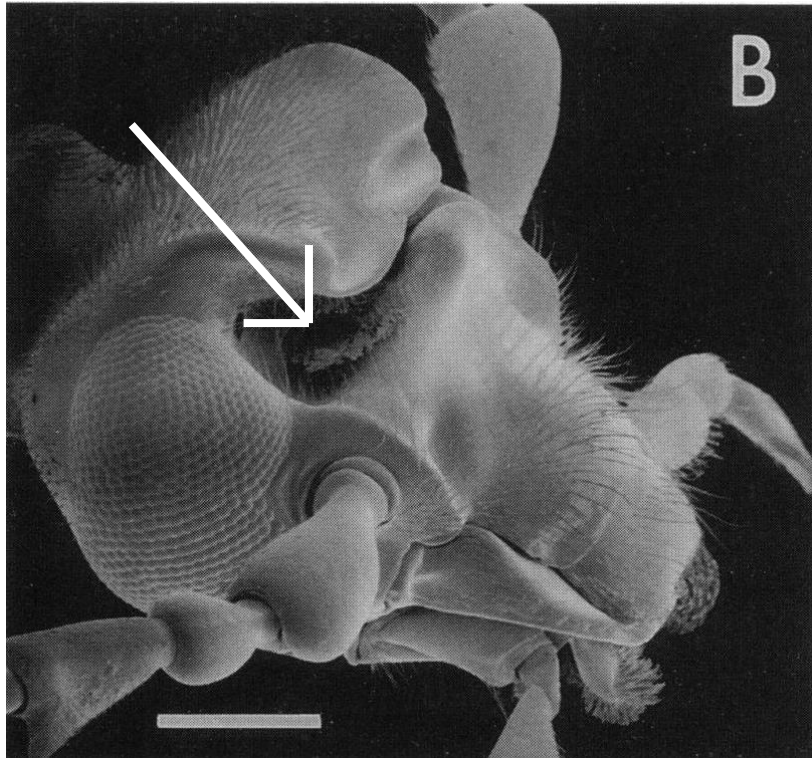
U tohoto všeobecně známého řádu hmyzu není výskyt externích žláz, které by hrály nějakou roli v rozmnožování, častý. Pouze u čeledí Pyrochroidae (Eisner et al. 1996b), Anthicidae (Schütz a Dettner 1992) a Malachiidae (Matthes 1962) dle (Vahed 1998) se u samců vyskytují žlázy, které samička během námluv palpuje. U všech zmíněných čeledí tyto žlázy obsahují cantharidin. V přírodě cantharidin získávají požíváním brouků z čeledí Meloidae a Oedemeridae, kteří si dokáží cantharidin syntetizovat sami. Diskutuje se i možnost jiných zdrojů, například z rostlin, hub aj. (Frenzel et al. 1992; Fietz et al. 2002).

7.1 Pyrochroidae

V rámci čeledi Pyrochroidae byl zkoumán druh *Neopyrochroa flabellata*. Samci tohoto druhu vyhledávají v přírodě zdroje cantharidinu. Ten se následně ukládá převážně v jejich přídatných pohlavních žlázách a v cefalických žlázách. Při námluvách se samec postaví čelem k samici a prezentuje jí své cefalické žlázy (obrázek 5). Po krátké pauze vsune svoji hlavu pod hlavu samice tak, aby mohla jeho cefalické žlázy pohodlně palpovat. Během toho ji přidržuje předním a prostředním párem nohou za thorax. Poté se samec otočí a zachytí samičí genitálie. Následuje páření, které po nějaké době aktivně ukončuje samice. Samec samici při páření kromě spermií předává i cantharidin, který má uložen v přídatných pohlavních žlázách. Ten samice následně skladuje ve spermatece a při kladení vajíček ho na vajíčka deponuje. Vajíčka jsou pak chráněna proti predaci. Bylo experimentálně ověřeno, že vajíčka chráněná cantharidinem odradí běžné dravce jako mravence, střevlíky atd. Diskutuje se i možnosti ochrany proti bakteriím (Carrel a Eisner 1974). V pokusu byl také některým samcům cantharidin z cefalické žlázy odebrán. U těchto samců téměř nikdy nedošlo k páření. Námluvy byly přerušeny poté, co se samec postavil čelem k samici, ale nemohl prezentovat žádný cantharidin. Samice po chvíli ztratila zájem a odešla. Pokud byl těmto samcům k vývodům žláz vložen krystal syntetického cantharidinu, námluvy a páření probíhaly normálně (Eisner et al. 1996a, 1996b). Funkční látkou je zde tedy zřejmě jenom a pouze cantharidin bez jiných přidaných látek.

Funkce cefalických žláz u druhu *Neopyrochroa flabellata* se tedy zdá být uspokojivě vysvětlena. Samec pomocí svých cefalických žláz prezentuje nashromáždění dostatku cantharidinu, který pak může předat při páření samici a samice jím může ochránit svá vajíčka. Ožehavá otázka, zda množství cantharidinu vyloučené z cefalické žlázy koreluje s množstvím v přídatných pohlavních žlázách a zda je to samice schopna rozeznat, zůstává nezodpovězená.

Co se týče otázky, zda množství cantharidinu pozřeného samcem koreluje s množstvím, které prezentuje, tak výsledky naznačují, že by zde pozitivní korelace mohla být (Eisner et al. 1996b, 1996a). V rámci této čeledi byli cefalické žlázy s pravděpodobně podobnou funkcí nalezeny také u druhu *Schizotus pectinicornis* (Schütz a Dettner 1992).



Obr 5: Hlava samce *Neopyrochroa flabellata* zobrazená skenovacím elektronovým mikroskopem s šipkou vyznačeným zářezem, ve kterém je výstup cefalické žlázy (zdroj: Eisner et al. 1996b).

7.2 Anthacidae

U této čeledi se situace zdá být velmi podobná jako u čeledi Pyrochroidae. S tím rozdílem, že se cantharidin neakumuluje v cefalických žlázách, ale ve žlázách, které má samec umístěné v zářezu na apexu krovek. Při pozorování druhu *Notoxus monoceros* do těchto žláz samice v průběhu námluv několikrát kousla, nejspíše proto, aby si ověřila, zda samec nashromáždil dostatek cantharidinu pro ochranu jejích vajíček, tak jak je tomu například u druhu *Neopyrochroa flabellata* (Eisner et al. 1996a; Schütz a Dettner 1992). *Notoxus monoceros* dále posloužil k pokusu, kdy někteří samci nebyli krmeni cantharidinem a s těmi se dle očekávání samice nepářili. Podobné chování napříč čeledí Anthacidae je možné očekávat i u dalších druhů. U 148 druhů byla zjištěna afinita ke cantharidinu a u 87 druhů byly zaznamenány zářezy na apexu krovek (Schütz a Dettner 1992).

8. Diskuze

Na základě výše provedené rešerše lze dle mého mínění funkce žláz rozdělit do čtyř základních kategorií.

První a asi nejrozšířenější funkcí je navedení samice do správné polohy a její udržení v této poloze, aby ji samec mohl pohodlně zachytit svými genitáliemi. Domívám se, že tímto způsobem by mohly fungovat tergální žlázy snad u všech druhů švábů, u kterých se vyskytuje pářící sekvence typu I, tedy kde je samice nahoře (Roth 1969; Sreng 1993). Svou naváděcí funkci tergální žlázy ztratily v pářících systémech II a III, kde samice na samcův abdomen nevyšlázá. Zde však mohou tergální žlázy přijmout jinou funkci. Například mohou produkovat feromony účinkující na větší vzdálenost (Sreng 1984). Lze však namítat, že k vyšlázání samice dochází i u druhů, kde je přítomnost a funkčnost tergálních žláz diskutabilní. Podnět k diskuzi by mohla dát práce Kotyka (2014), kde byly samcům druhu *Eublaberus distatnti* (což je zástupce čeledi Blaberidae s pářením typu I) experimentálně zkrácena křídla. U samců, kteří měli křídla zkrácena a především u samců, kde byla křídla úplně odstraněna, došlo k výraznému snížení úspěšnosti páření. Samice při výlezu na záda samce často přelezla. To ukazuje na možnou roli křídel v zastavení samice při výlezu. Švábi vykazující pářící sekvenci typu I jedna mají křídla většinou vyvinutá. U řádu Orthoptera se navádění samice do správné polohy prokazatelně vyskytuje u podčeledi Oecanthinae (Brown 1999; Walker a Gurney 1967). Dle mého mínění by žlázy tuto funkci mohly mít i u dalších podčeledi, kde se samice krmí na samčí metanotální žláze. Jmenovitě především podčeledi Phalangopsinae, Podoscirtinae a Hapithinae. Sreng (1993) si všímá nápadné podobnosti pářící sekvence u švábů, kde se samice krmí na žlázách tergálních a cvrčků, kde dochází ke krmení na metanotální žláze. Dle něj je to způsobeno podobným způsobem života a typickou pářící pozicí, kdy je samice nahoře. Tato pozice je u hmyzu zřejmě evolučně původní (Alexander a Otte 1967b; Huber 2008). U řádů Zoraptera a Coleoptera není funkce navedení samice do správné polohy diskutována. Podle mého názoru by se tato funkce minimálně u řádu Zoraptera vyskytovat mohla. Ve chvíli, kdy se samec druhu *Zorotypus barberi* během námluv začne otáčet a snaží se zachytit genitálie samice, samice se stále zajímá o jeho cefalickou žlázu a po dokončení otočky se jejich genitálie dostanou velmi blízko k sobě (Choe 1995).

Druhou funkcí je prodloužení a celkové pojištění kopulace, což umožňuje přenos většího přenosu spermií. Tato možnost je předpokládána pouze u řádu Orthoptera. Zde byla velmi dobře popsána u rodu *Oecanthus*, kde doba krmení samice na metanotální žláze samce pozitivně koreluje s počtem přenesených spermií (Brown 1997a). Dalšími popsány případy

může být okusování holenních trnů u rodu *Pteronemobius*, kde samec samičce zaměstnané okusováním předává spermatofor a palpování žláz umístěných na tegminách u druhu *Nemobius sylvestris*, kde slouží nejspíše k ujištění, že kopulace probíhá dle plánu (Mays 1971; Fedorka a Mousseau 2002; Prokop a Maxwell 2008). V případě rodu *Pteronemobius* je však diskutabilní, zda se jedná skutečně o produkt žláz, nebo trny na holeních samce obsahují pouze hemolymfu (Fedorka a Mousseau 2002).

Třetí funkcí, kterou žlázy mohou mít, je poskytování nutričně hodnotného výměšku, který přímo ovlivňuje fitness samice. Jde o hypotézu, která je nejčastěji předpokládána v souvislosti s funkcí krmení na výlučcích žláz, ale jen málokdy byla přesvědčivě ověřena. Potvrzení se dočkala u již často zmiňovaného rodu *Oecanthus*, kde byl prokázán přenos bílkovin ze samce do samice během krmení na žláze a také větší snaha samic se krmit, pokud byly hůře živené (Brown 1997b, 2011). Dále krmení samice na žláze u druhu *Truljalia hibinois* zvýšilo počet nakladených vajíček v prvních třiceti dnech po spáření (Ono et al. 2004). Samec druhu *Eidmanacris corumbatai* měl zase po páření prokouslé výstupky související se žlázami (Prado 2006). U dalších druhů tato hypotéza testována nebyla, přítomnost nutričně hodnotných výměšků lze však očekávat i u dalších rovnokřídých. Vzhledem k podobnosti metanotálních žláz cvrčků a tergálních žláz švábů se uvažovalo i nad tím, zda výměšek žláz nějak nezvyšuje fitness samice a neslouží jako nutričně hodnotný výměšek i u nich. Samice druhu *Blatella germanica* se mohou hojně krmit na tergálních žlázách samců, přičemž celé chování není zakončeno kopulací. Mohou při tom žlázy samce úplně vyprázdnit. Vzhledem k malému objemu sekretu, který takto samice získá, a s přihlédnutím k tomu, že se samice na sekretu krmí jen velmi obtížně, je energetický příjem samice značně diskutabilní (Kugimiya et al. 2003; Bell et al. 2007; Nojima et al. 1999b). Opakované krmení na žlázách může být prosté ověřování zdatnosti samce skrz hodnocení kvality sekretu (Bell et al. 2007). Dále byla tato hypotéza testována na druhu *Leucophaea maderae*, ovšem ani zde nebyla potvrzena (Mondet et al. 2008). Autoři zde naopak došli k závěru, že krmení na výměšku žláz zkracuje život samice bez zjevného navýšení fekundity. Tuto hypotézu by bylo vhodné ověřit u řádu Zoraptera.

Čtvrtou a nejspíše poslední funkcí je prosté dokazování zdatnosti, kdy samec nadprodukcí sekretu demonstruje svoji dobrou kondici. Případně samice kvalitu samce hodnotí skrz jeho ochutnání. Tato funkce je velmi univerzální a v menší či větší míře ji lze nalézt snad u všech popsanych řádů. Specifickou podobu nabývá u řádu Coleoptera, kde jsou externí žlázy samců vázány na některé druhy shromažďující cantharidin a slouží k demonstraci nashromáždění dostatku cantharidinu samcem (Eisner et al. 1996a; Schütz a

Dettner 1992). U řádu Zoraptera je pravděpodobně jedinou funkcí, i když možnost produkce nutričně hodnotného výměšku je třeba ještě ověřit. U řádů Orthoptera a Blattodea převažují funkce jiné, ale i zde může mít tato funkce své místo. V souvislosti s druhem *Blatella germanica* byla tato možnost již výše diskutována. Domnívám se však, že k dokazování zdatnosti samce dochází u švábů prakticky vždy. Pokud by byl samec hůře živěný či celkově neprospíval, lze očekávat, že jeho schopnost produkce sekretu by byla značně omezena. Snížené množství sekretu by tak nemuselo být dostačující pro překročení prahové hranice pro přilákání pozornosti samice. Podobně to bude jistě i s řádem Orthoptera. Jsou to ovšem jen mé domněnky.

Velmi častým jevem je překrývání funkce žláz. Třeba u takového rodu *Oecanthus* lze najít snad všechny čtyři funkce současně. Funkce nastavení samice do vhodné polohy a dokazování zdatnosti samce jsou též funkce, které se vyskytují velmi často a mnohdy pospolu. Pouze o řádech Coleoptera s Zoraptera by se při současné znalosti jejich žláz dalo říct, že jejich funkce je jen jedna a to prezentace zdatnosti samce.

8.1 Evoluční a jiné trendy

Evoluční trendy žláz jsou u Orthopter nejasné. Dle staršího fylogenetického stromu podřádu Ensifera (Gwynne 1995) se žlázy, alespoň u cvrčků, jeví jako původní. Například podčeledi Oecanthinae, Podoscirtinae či Phalangopsinae, kde je velký rozvoj metanotálních žláz jsou dle tohoto fylogenetického stromu v rámci cvrčků poměrně bazální. Například v porovnání s odvozenější podčeledí Gryllinae, kde žlázy téměř nebyly zaznamenány. U druhé velké větve podřádu Ensifera toho o žlázách mnoho říci nemůžeme, jelikož u Tettigoniidae a Rhabdophoridae jsou informace o žlázách nevelké. Tuto hypotézu mírně narušil novější fylogenetický strom založený na molekulárních datech (Jost a Shaw 2006), kde jsou podčeledi Oecanthinae a Podoscirtinae v rámci cvrčků spíše odvozené. Také čeledi Rhabdophoridae a Tettigoniidae změnili své postavení v rámci Ensifera. Nejnovější fylogenetická práce pracující s velkým množstvím druhů situaci příliš nevyjasnila (Song et al. 2015). Dle Alexandera a Browna Jr (1963) se žlázy u cvrčků vyvinuly nezávisle u pěti linií. U Havajského rodu *Leptogryllus* byla pozorována významná redukce žláz u druhů, které mají redukovaná křídla (Otte 1992). Podobný trend je známý u švábů.

Fylogeneze švábů je přece jen lépe zpracována než u Orthoptera (Djernaes et al. 2015; Inward et al. 2007). Také žlázy jsou zde více prostudované. Největší rozvoj žláz je u parafyletické skupiny Ectobiidae. U čeledi Blaberidae (spolu s Ectobiidae tvoří monofylum Blaberoidea) je naopak patrná redukce žláz a také častější výskyt odvozených pářících

systémů II a III (Bell et al. 2007; Sreng 1984). Čeleď Blattidae má žlázy pouze na prvním tergitu, avšak stále se zde uplatňují při dvoření. U odvozených čeledí Lamproblattidae, Anaplectidae, Tryonicidae a Cryptoceridae, které jsou blízce příbuzné termitům, došlo k úplné redukci žláz, nebo minimálně ztratily svoji funkci při dvoření (Farine et al. 1989; Nalepa 1988; Roth 1969). Čeledi Corydidae a Nocticolidae jsou sesterské ke všem ostatním švábům a nejspíše zde došlo už brzy po oddělení k výrazné redukci až ztrátě žláz. Trend k redukci žláz během evoluce je zde tedy velmi pravděpodobný.

Někteří autoři se domívají, že dorzální žlázy (metanotální u řádu Orthoptera, tergální u řádu Blattodea) a jejich funkce při námluvách a páření, především navigace samice do vhodné polohy, by mohly být plesiomorfním znakem celého řádu hmyzu, u kterého došlo během evoluce opakovaně k jejich redukci (Alexander a Brown 1963). Tato teze by mohla mít jistou podporu ve faktu, že u řádů Orthoptera a Blattodea jsou tyto žlázy vázány na skupiny, které vykazují pravděpodobně evolučně původní pářící pozici – samice nahoře, samec dole (Huber 2008). Bez dalších morfologických, taxonomických, behaviorálních a paleontologických poznatků je však nemožné usuzovat, zda je tato hypotéza pravděpodobná. Přítomnost cefalických žláz a jejich role v námluvách a páření u Coleoptera se však zdá být sekundárně vzniklá, což je možno usuzovat na základě jejich polohy a velice specifické funkce a složení jejich výměšků (Eisner et al. 1996a; Schütz a Dettner 1992). U Zoraptera by to mohlo být podobně, ale bylo by potřebné získat více poznatků o složení výlučků žláz. Osobně považuji za sekundárně vzniklé i tibiální a tegminální žlázy u cvrčků podčeledi Nemobiinae.

9. Závěr

Jak vyplývá z rešerše a závěrečné diskuze, je o již mnohokrát zmíněných žlázách známo poměrně málo a jen velmi málo věcí se ví jistě. To skýtá úrodnou půdu pro další výzkum a lze očekávat mnoho nových a možná i nečekaných poznatků. Pozornost si jistě zaslouží prosté mapování výskytu žláz, převážně u řádu Orthoptera. U řádu Blattodea je zase třeba řádně ověřit funkčnost žláz, jelikož existují známky o redukci, ztrátě jejich funkce a vzniku ritualizovaného chování. Zásadní je provádět experimenty, při kterých bude sledováno páření, aby mohla být role žláz v rozmnožování ověřena. Zajímavé by jistě bylo i lépe prostudovat řád Zygentoma, kde je zmínka o žlázách přinejlepším anekdotická. Současný prudký rozvoj molekulárních metod užívaných k rekonstrukci fylogenetických stromů brzy jistě vyřeší fylogenezi rovnokřídlých a švábů, což umožní lepší diskuzi o evolučních trendech žláz.

Obecně lze tedy funkce žláz shrnout do čtyř hlavních kategorií. Asi nejrozšířenější funkcí je nastavení samice do správné polohy, což umožní samci její zachycení genitáliemi a úspěšné spáření. Druhou funkcí je celkové prodloužení kopulace umožňující jistější přenos spermatoforu či přenos většího množství spermií, zatímco je samice zaměstnána krmením na žlázách. Třetí funkcí, která je ovšem často předpokládána a ne vždy potvrzena je využití jejich výměšku jako energeticky hodnotné substance. Zde jde o formu samčí investice, která přímo zvyšuje fitness samice. Čtvrtou funkcí je prosté dokazování zdatnosti, kdy samec produkcí sekretu dokazuje svoji dobrou kondici a nadbytek zdrojů, které může využít k produkci sekretu, případně samička hodnotí kvalitu samce skrz ochutnání sekretu. Mnohdy dochází k překrývání těchto funkcí, nebo funkci nelze přesně určit.

Ve své diplomové práci se budu zabývat studiem páření a tergálních žláz švábů. U mnoha druhů (často u celých vyšších taxonomických jednotek) totiž nebylo páření vůbec popsáno. Budu ověřovat výskyt žláz a jejich funkčnost a tyto poznatky porovnávat s pozorovanými námluvami a pářením. Pozornost budu věnovat i roli křídel v páření švábů, především u druhů s redukovanými křídly.

10. Použitá literatura

- ALEXANDER, Richard D., 1962. Role of behavioral study in cricket classification. *Systematic Zoology*. roč. 11, č. 2, s. 53–72.
- ALEXANDER, Richard D. a W. L. BROWN, 1963. Mating behavior and the origin of insect wings. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*. č. 628, s. 1–19.
- ALEXANDER, Richard D. a Daniel OTTE, 1967a. Cannibalism during copulation in the brown bush cricket, *Hapithus agitator* (Gryllidae). *The Florida Entomologist*. roč. 50, č. 2, s. 79–87.
- ALEXANDER, Richard D. a Daniel OTTE, 1967b. The evolution of genitalia and mating behavior in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera. *Museum of zoology, University of Michigan*. č. 133, s. 1–62.
- BARTH, R. H., Jr., 1964. The mating behavior of *Byrsotria fumigata* (Guérin) (Blattidae: Blaberinae). *Behaviour*. roč. 23, č. 1/2, s. 1–30.
- BARTH, Robert H., 1968a. The mating behavior of *Eurycotis floridana* (Walker) (Blattaria, Blattoidea, Blattidae, Polyzosteriinae). *Psyche*. roč. 75, č. 3, s. 274–284.
- BARTH, Robert H., 1968b. The mating behavior of *Gromphadorhina portentosa* (Schaum) (Blattaria, Blaberoidea, Blaberidae, Oxyhaloinae): an anomalous pattern for a cockroach. *Psyche: A Journal of Entomology*. roč. 75, č. 2, s. 124–131.
- BECCALONI, G. W., 2014. Cockroach Species File Online. Version 5.0/5.0. World Wide Web electronic publication. <<http://Cockroach.SpeciesFile.org>> [accessed 11 July 2014] [online]. Dostupné z: <http://Cockroach.SpeciesFile.org>
- BELL, William J, Louis M ROTH a Christine A NALEPA, 2007. *Cockroaches ecology, behavior, and natural history*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. ISBN 978-1-4356-9271-8.
- BEUTEL, Rolf Georg a Daniela WEIDE, 2005. Cephalic anatomy of *Zorotypus hubbardi* (Hexapoda: Zoraptera): new evidence for a relationship with Acercaria. *Zoomorphology*. roč. 124, č. 3, s. 121–136.
- BOLDYREV, B. T., 1928. Einige Episoden aus dem geschlechtsleben von *Discoptila fragosoi*. *Russkoje entomologičeskoje obozrenije*. roč. 22, č. 3-4.
- BROSSUT, R., P. DUBOIS, J. RIGAUD a L. SRENG, 1975. Etude biochimique de la secretion des glandes tergaes des blattaria. *Insect Biochemistry*. roč. 5, s. 719–732.
- BROSSUT, Remy a Louis M. ROTH, 1977. Tergal modifications associated with abdominal glandular cells in the Blattaria. *Journal of Morphology*. roč. 151, č. 2, s. 259–297.
- BROWN, William D., 1997a. Courtship feeding in tree crickets increases insemination and female reproductive life span. *Animal Behaviour*. roč. 54, č. 6, s. 1369–1382.
- BROWN, William D., 1997b. Female remating and the intensity of female choice in black-horned tree crickets, *Oecanthus nigricornis*. *Behavioral Ecology*. roč. 8, č. 1, s. 66–74.
- BROWN, William D., 1999. Mate choice in tree crickets and their kin. *Annual Review of Entomology*. roč. 44, č. 1, s. 371–396.
- BROWN, William D., 2011. Allocation of nuptial gifts in tree crickets changes with both male and female diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč. 65, č. 5, s. 1007–1014.
- BROWN, William D. a Michelle M. KUNS, 2000. Female choice and the consistency of courtship feeding in black-horned tree crickets *Oecanthus nigricornis* (Walker) (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). *Ethology*. roč. 106, č. 6, s. 543–557.
- CARREL, James E. a Thomas EISNER, 1974. Cantharidin: potent feeding deterrent to insects. *Science*. roč. 183, č. 4126, s. 755–757.
- CORNETTE, Richard, Jean-Pierre FARINE, Brigitte QUENNEDEY a Rémy BROSSUT, 2001. Molecular characterization of a new adult male putative calycin specific to tergal aphrodisiac secretion in the cockroach *Leucophaea maderae*. *FEBS Letters*. roč. 507, č. 3, s. 313–317.

- DALLAI, R., M. GOTTARDO, D. MERCATI, R. MACHIDA, Y. MASHIMO, Y. MATSUMURA a R. G. BEUTEL, 2013. Divergent mating patterns and a unique mode of external sperm transfer in Zoraptera: an enigmatic group of pterygote insects. *Naturwissenschaften*. roč. 100, č. 6, s. 581–594.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, Laure, 1995. Le genre *Eidmanacris* (Chopard, 1956) (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae): habitat, répartition et espèces nouvelles. *Museum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie, 45 rue Buffon, F-75005 Paris*. roč. 16, č. 4, s. 453–474.
- DJERNÆS, Marie, Klaus-Dieter KLASS a Paul EGGLETON, 2015. Identifying possible sister groups of Cryptocercidae+Isoptera: a combined molecular and morphological phylogeny of Dictyoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. roč. 84, s. 284–303.
- EADES, D. C., Daniel OTTE, M. M. CIGLIANO a H. BRAUN, 2015. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. [16.7.2015]. <<http://Orthoptera.SpeciesFile.org>> [online]. Dostupné z: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>
- EISNER, Thomas, Scott R. SMEDLEY, Daniel K. YOUNG, Maria EISNER, Braden ROACH a Jerrold MEINWALD, 1996a. Chemical basis of courtship in a beetle (*Neopyrochroa flabellata*): cantharidin as „nuptial gift". *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 93, č. 13, s. 6499–6503.
- EISNER, Thomas, Scott R. SMEDLEY, Daniel K. YOUNG, Maria EISNER, Braden ROACH a Jerrold MEINWALD, 1996b. Chemical basis of courtship in a beetle (*Neopyrochroa flabellata*): cantharidin as precopulatory „enticing" agent. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 93, č. 13, s. 6494–6498.
- ENGELHARDT, V. V., 1914. Über die Hancocksche Drüse von *Oecanthus pellucens* Scop. *Zoologischer Anzeiger*. roč. 44, s. 219–227.
- ENGELHARDT, V. V., 1915. On the structure of the alluring gland of *Isophya acuminata*. *Bulletin de la Société Entomologique de Moscou*. s. 58–63.
- ENGELMANN, Franz, 2013. *The physiology of insect reproduction: international series of monographs in pure and applied biology: zoology*. B.m.: Elsevier. ISBN 978-1-4831-8653-5.
- ENGEL, Michael S. a David A. GRIMALDI, 2002. The first mesozoic Zoraptera (Insecta). *American Museum Novitates*. č. 3362, s. 1–20.
- FARINE, J. P., R. BROSSUT a C. A. NALEPA, 1989. Morphology of the male and female tergal glands of the woodroach *Cryptocercus punctulatus* (Insecta, Dictyoptera). *Zoomorphology*. roč. 109, č. 3, s. 153–163.
- FEDORKA, Kenneth M. a Timothy A. MOUSSEAU, 2002. Tibial spur feeding in ground crickets: larger males contribute larger gifts (Orthoptera: Gryllidae). *Florida Entomologist*. roč. 85, č. 2, s. 317–323.
- FIETZ, Oliver, Konrad DETTNER, Helmar GÖRLS, Kerstin KLEMM a Wilhelm BOLAND, 2002. (R)-(+)-palaonin, a cantharidin-related plant toxin, also occurs in insect hemolymph and tissues. *Journal of Chemical Ecology*. roč. 28, č. 7, s. 1315–1327.
- FISK, FRANK W. a COSY SCHAL, 1981. Notes on new species of Epilamprine cockroaches from Costa Rica and Panama (Blattaria: Blaberidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. roč. 83, č. 4, s. 694–706.
- FRENZEL, M., K. DETTNER, D. WIRTH, J. WAIBEL a W. BOLAND, 1992. Cantharidin analogues and their attractancy for ceratopogonid flies (Diptera: Ceratopogonidae). *Experientia*. roč. 48, č. 1, s. 106–111.
- FULTON, B. B., 1931. A study of the genus *Nemobius* (Orthoptera: Gryllidae). *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 24, č. 2, s. 205–237.
- GARMAN, H, 1891. On singular gland possessed by the male hadenoecus subterraneus. *Psyche*. roč. 6, s. 105–107.
- GURNEY, Ashley Buell, 1938. A synopsis of the order zoraptera, with notes on the biology of *Zorotypus hubbardi*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. roč. 40, č. 3, s. 58–87.
- GURNEY, Ashley Buell, 1947. A new species of *Pristoceuthophilus* from Oregon and remarks on certain special glands of Orthoptera (Gryllacrididae: Rhabdiphorinae). *Journal of Washington Academy of Sciences*. roč. 37, č. 12, s. 430–435.
- GWYNNE, Darryl T., 1988. Courtship feeding and the fitness of female katydid (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution*. roč. 42, č. 3, s. 545–555.

- GWYNNE, Darryl T., 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): a hypothesis supporting multiple origins of acoustical signalling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katydids, and weta. *Journal of Orthoptera Research*. č. 4, s. 203–218.
- HAASE, Erich, 1889. Zur anatomie der Blattiden. *Zoologischer Anzeiger*. roč. 12, s. 169–172.
- HANCOCK, Joseph L., 1905. The habits of the striped meadow cricket (*Oecanthus fasciatus* Fitch.). *The American Naturalist*. roč. 39, č. 457, s. 1–11.
- HEBARD, Morgan, 1921. South American Blattidae from the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. roč. 73, č. 2, s. 193–304.
- HOUGHTON, C. O., 1909. Observation on the mating habits of *Oecanthus*. *Entomological News*. roč. 20, s. 274–279.
- HUBER, Bernhard A., 2008. Mating positions and the evolution of asymmetric insect genitalia. *Genetica*. roč. 138, č. 1, s. 19–25.
- CHAPMAN, R. F., 2013. *The Insect, structure and function*. pátá. New York: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-11389-2.
- CHOE, Jae C., 1994. Sexual selection and mating system in *Zorotypus gurneyi* Choe (Insecta: Zoraptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč. 34, č. 2, s. 87–93.
- CHOE, Jae C., 1995. Courtship feeding and repeated mating in *Zorotypus barberi* (Insecta: Zoraptera). *Animal Behaviour*. roč. 49, č. 6, s. 1511–1520.
- CHRISTY, John H., 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *The American Naturalist*. roč. 146, č. 2, s. 171–181.
- INWARD, Daegan, George BECCALONI a Paul EGGLETON, 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*. roč. 3, č. 3, s. 331–335.
- JENSEN, J. P., 1909. Courting and mating of *Oecanthus fasciatus*, Harris. *The Canadian Entomologist*. roč. 41, s. 25–27.
- JOST, M. C. a K. L. SHAW, 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. roč. 38, č. 2, s. 510–530.
- KING, Robert C., 1982. *Insect Ultrastructure*. New York: Plenum Publishing. ISBN 978-1-4615-7268-8.
- KOČÁREK, Petr, Jaroslav HOLUŠA, Robert VLK a Robert MARHOUL, 2013. *Rovnokřídli České republiky*. Praha: Academia. ISBN 978-80-200-2173-1.
- KORCHI, Ahmed, Jean-Pierre FARINE a Rémy BROSSUT, 1998. Characterization of two male-specific polypeptides in the tergal glands secretions of the cockroach *Leucophaea maderae* (Dictyoptera, Blaberidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. roč. 28, č. 2, s. 113–120.
- KOTYK, Michael, 2014. *Experimentální ověření funkce křídel v reprodukčním chování švába *Eublaberus distantis* (Blattodea: Blaberidae)*. Praha. diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze.
- KUGIMIYA, Soichi, Ritsuo NISHIDA, Masayuki SAKUMA a Yasumasa KUWAHARA, 2003. Nutritional phagostimulants function as male courtship pheromone in the german cockroach, *Blattella germanica*. *Chemoecology*. roč. 13, č. 4, s. 169–175.
- MATTHES, D.*, 1962. Excitatorien und Paarungsverhalten mitteleuropaischer Malachiiden (Coleoptera, Malacodermata). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie Tiere*. roč. 51, s. 375–546.
- MAYS, David L., 1971. Mating behavior of nemobiine crickets *hygronemobius*, *nemobius*, and *pteronemobius* (Orthoptera: Gryllidae). *The Florida Entomologist*. roč. 54, č. 2, s. 113–126.
- MELLO, Francisco de A. G. de a Júlio Cezar dos REIS, 1994. Substrate drumming and wing stridulation performed during courtship by a new brazilian cricket (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). *Journal of Orthoptera Research*. č. 2, s. 21.

- MESA, Alejo, Carlos F. SPERBER a Paula C. GARCIA, 1998. Two new species of the cricket genus *Eidmanacris* and a new combination name for a third species (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Transactions of the American Entomological Society*. roč. 124, č. 1, s. 43–61.
- MILLS, Harlow B., 1940. A new Nicoletia (Thysanura, Lepismatidae) from Florida. *Entomological News*. roč. 51, č. 10, s. 271–272.
- MONDET, Celine, Dehbia ABED-VIEILLARD, Patrick GAUTIER a Jean-Pierre FARINE, 2008. Could male tergal secretions be considered as a nuptial gift in the Madeira cockroach? *Animal Behaviour*. roč. 75, č. 2, s. 451–460.
- NALEPA, Christine A., 1988. Reproduction in the woodroach *Cryptocercus punctulatus* (Scudder) (Dictyoptera: Cryptocercidae): mating, oviposition, and hatch. *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 81, č. 4, s. 637–641.
- NOJIMA, Satoshi, Soichi KUGIMIYA, Ritsuo NISHIDA, Masayuki SAKUMA a Yasumasa KUWAHARA, 2002. Oligosaccharide composition and pheromonal activity of male tergal gland secretions of the german cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Journal of Chemical Ecology*. roč. 28, č. 7, s. 1483–1494.
- NOJIMA, Satoshi, Masayuki SAKUMA a Yasumasa KUWAHARA, 1996. Polyethylene glycol film method: a test for feeding stimulant of the german cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Applied Entomology and Zoology*. roč. 31, č. 4, s. 537–546.
- NOJIMA, Satoshi, Masayuki SAKUMA, Ritsuo NISHIDA a Yasumasa KUWAHARA, 1999a. A glandular gift in the german cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae): the courtship feeding of a female on secretions from male tergal glands. *Journal of Insect Behavior*. roč. 12, č. 5, s. 627–640.
- NOJIMA, S., R. NISHIDA, Y. KUWAHARA a M. SAKUMA, 1999b. Nuptial feeding stimulants: a male courtship pheromone of the german cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Naturwissenschaften*. roč. 86, č. 4, s. 193–196.
- OETTINGER, R., 1906. Über die Drüsentaschen am abdomen von *Periplaneta orientalis* und *Phyllodromica germanica*. *Zoologischer Anzeiger*. roč. 30, s. 338–349.
- O'NEILL, S. L., H. A. ROSE a D. RUGG, 1987. Social behaviour and its relationship to field distribution in *Panesthia cribrata* (Saussure) (Blattodea: Blaberidae). *Australian Journal of Entomology*. roč. 26, č. 4, s. 313–321.
- ONO, Tomohiro, Chie ANDO a Yuki KONDO, 2004. Effect of metanotal secretion ingestion on oviposition in a tree cricket, *Trujalia hibernis* (Orthoptera: Gryllidae). *Entomological Science*. roč. 7, č. 1, s. 9–13.
- OTTE, Daniel, 1992. Evolution of cricket songs. *Journal of Orthoptera Research*. č. 1, s. 25–49.
- PACKARD, A. S., 1895. The eversible repugnatorial scent glands of insects. *Journal of the New York Entomological Society*. roč. 3, č. 3, s. 110–127.
- PRADO, Rogilene, 2006. Reproductive behavior of *Eidmanacris corumbatai* (Garcia) (Orthoptera: Phalangopsidae). *Neotropical entomology*. roč. 35, č. 4, s. 452–457.
- PRADO, Rogilene Aparecida a Carmem S. FONTANETTI, 2005. Metanotal gland of the genus *Eidmanacris* (Grylloidea, Phalangopsidae): taxonomic importance. *Iheringia, Série Zoologia*. roč. 95, č. 1, s. 83–87.
- PROKOP, Pavol a Michael R. MAXWELL, 2008. Interactions between multiple forms of nuptial feeding in the wood cricket *Nemobius sylvestris* (Bosc): dual spermatophores and male forewings. *Ethology*. roč. 114, č. 12, s. 1173–1182.
- RAMASWAMY, S. B., A. P. GUPTA a H. G. FOWLER, 1980. External ultrastructure and function of the “spiculum copulatus” (SC) of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of Experimental Zoology*. roč. 214, č. 3, s. 287–292.
- RASPOTNIG, Günther, Bernd FREITAG, Gerald KASTBERGER, Werner WINDISCHHOFER a Hans-Jörg LEIS, 1998. 5-Methyl-2-phenyl-2-hexenal in the scent gland secretion of male cave crickets, *Troglophilus cavicola* and *T. neglectus* (Ensifera: Rhabdophoridae). *Journal of Insect Physiology*. roč. 44, č. 5–6, s. 413–417.

- RENTZ, David C., 1972. The lock and key as an isolating mechanism in katydids: the lock-and-key theory may explain one of the means nature uses to assure the integrity of species in certain katydids. *American Scientist*. roč. 60, č. 6, s. 750–755.
- ROBILLARD, Tony a Laure DESUTTER-GRANDCOLAS, 2004. Phylogeny and the modalities of acoustic diversification in extant Eneopterinae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae). *Cladistics*. roč. 20, č. 3, s. 271–293.
- ROTH, Louis M., 1952. The tergal gland of the male cockroach *Supella supellectilium*. *Journal of Morphology*. roč. 91, č. 3, s. 469–477.
- ROTH, Louis M., 1969. The evolution of male tergal glands in the Blattaria. *Annals of the entomological society of America*. roč. 62, č. 1, s. 176–208.
- ROTH, Louis M., 1999. New cockroach species, redescriptions, and records, mostly from Australia, and a description of *Metanocticola christmasensis* gen. nov., sp. nov., from Christmas Island (Blattaria). *Records-western Australian Museum*. roč. 19, s. 327–364.
- ROTH, Louis M. a Robert H. BARTH Jr., 1967. The sense organs employed by cockroaches in mating behavior. *Behaviour*. roč. 28, č. 1/2, s. 58–94.
- ROTH, Louis M. a G. P. DATEO, 1966. A sex pheromone produced by the males of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Journal of Insect Physiology*. roč. 12, s. 255–265.
- ROTH, Louis M. a Edwin R. WILLIS, 1952. A study of cockroach behavior. *American Midland Naturalist*. roč. 47, č. 1, s. 66–129.
- ROTH, Louis M. a Edwin R. WILLIS, 1957a. Observations on the biology of *Ectobius pallidus* (Olivier) (Blattaria, Blattidae). *Transactions of the American Entomological Society*. s. 31–37.
- ROTH, Louis M. a Edwin R. WILLIS, 1957b. The biology of *Panchlora nivea*, with observations on the eggs of other Blattaria. *Transactions of the American entomological Society*. s. 195–207.
- SALTZMANN, K. A., K. D. SALTZMANN, J. J. NEAL, M. E. SCHARF a G. W. BENNETT, 2006. Effects of the juvenile hormone analog pyriproxyfen on German cockroach, *Blattella germanica* (L.), tergal gland development and production of tergal gland secretion proteins. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. roč. 63, č. 1, s. 15–23.
- SELIŠKAR, Albin, 1923. Die männlichen Duftorgane der Höhlenheuschrecke *Troglophilus*. *Zoologischer Anzeiger*. roč. 57, s. 253–268.
- SCHAL, Coby, 1982. Intraspecific vertical stratification as a mate-finding mechanism in tropical cockroaches. *Science*. roč. 215, č. 4538, s. 1405–1407.
- SCHAL, Coby a William J. BELL, 1985. Calling behavior in female cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *Journal of the Kansas Entomological Society*. s. 261–268.
- SCHÜTZ, Claudia a Konrad DETTNER, 1992. Cantharidin-secretion by elytral notches of male anthicid species (Coleoptera: Anthicidae). *Zeitschrift für Naturforschung C*. roč. 47, č. 3-4, s. 290–299.
- SILVESTRI, F., 1913. Descrizione di un nuovo ordine di insetti. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'agricoltura in Portici*. roč. 7, s. 193–209.
- SONG, Hojun, Christiane AMÉDÉGNATO, Maria Marta CIGLIANO, Laure DESUTTER-GRANDCOLAS, Sam W. HEADS, Yuan HUANG, Daniel OTTE a Michael F. WHITING, 2015. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*. s. 1–31.
- SRENG, Leam, 1979. Ultrastructure et chimie de la secretion des glandes tergaes du male *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*. roč. 8, s. 213–227.
- SRENG, Leam, 1984. Morphology of the sternal and tergal glands producing the sexual pheromones and the aphrodisiacs among the cockroaches of the subfamily oxyhaloinae. *Journal of morphology*. roč. 182, s. 279–294.
- SRENG, Leam, 1990. Seducin, male sex pheromone of the cockroach *Nauphoeta cinerea*: isolation, identification, and bioassay. *Journal of Chemical Ecology*. roč. 16, č. 10, s. 2899–2912.

- SRENG, Leam, 1992. The evolution of cockroach mating behaviors correlated with sex pheromone glands. *Biology and Evolution of Social Insects*. s. 223–226.
- SRENG, Leam, 1993. Cockroach mating behaviors, sex pheromones, and abdominal glands (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of Insect Behavior*. roč. 6, č. 6, s. 715–735.
- SRENG, Leam, 1998. Apoptosis-inducing brain factors in maturation of an insect sex pheromone gland during differentiation. *Differentiation*. roč. 63, č. 2, s. 53–58.
- SRENG, Leam, 2006. Cockroach tergal glands producing female sex attractant pheromones and male aphrodisiacs in particular in the subfamily Blaberinae (Blattaria: Blaberidae). *European Journal of Entomology*. roč. 103, č. 4, s. 817.
- SRENG, Leam, Isabelle LÉONCINI a Jean Luc CLÉMENT, 1999. Regulation of sex pheromone production in the male Nauphoeta cinerea cockroach: Role of brain extracts, corpora allata (CA), and juvenile hormone (JH). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. roč. 40, č. 4, s. 165–172.
- STRITIH, Nataša, 2013. Signaling by protrusive scent glands in cave crickets, *Troglophilus neglectus* (Krauss) (Orthoptera: Rhaphidophoridae), is primarily involved in male-male agonism. *Journal of Insect Behavior*. roč. 27.
- VAHED, Karim, 1994. *The evolution and function of the spermatophylax in bushcrickets (Orthoptera: Tettigoniidae)*. B.m. University of Nottingham.
- VAHED, Karim, 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews*. roč. 73, č. 1, s. 43–78.
- VIDLIČKA, L'ubomír, Peter VRŠANSKÝ a Dmitrij E. SHCHERBAKOV, 2003. Two new troglobitic cockroach species of the genus *Spelaeoblatta* (Blattaria: Nocticolidae) from North Thailand. *Journal of Natural History*. roč. 37, č. 1, s. 107–114.
- WALKER, Thomas J., 1962. The taxonomy and calling songs of United States tree cricket (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). I. The genus *Neoxabea* and *niveus* and *varicornis* groups of the genus *Oecanthus*. *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 55, č. 3, s. 303–322.
- WALKER, Thomas J., 1963. The taxonomy and calling songs of United States tree crickets (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). II. The *nigricornis* group of the genus *Oecanthus*. *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 56, č. 6, s. 772–789.
- WALKER, Thomas J. a Ashley B. GURNEY, 1967. The metanotal gland as a taxonomic character in *oecanthus* of the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. roč. 69, č. 2, s. 157–161.
- WENDELKEN, Peter a Robert H. BARTH, 1971. The mating behavior of *Parcoblatta fulvescens* (Saussure and Zehntner) (Blattaria, Blaberoidea, Blattellidae, Blattellinae). *Psyche*. roč. 78, s. 319–329.
- WILLIS, Edwin R., 1966. Biology and behavior of *Panchlora irrorata*, a cockroach adventive on bananas (Blattaria: Blaberidae). *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 59, č. 3, s. 514–516.
- WILLIS, Edwin R., 1970. Mating behavior of three cockroaches (*Latiblattella*) from Honduras. *Biotropica*. roč. 2, č. 2, s. 120–128.
- ZEFA, Edison, Luciano de P. MARTINS a Neucir SZINWELSKI, 2008. Complex mating behavior in *Adelosgryllus rubricephalus* (Orthoptera, Phalangopsidae, Grylloidea). *Iheringia, Série Zoologia*. roč. 98, č. 3, s. 325–328.

* sekundární citace