

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Protandrie se zaměřením na motýly

Bakalářská práce

Autor práce: Valérie Čížková

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

2019

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením Mgr. Tomáše Kadlece, Ph.D. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala. Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 25. 4. 2019

Poděkování

Upřímně děkuji Mgr. Tomáši Kadlecovi, Ph.D. za jeho vstřícnost, cenné rady a odborné vedení bakalářské práce.

Abstrakt

Protandrie se zaměřením na motýly

Vymírání motýlů jako indikátorů zdravé a rozmanité přírody představuje reálný problém. Tato práce připomíná, že motýli nelze chránit jako jednotlivce, jediné řešení je v pochopení specifických nároků každého druhu. Mnohé z nich, včetně nejohroženějších druhů, mají navíc tyto nároky rozšířené o specifika svých životních strategií. Majoritním cílem této práce je vytvořit ucelený přehled o protandrii se zaměřením na motýly. Prostřednictvím literární rešerše jsou zde přiblíženy prekopulační a párovací strategie, reprodukční systémy a rozmnožování motýlů. Největší prostor je věnován protandrii, dřívějšímu výskytu samčího pohlaví u živočichů. Existuje sedm hypotéz vysvětlujících důvody tohoto fenoménu, tři z nich jsou nejvíce relevantní pro motýly. Slouží k zabránění příbuzenského páření; zajišťuje, že se samice oplodňují bezprostředně po jejich výskytu, aby se minimalizoval jejich úhyn před reprodukcí; samci, jenž se objevují dříve před samicemi, mají větší šanci na páření s jednou nebo několika samicemi než samci, vyskytující se později. Prostor je také věnován důsledkům plynoucích z protandrie v případě malých populací a změně klimatu ve vztahu k protandrii.

Klíčová slova: životní strategie; protandrické systémy; etologie; Lepidoptera

Abstract

Protandry with focus on butterflies

Extinction of the butterflies as indicators of a healthy and diverse nature is a real problem. This work recalls that butterflies cannot be protected as individuals, the only solution is to understand the specific needs of each species. In addition, many of them, including the most endangered species, have added their life history traits to these demands. The main aim of this work is to create a comprehensive overview of the protandry with a focus on butterflies. Through literature research, precopulation and mate-location strategies, reproductive systems and reproduction of butterflies are presented. The largest part is devoted to protandry, the earlier emerge of male gender in animals. There are seven hypotheses explaining the reasons for this phenomenon, three of which are most relevant to butterflies. It is used to prevent inbreeding; ensures that females are fertilized immediately after their occurrence to minimize their deaths before reproduction; males that appear before females are more likely to mate with one or more females than males that occur later. There is also a part devoted to the consequences of protandry in the case of small populations and climate change in relation to protandry.

Key words: life history traits; protandric systems; ethology; Lepidoptera

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíle práce	2
3 Řád motýli	2
3.1 Prekopulační strategie	3
3.2 Rozmnožování motýlů	4
3.3 Reprodukční systémy	5
3.4 Párovací strategie	6
4 Protandrie	7
4.1 Hypotézy	8
4.1.1 Hypotéza výhody z pořadí	10
4.1.2 Hypotéza citlivosti	10
4.1.3 Hypotéza omezení	11
4.1.4 Hypotéza příležitosti k páření	11
4.1.5 Hypotéza ceny za čekání	12
4.1.6 Hypotéza výběru páření	12
4.1.7 Hypotéza nepříbuzenského páření	13
4.2 Přírodní výběr	13
4.3 Protandrie u členovců	14
4.4 Protandrie u motýlů	15
4.5 Protandrie a sexuální dimorfismus	18
4.6 Protandrie ve vztahu k monandrii a polyandrii	19
4.7 Důsledky protandrie pro malé motýlí populace	20
4.7.1 Alleeho efekt	20
4.7.2 Reprodukční asynchronie	20
4.7.3 Předreprodukční smrt samců	21
4.7.4 Protandrie a klimatické změny	22
4.8 Příkladové studie	23
4.8.1 Okáč skalní	23
4.8.2 Hnědásek černýšový	24
5 Výsledné zhodnocení a diskuze	25
6 Závěr	28
7 Přehled literatury a použitých zdrojů	30

1 Úvod

Protandrie je tendence samců vyskytnout se na místech rozmnožování dříve před tím, než se zde vyskytnou samice. Tento fenomén nalezneme kromě dalších živočichů především u hmyzu. Objevuje se také u určitých druhů motýlů (Fagerström et Wiklund, 1982). Zpravidla se jedná o druhy, u kterých se samice páří pouze jednou, brzy po jejich výskytu. Samice tím snižují riziko jejich předreprodukční smrti. Za těchto okolností mají samci, kteří se vyskytnou mezi prvními, více příležitostí k následnému páření nežli ti, kteří se vyskytnou později (Morbey, 2013).

Motýli v živočišné říši zauímají zvláštní místo. Svědčí o tom již samotná pojmenování některých z nich – létající drahokam (Landman, 1999) či létající květina (Ghazanfar et Raza, 2015). Na motýly se zpravidla pohlíží jinak než na ostatní hmyz, jsou považováni za krásné, něžné a prchavé tvory (Landman, 1999). V přírodě hrají motýli zásadní roli, jsou užitečnými indikátory celkového zdraví ekosystémů a biodiverzity. Bohužel, populace tohoto hmyzu rapidně klesají v důsledku lidských činností, především kvůli ničení stanovišť a používání pesticidů (Ghazanfar et Raza, 2015).

Tato bakalářská práce má přiblížit protandrii se zaměřením na motýly. Pro účinnou ochranu motýlů je důležité porozumět jejich životním strategiím na úrovni druhů (Morbey et al. 2012). U motýlů s touto rozmnožovací strategií musí být jejich ochrana více komplexní. Nejsou vázáni pouze na jedno stanoviště, jejich populace často závisí na úspěchu nejschopnějších jedinců a jejich výskyt je důsledkem vzájemného působení genetických faktorů s faktory týkající se životního prostředí (Morbey, 2013).

V této bakalářské práci poukazují také na nevýhody protandrie, obzvláště na důsledky vyplývající pro malé populace motýlů. Takové populace mohou být oslabené například nevlídným počasím nebo vzácností zdrojů. Může se u nich projevit řada dalších obtíží souvisejících s genetickým uspořádáním populací (Konvička et al. 2005).

Změna klimatu představuje ve vztahu k protandrii neurčitou hrozbu, která zatím nebyla dostatečně prozkoumána. Zvýšení okolní teploty má často přímý vliv na rychlost metabolismu, vývoj, nebo na vzorce chování jedinců.

Mnoho druhů hmyzu ovlivňuje dřívější začátek a prodloužení doby trvání sezón, nastávající souběžně s aktuálními globálními změnami klimatu (Spottiswoode et Saino, 2010). To znamená, že jiné teplotní podmínky životního prostředí protandrických druhů by mohly ovlivnit načasování jejich výskytu, otázkou zůstává, jak zásadně.

2 Cíle práce

Stěžejním cílem této bakalářské práce je rekapitulace dosavadních základních poznatků o fenoménu protandrie prostřednictvím literární rešerše stěžejních literárních prací.

Dalším cílem je upozornit na důležitost pochopení životních strategií motýlů, za účelem jejich účinné ochrany.

3 Řád motýli

Mezi hmyzími řády patří motýli k vývojově nejpokročilejším a druhově nejbohatším, je známo více než 150 000 druhů motýlů (Kovařík, 2000).

Na základě tvaru tykadel bylo v minulosti učiněno hrubé rozdělení na denní (*Rhopalocera*) a noční (*Heterocera*) motýli (jedná se o dělení účelové), kde do první skupiny patří motýli s kyjovitě zakončenými tykadly a do druhé zmíněné motýli, kteří mají tykadla jiných tvarů (např. nitkovitá, hřebenitá nebo péřovitá). Denní motýli jsou zpravidla světlejšího zbarvení a létají za denního světla, oproti tomu noční motýli jsou temněji zbarveni a jsou aktivní v noci. Existuje však mnoho výjimek (Landman, 1999; Macek et al. 2007).

Vyšší klasifikace řadí motýli do kmene členovců (www.biolib.cz):

kmen: Arthropoda (členovci)

podkmen: Hexapoda (šestinozí)

třída: Insecta (hmyz)

podtřída: Pterygota (křídlatí)

infratřída: Neoptera (novokřídlí)

kohorta: Endopterygota (hmyz s proměnou dokonalou)

řád: Lepidoptera (motýli)

Motýli mají životní cyklus zahrnující dokonalou proměnu. Probíhá následovně; z vajíčka vylézá housenka, která prochází několika růstovými stupni a několika stupni svlékání; při posledním svlékání se housenka promění v kuklu, v tomto stádiu probíhá vnitřní přestavba housenky (tzv. metamorfóza). Nakonec se larva mění v dospělý, okřídlený hmyz (Kovařík, 2000).

Tykadla motýlům udržují rovnováhu, plní úlohu hmatového orgánu, ale také slouží jako orgán čichu. Nejvýznamnější složkou potravy dospělců je nektar z květů. Zde také existují výjimky, např. některé čeledi nemají sosák vyvinutý vůbec (Landman, 1999).

3.1 Prekopulační strategie

K vyhledání vhodného partnera stejného druhu opačného pohlaví, slouží různé strategie nebo jejich kombinace (Landman, 1999). Prekopulační chování zahrnuje každý typ chování, jehož výsledkem je získání sexuálního partnera. Po fázi vyhledávání (Ringo, 1996) následuje chování při námluvách, vedoucí k výběru lepšího sexuálního partnera (Safonkin, 2011). Jedinec se snaží zaujmout druhé pohlaví a získat ho ke kopulaci. Podnět k tomuto chování může vycházet jak ze strany samce, tak ze strany samice, případně od obou pohlaví. Hmyz, včetně motýlů, vykazuje z hlediska ontogeneze tři typy receptivity neboli kopulační připravenosti. Cyklickou (samice jsou střídavě receptivní a nereceptivní), krátkodobou (samice se páří během jednoho krátkého vývojového období) nebo kontinuální. Primární (počáteční) receptivita může být stimulována nebo inhibována výživou, vývojem pohlavních orgánů nebo hormony (Ringo, 1996).

Nejlépe prostudované je vyhledávací chování samců (*mate-locating behaviour*). Samci se nemusí zabývat kladením vajíček, jejich hlavní nebo alespoň nejnapadnější aktivitou je shánění partnerek (Beneš et al. 2002). Tradičně se rozlišují tyto obecné kategorie; (1) číhání (*perching*) - vyčkávací strategie, samci sedí na místech s dobrým rozhledem (např. vyvýšené koruny stromů, keře, volná půda), a zkoumají prolétávající objekty ve snaze nalézt samici, (2) patrolování (*patrolling*) - téměř nepřetržitý let samců při hledání samic, (3) *hilltopping* – samci i samice vyhledávají vrcholy kopců, na kterých dochází k výběru partnerů a k páření (Scott, 1974; Zonneveld et Metz, 1991).

Perchující druhy se obvykle páří v omezených oblastech, často v průběhu určité části dne. Výběr pro páření v malé části habitatu může nastat, je-li tento typ lokality frekventovaný pro velké množství druhů, je-li hustota druhu nízká, nebo pokud se samice vyskytují pouze v části obvyklé letové oblasti. Patrolující druhy se zpravidla páří po celém biotopu a v kteroukoliv denní dobu. Tato strategie může být výhodná v chladných oblastech, kde let pomáhá motýli zahřát (Scott, 1974).

Příkladem perchujícího motýla s protandrií je *Brassolis sophorae* (Linnaeus, 1758). Tento motýl je bivoltinní, neboli mající dvě (diskrétní) generace ročně (Beneš et al. 2002). Období dospělosti trvá téměř 5 týdnů. Obě pohlaví jsou schopna se pářit brzy po jejich výskytu. Doba letu dospělých samců je omezena na soumrak, kdy obvykle patrolují volné vzdušné prostory. Samci mají rychlý a nepravidelný let, zatímco samice mají pomalejší planární let. Páření může proběhnout během jednoho dne po výskytu samic v biotopu. Samice jsou větší než samci, a to jak v tělesné hmotnosti, tak v délce křídel. Tento fakt souvisí s tím, že jejich zadečková část je charakteristicky zvětšený vajíčky (Ruszczyk et Carvalho, 1993; Carvalho et al. 1998).

Příkladem patrolujícího motýla s protandrií je *Parnassius smintheus*; Doubleday, [1847]. Generace tohoto motýla jsou monovoltinní, neboli jednou za rok se vyvíjí a rozmnožuje (Beneš et al. 2002). Patrolující samci hledají samice, většina samic se spáří velmi brzy po jejich výskytu. Potomstvo dané samice je hodně rozptýleno. Samice kladou vajíčka jednotlivě a mezi kladením mohou uletět desítky metrů. Samice může naklást stovky vajíček. Přezimování, ke kterému dochází ve stádiu vajec je spojené s vysokou mortalitou (Keyghobadi et al. 2002).

3.2 Rozmnožování motýlů

Vylíhlá, dosud neoplozená samice vylučuje feromony z posledních zadečkových článků, někdy přeměněných na tzv. nepravé kladélko (Landman, 1999). Pokud samice nápadně vysune koncové články zadečku, je to neklamné znamení, že samice „vábí“ a je tedy dosud neoplozena. Samice zahajuje vábení s nástupem vhodných klimatických podmínek. Samec feromony registruje pomocí čichových orgánů umístěných v tykadlech, čichová buňka odpovídá typu dané pachové molekuly vábící samice, samec tak nedokáže vyhodnotit pachové feromony jiných druhů. Po analýze hustoty molekulárního proudění, síly a směru větru, samec určí směr

(i to i na vzdálenost několik kilometrů) a pátravým letem se přibližuje ke zdroji vábení (Kovařík, 2000).

Poslední dva články u samců a poslední tři u samic se přeměnily v kopulační orgány. Samci mají na konci svého těla pár klešťovitých výrůstků, během páření si jimi přidržují samici. (Landman, 1999). Kopulující pár setrvává v klidu v různých polohách typických pro daný druh či skupinu druhů i značně dlouhou dobu 12 až 24 hodin. Samec ponechává penis zasunutý ve zvláštním otvoru samice, který slouží u většiny motýlů výhradně ke kopulaci. Postupně dochází k přenosu spermatoforu a k vlastnímu oplození. Po skončení kopulace je samec většinou připraven k dalšímu páření, i když kvalita oplození je již často nižší. Další oplození samice většinou odmítá, s výjimkou případů, kdy oplození nebylo úspěšné. V takovém případě samice pokračuje ve vábení (Kovařík, 2000). Samice jsou opatřeny kladélkem, prostřednictvím kterého kladou vajíčka na rostliny (Landman, 1999).

3.3 Reprodukční systémy

Mezi hlavní typy reprodukčních systémů u motýlů patří monogamie, resp. monandrie (spáření samice pouze s jedním samcem) a polygamie, resp. polyandrie (opakované páření se s více samci) (Safonkin, 2011; Wiklund et Forsberg, 1991).

Monogamní druhy motýlů nemají postkopulační mechanismy sloužící ke zvýšení úspěchu při zajišťování vlastního potomstva. Těmi jsou například kompetice spermií, skrytá samičí volba a pravděpodobně i „nošení dárků“. Monogamie má řadu výhod, především právě v jedné kopulaci. S příznivým výsledkem jednoho páření, samice šetří energii nezbytnou pro migraci a následné kladení vajíček. Potenciální fyzické poškození způsobené vícenásobnou kopulací je zmírněno. Na rozdíl od polygamních druhů je úspěch reprodukčního chování u monandrických druhů určen před, nebo během páření. V případě polygamie, hlavní roli v úspěchu reprodukce hrají kopulační mechanismy, související s morfologií pohlavních orgánů (vhodnost pohlavních orgánů samců a samic) a postkopulačními mechanismy (Safonkin, 2011).

Protandrické populační modely (Wiklund and Fagorström, 1977; Iwasa et al., 1983) naznačují, že úspěch páření samců je zvýhodněn jejich hromadným výskytem před výskytem samic. Samci, kteří se objeví na místech rozmnožování později, ztrácejí v „evoluční hře“ šanci na produkci potomstva. Samci, jenž se vyskytli dříve, v této hře vyhrávají, i když riskují, že zahynou dříve, než se vůbec samice objeví.

Nicméně mají příležitost najít maximální množství receptivních samic bezprostředně po jejich vylíhnutí. Ve vývoji divergence polygamií a monogamií reprodukčního chování to může být klíčovým faktorem. U hmyzu s polyandrickým systémem páření se samice páří během celého života a reprodukční úspěch samců se během jejich života neustále zvyšuje. Monandrický reprodukční systém, s kratším obdobím páření, méně závisí na délce života samců, protože receptivní samice jsou dostupné pouze na začátku letu generace (Wiklund et al., 2003; Safonkin, 2011)

Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím pravděpodobnost opakovaného páření je konkurence. Konkurenční boj vede k větší sexuální aktivitě samic i samců. V případě polyandrie vede konkurence mezi samci k opakovanému páření samice, a to nejen s různými samci, ale také se stejným samcem. Faktem je, že větší samci jsou schopni častějšího opakovaného páření než samci menšího vzrůstu (Safonkin, 2011).

3.4 Párovací strategie

Většina motýlů nežije déle než dva až tři týdny, v tomto krátkém čase se musí postarat o svou reprodukci (Landman, 1999). Jak zmiňuje Wiklund (2018), dosažení spáření může být problémem stejně tak pro samice, jako pro samce. Sexuálně aktivní samci zpravidla značně převyšují počty samic, z tohoto důvodu je pro průměrného samce daleko těžší najít vhodnou samici k páření. U hmyzu pozorujeme řadu systémů páření. Pro některé samce to obnáší strávit celý život hledáním samic, s tím spojené získávání území a lekovou polygynií (Thornhill et Alcock, 1983). Polygynie (z *angl. polygyny*) je označení pro páření se jednoho samce s více samicemi (zároveň se samice páří s jedním samcem). Je zde důležitá distribuce samic. Jedním z typů polygynie je takzvaná leková, kdy si samci brání svá symbolická teritoria, která navštěvují samice. Samci se o potomstvo nestarají (Höglund et Alatalo, 2014). Teritorialita a lekování obvykle zapříčiňují konkurenční boj mezi samci o samice, a proto může vést k selekci samců s velkou velikostí těla (Teder, 2014). Vytvořené systémy páření, s jejichž pomocí samci neustále vyhledávají samice, lze považovat za podobné situace, jako je konkurenční boj (Persson, 1985). Ačkoli může mít velikost samců významné důsledky pro získání protějšku k páření, samci soutěží o samice také v časovém rozměru. Stručně řečeno, skutečnost, že poměr pohlaví je téměř vždy větší u samců znamená, že receptivních samic je nedostatek,

a tudíž by měli samci načasovat jejich výskyt, aby maximalizovali počet střetnutí s těmito samicemi během jejich života.

Predikce toho, jaké by mělo být časové rozvržení výskytu samců a samic, je značně usnadněno matematickým modelováním. Od konce sedmdesátých let až do dnešních dnů byla řada modelů zdokonalena, aby pomohla objasnit například otázku; jestliže známe podobu křivky výskytu samičí populace, jak by měla vypadat křivka, znázorňující výskyt samčí části populace v čase? Tyto modely v podstatě spadají do dvou kategorií (Wiklund, 2018). V první skupině modely předpokládají, že rozdělení časů výskytu je neměnné (Wiklund et Fagerström, 1977; Fagerström et Wiklund, 1982; Zonneveld et Metz, 1991) a tvar křivky znázorňující výskyt je důsledkem vzájemného působení genetických faktorů s faktory týkajícími se životního prostředí, jako je například teplota (Wiklund et Fagerström, 1977). Druhá skupina modelů předpokládá, že neexistují žádné vlivy na tvar křivky výskytu samců (Botterweg, 1982).

Kromě různých optimalizačních kritérií, tyto dva druhy modelů jsou založeny na stejném souboru předpokladů; (1) již zmíněný vliv genetiky, (2) všechny samice budou oplodněny, (3) samice se spáří pouze jednou, (4) samice se pokaždé spáří v den jejich vylíhnutí, (5) samci jsou schopni vícenásobného páření, (6) samci jsou obdařeni danou mírou úmrtnosti, která je nezávislá na věku. Kromě toho oba modely také předpokládají, že všichni samci, kteří jsou aktivní ve stejný den, mají stejné příležitosti k nalezení, a spáření se s „panenskou“ samičkou. Z tohoto důvodu oba typy modelů předpokládají použití optimalizačního kritéria, že samci jsou selektováni pro maximalizaci počtu páření během jejich života, což je přímo úměrné počtu samic, se kterými se střetnou a nepřímo úměrné počtu konkurujících samců (Wiklund, 2018).

4 Protandrie

U mnoha taxonů můžeme pozorovat rozdílný výskyt samců a samic na místech reprodukce jejich populace. Jedním z těchto jevů je protandrie neboli dřívější výskyt samčí části populace na rozmnožovacích stanovištích, nežli je tomu tak u samičí části (Morbey et Ydenberg, 2001). Darwin byl první, kdo si uvědomil teoretický význam protandrie, vysvětloval ji jako důsledek pohlavního výběru (Carvalho et al. 1998).

Je naprosto nezbytné vyzdvihnout, že doména protandrie je omezena na druhy, které mají oddělené a zároveň také nepřekrývající se generace. To platí jak u hmyzu, tak i u ostatních tříd, ve kterých se protandrie vyskytuje. Protandrie se nemůže existovat v prostředí, kde jsou přítomni reproduktivně aktivní samci a samice v průběhu celého roku (Wiklund, 2018). Termín protandrie se v literatuře také používá k označení vzniku nějakého úkazu, jenž se objevuje v podobném čase (Morbey et Ydenberg, 2001).

Protandrie se objevuje u rozmnožování různých živočišných taxonů (Morbey et Ydenberg, 2001) i u rozmnožování dvoudomých rostlin. Konkrétněji se vyskytuje např. v případě migrujících ryb z čeledi lososovití (Salmonidae, G. Cuvier, 1816), migrujícího ptactva, u hmyzu a u hermafrodičských zvířat (Morbey et Ydenberg, 2001; Møller et al. 2008). Například samci motýlů se mohou líhnout z kukel jako pohlavně zralí jedinci v průměru dříve nežli samice (Wiklund et Fagerström, 1977; Morbey, 2012). U ptáků žijících a migrujících v mírném podnebném pásu, mohou samci přiletět na místa rozmnožování v průměru dříve nežli samice (Myers, 1981; Møller, 2004).

Opačný jev označuje protogynie (z ang. *protogyny*), a to dřívější výskyt samic oproti samcům. Jedná se o méně běžnou formu pohlavní selekce (Oring et Lank, 1982; Calabrese et Fagan, 2004), než kterou je protandrie. Je zastoupena především některými druhy ptáků s obrácenými rolemi pohlaví (Oring et Lank, 1982).

U hermafroditů se jevem označuje situace, kdy začnou produkovat nejdříve samčí pohlavní buňky – spermie (Charnov, 1982). V rámci jednoho jednotlivce lze tuto situaci považovat pouze za problém odlišného načasování dozrání pohlavních orgánů (Morbey, 2013).

4.1 Hypotézy

Protandrie charakterizuje jev na úrovni populace, ale ve své podstatě se týká individuálních rozhodnutí o časování reprodukce. V důsledku toho, behaviorální ekologie přistoupila ke studiu selekčních faktorů ovlivňujících vývoj protandrie. Většina z těchto prací zahrnovala modelování výhod a nevýhod rozdílného načasování výskytu jedinců, některé uvažovaly o herně-teoretickém úhlu pohledu (Morbey, 2013).

Následně bylo pro protandrii navrženo nejméně sedm hypotéz (**Tab. 1**). Hypotézy se vzájemně nevylučují (Morbey et Ydenberg, 2001). Určujícím faktorem pro významnost každé z nich je míra vícenásobného páření samečků a přítomnost samčí teritoriality. V prvních třech hypotézách nemá dřívější výskyt samců (případně samiček) pro jejich populaci žádné přímé důsledky (neovlivňuje zdraví, kondici či zdatnost jedinců). Podle dalších čtyř hypotéz ve druhé skupině, rozdíl mezi samčím a samičím načasováním má přímé důsledky na celkový zdravotní stav u obou pohlaví a výběr přímo zachovává maximální míru zdatnosti jedince (Wiklund et Solbreck, 1982; Morbey, 2013).

Tabulka 1: Sedm hypotéz protandrie (dřívějšího výskytu samců na stanovištích než samic). Výběr působí buďto přímo nebo nepřímo na rozdíly mezi načasováním výskytu samců a samic. Tyto hypotézy mohou být také přizpůsobeny k vysvětlení dřívějšího výskytu samic v oblastech rozmnožování (protogynie). Převzato a upraveno dle Morbey et Ydenberg (2001).

hypotéza	druh selekce	příčina selekce	klíčové zdroje
výhody z pořadí	nepřímá	selekce mezi teritoriálními pohlavími (samci) zvýhodňující dříve příchozí	Ketterson et Nolan (1976); Myers (1981)
citlivosti	nepřímá	silnější selekce samic (nežli samců), vyvarování se nepříznivým okolním podmínkám panujícím ze začátku roku	Ketterson et Nolan (1983); Francis et Cooke (1986)
omezení	nepřímá	silnější selekce nedokonalých vrozených vlastností, vztahující se k dřívějšímu výskytu samců nežli samic	Gauthreaux (1978); Wiklund et Solbreck (1982)
příležitosti k páření	přímá	selekce samců, jejich dřívější výskyt před samicemi maximalizuje jejich příležitosti k páření	Wiklund et Fagerström (1977); Bulmer (1983); Iwasa et al. (1983); Parker et Courtney (1983)
ceny za čekání	přímá	selekce samic, pozdější příchod (až po samcích) minimalizuje jejich čas strávený čekáním na samce	Fagerström & Wiklund (1982); Olsson et Madsen (1996)

výběru páření	přímá	selekce samic, pozdější výskyt (až po samcích) jako pářící strategie hodnocení	Wang et al. (1990); Wedell (1992)
nepříbuzenského páření	přímá	selekce samců, příchod před samicemi dává možnost vyhnout se páření s blízkými příbuznými jedinci	Petersen (1892)

Tyto hypotézy se liší v předpokládaných cílech selekce; dle načasování výskytu samců vzhledem k výskytu samic, dle načasování výskytu samic k výskytu samců a dle nezávislého načasování výskytu samců a samic (Morbey, 2013).

4.1.1 Hypotéza výhody z pořadí (*Rank advantage hypothesis*)

U ptáků se protandrie objevuje v případě jejich soutěžení o výběr teritoria příslušící těm jedincům, jenž přilétají na dané území mezi prvními (Ketterson et Nolan, 1976). Načasování příchodu samců lze také interpretovat jako evoluční hru, jelikož kvalita získaného teritoria se odvíjí od počtu ptáků, kteří již přiletěli dříve (Smith, 1982). Přilet samců do cílového působiště je hnán vpřed tímto typem konkurence (Kokko, 1999). Načasování přiletu samců (a tudíž i stupeň protandrie) je pravděpodobně dán výhodou v dosažení vysoce kvalitního území a cenou za jeho dosažení v rámci vydané energie. Výhody či nevýhody pro dřívější přilet samců před samicemi nejsou brány v úvahu. V tomto případě by se o protogynii jednalo při obrácených rolích pohlaví jedinců daného druhu (Morbey et Ydenberg, 2001).

4.1.2 Hypotéza citlivosti (*Susceptibility hypothesis*)

Pokud jsou pohlaví rozdílně náchylná na nepříznivé přírodní podmínky na místech rozmnožování, může tato skutečnost dát za vznik protandrii. Například samci mohou být větší než samice, a tudíž lépe zvládnout špatné podmínky, které převládají na začátku roku. Tedy samci se vyskytnou dříve v roce, v době nepříznivých podmínek (Ketterson et Nolan, 1983). Tato hypotéza pracuje s předpokladem existence podobných výhod pro obě pohlaví u dřívějšího výskytu s tím, že to pro každé z nich obnáší vydání rozdílné energie. Míra protandrie by měla záviset na tom, jak výrazně přírodní podmínky ovlivňují samce a samice. Výběr by nahrával protogynii, pokud by byli samci dříve v době rozmnožování citlivější na nepříznivé podmínky než samice (Morbey et Ydenberg, 2001).

4.1.3 Hypotéza omezení (*Constraint hypothesis*)

Rozdíl v časech vylíhnutí může být průvodním jevem přirozeného výběru selektujícího jiné životní strategie (*life history traits*). Například u hmyzu je protandrie vedlejším produktem vedoucím k větší velikosti samic (mají delší čas na vývoj) než samců, kdy reprodukční schopnost samic se zvyšuje s jejich velikostí (Canal et al. 2012). Wiklund et Solbreck (1982) vysvětlují tuto hypotézu v případě motýlů; pokud jsou samci selektováni býti menšími v poměru k samicím, ale vyvíjejí se podobným tempem, jako se vyvíjejí samice (tím je myšleno omezení), je to výsledkem protandrie. Načasování výskytu s ohledem na pohlaví může být dle této hypotézy maladaptivní (nežádoucí). Je těžké rozlišit, zdali se v tomto případě jedná o záměr či náhodný důsledek. Protandrie u motýlů může dávat přednost kratšímu vývojovému období a menší velikosti samců než samic. Tato hypotéza by také mohla být přizpůsobena k vysvětlení protogynie.

Tři dosud zmíněné hypotézy se vzájemně nevylučují. Jakákoli kombinace zisků, nákladů a omezení, která působí rozdílně na samce a samice, by mohla vést k protandrii (nebo protogynii). (Morbey et Ydenberg, 2001).

4.1.4 Hypotéza příležitosti k páření (*Mate opportunity hypothesis*)

Protandrie může umožnit polygynním samcům, těm, kteří mají více než jednu samici k páření, maximalizovat jejich příležitost k tomuto aktu se samicemi (Wiklund et Fagerström, 1977). Takovéto modely předpokládají, kdy by se měli samci objevovat ve vztahu k předpokládanému výskytu samic, ale také, že všechny samice se páří bezprostředně po jejich výskytu (Morbey et Ydenberg, 2001). Během každého dne v období výskytu se samci pouštějí do spletité soutěže o objevující se nespárené samice, a počet páření tak rozdělují rovnoměrně. Podle *hypotézy příležitosti k páření* je míra protandrie závislá na faktorech, které ovlivňují příležitosti k páření. Například pokud mají samci vysokou úmrtnost, jejich doba strávená v oblastech rozmnožování se bude s výskytem samic překrývat pouze krátce. Jejich výskyt by tedy měl úzce kopírovat dostupnost samic. V opačném případě, při nízké úmrtnosti samců po výskytu samic a v kombinaci s předpokladem, že budou žít po celou dobu rozmnožovacího období, měli by všichni samci dorazit k prvnímu dni a být vysoce protandričtí (Scott, 1977).

4.1.5 Hypotéza ceny za čekání (*Waiting cost hypothesis*)

Tato hypotéza zvažuje selektivní výhodu protandrie z úhlu pohledu samic. Předpokládá se, že stadium před příchodem do kýžených míst rozmnožování je bezpečnější, nebo dokonce i výhodnější z pohledu nižších výdajů energie. Po příchodu do rozmnožovacích území nemusejí být samci schopni se okamžitě rozmnožovat. Nejdříve musí hledat samice nebo strávit alespoň minimální množství času fyziologickými nebo behaviorálními přípravami (Fagerström et Wiklund, 1982). Tyto přípravy v sobě zahrnují například zrání reprodukčních orgánů, vytyčování teritorií nebo dominantní hierarchii. Lze říci, že pro samice je výhodnější oddálení vylíhnutí než čekání na samčí pohlavní dospělost ve společném působišti.

Například, u parazitů nebo u jiných organismů, které využívají hostitele k rozmnožování, jsou samci zodpovědní za nalezení hostitele a přivábení samic (Grewal et al. 1993). Objevením se (tj. vstupem do reprodukční fáze) později než samci, samice se mohou vyhnout čekání na to, než se samci „zařídí“ v prostředí, kde se rozmnožují. Podle této hypotézy by měla být pozorována větší protandrie, pokud je „cena za čekání“ vyšší. O protogynii by se dalo hovořit, pokud by samci před rozmnožováním „museli čekat“ na samice (Morbey et Ydenberg, 2001). Pokud samice musí čekat na setkání s hledajícími samci, samice mohou být selektovány tak, aby minimalizovaly jejich dobu čekání tím, že dosáhnou vhodného období s nejvyšším počtem hledajících samců. Oproti tomu vrchol dostupnosti samic se vyskytuje v průběhu vrcholu samčího výskytu (Scott, 1977; Fagerström et Wiklund, 1982). Podle modelů Zonnevelda a Mertze (1991) může být protandrie v souladu s oběma těmito přínosy. Jak s maximalizací samčích příležitostí k páření, tak k minimalizaci doby čekání samic. Je tady pouze malý rozdíl v optimálním stupni protandrie ze samčího a samicího pohledu. I kdyby byli samci monogamní, protandrie by pravděpodobně umožnila samicím čekat kratší dobu. To nám ukazuje, že hypotézy přímého výběru se vzájemně nevylučují.

4.1.6 Hypotéza výběru páření (*Mate choice hypothesis*)

Protandrie může také být výsledkem strategie, prostřednictvím které si samice vybírají samce, kteří přežili nejdéle a následně se s nimi páří (tj. samce vrcholných kvalit) (Wang et al. 1990). Podle této hypotézy, samice musí být schopny posoudit dlouhověkost samce (čas uplynulý od doby jeho výskytu). Samci, takzvané vyšší

kvality, musí mít větší pravděpodobnost přežití než samci s nižšími kvalitami (tj. úmrtnost nemůže nastat náhodně). Čekání samic po jejich výskytu v oblastech rozmnožování by i z tohoto pohledu bylo méně výhodné než jeho oddálení. Stupeň protandrie závisí na prospěchu z výběru páření a na výdajích za čekání. Protogynie by byla očekávána při obracení pohlaví (Morbey et Ydenberg, 2001). Podobná myšlenka by mohla vysvětlit protandrii u živočišných taxonů s vysokou mírou přežití během rozmnožovací sezóny. Pokud dlouhodobá obrana rozmnožovacího teritoria nebo postavení v dominantní hierarchii třídí nejkvalitnější samce, a pokud samice dokáží posoudit dobu této úspěšné obrany, protandrie může snížit nevýhody plynoucí z čekání na rozmnožování tím, že usnadní výběr páření (Kokko, 1999).

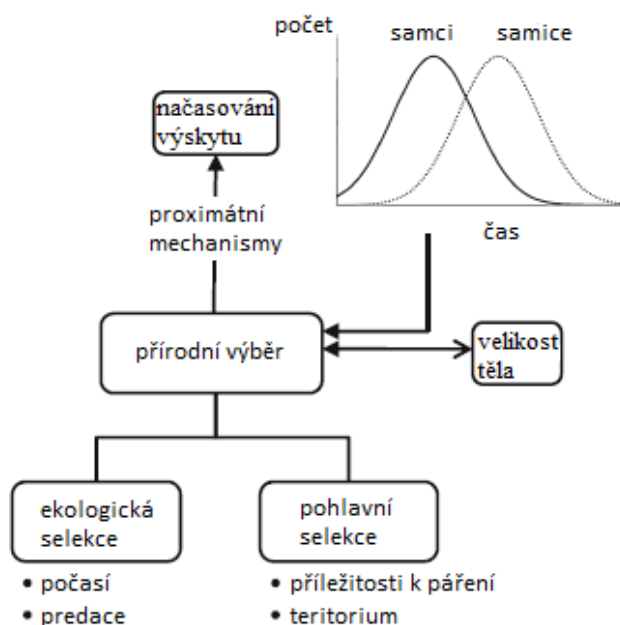
4.1.7 Hypotéza nepřibuzenského páření (*Outbreeding hypothesis*)

Protandrie také může být strategií, která zmenší riziko přibuzenského páření (Petersen, 1892). Pokud se jedinci rozptýlí ze společného prostředí krátce před reprodukčním obdobím, samci mohou zvýšit pravděpodobnost páření se samicemi bez přibuzenských vztahů. Určující totiž je, v jakém pořadí samec do míst rozmnožování přiletí. Nejúspěšnější samci zabírají nejlepší teritoria. To znamená, že se populace promíchá. Tato hypotéza byla zdiskreditována, protože nevysvětluje, proč by byla protandrie upřednostněna před protogynií (Wiklund et Fagerström, 1977). Také se méně dobře uplatňuje u déle žijících druhů (jako jsou například ptáci, ryby, obojživelníci, plazy nebo savci), protože dřívější odchod samců před rozmnožováním nemusí nutně ovlivnit počet potenciálních přibuzenských páření (Morbey et Ydenberg, 2001).

4.2 Přírodní výběr

Modely, jejichž cílem je vysvětlit důvody k protandrii, ukazují, že samci i samice mohou mít z protandrie úspěch, ačkoliv pro každé pohlaví to může být z jiných důvodů (Fagerström et Wiklund, 1982). Obecně platí, že protandrie by se měla vyvíjet u druhů, kde je rozdíl v reprodukčním úspěchu větší u samců než u samic. Neboli pokud jsou náklady vynaložené na dřívější výskyt samců vyváženy zvýšenými možnostmi páření (pohlavní výběr). Obrázek zjednodušeně zobrazuje faktory působící na protandrii (Morbey et al. 2012).

Obrázek 1: Konceptuální znázornění, jak přírodní výběr působí na samčí a samičí načasování reprodukce a protandrii. Převzato a upraveno podle Morbey et al. (2012).



Ekologická selekce selektuje jedince na základě jeho životaschopnosti a pohlavní selekce na základě jeho schopnosti se rozmnožovat. Obě tyto selekce jsou součástí přírodního výběru a mají antagonistické účinky na protandrii. Přírodní výběr také závisí na vlastnostech jedince, jako je jeho velikost, nebo na načasování výskytu samců a samic. Šipky s vyplněnými hlavičkami představují kauzální vztahy uvažované v protandrických modelech (**Obr. 1**). Šipka bez vyplněné hlavičky představuje velikost těla jako předmět selekce, která není v protandrických modelech explicitně zvažována. Proximální mechanismy představují chování a fyziologické reakce příslušné environmentálním a sociálním podnětům, také nejsou explicitně zvažovány v protandrických modelech (například reflexy nebo dědičnost). Úlohu pohlavního výběru zdůrazňuje hypotéza příležitosti k páření a hypotéza výhody z pořadí. Hypotéza citlivosti zdůrazňuje úlohu ekologické selekce závislé na pohlaví a velikosti jedince (Obr. 1; Morbey et al. 2012).

4.3 Protandrie u členovců

U členovců se protandrie vyskytuje v podobě dřívějšího vylíhnutí samců nebo načasováním výskytu některých jedinců v místech rozmnožování. Některé rozdíly v četnosti, stupni nebo významnosti protandrie souvisí s rozdíly v životních

historiích (přímý vývoj nebo diapauza, holometabolie, hemimetabolie) a počtu generací (monovoltinní, bivoltinní nebo multivoltinní) (Morbey, 2013).

Například Jarošík a Honek (2007) shromáždili rozdíly ve vývoji mezi samci a samicemi a pozorovali protandrii u švábů (Blattodea), brouci (Coleoptera), dvoukřídlí (Diptera), blanokřídlí (Hymenoptera), motýli (Lepidoptera) a rovnokřídlí (Orthoptera). Žádnou protandrii nezaznamenali v podřádu plošnice (Heteroptera), v podřádu stejnokřídlí (Homoptera), v řádu síťokřídlí (Neuroptera). Protogynii zaznamenali v řádu blechy (Siphonaptera). V jejich přezkoumání shledali větší protandrii u hmyzu s heterometabolií (postrádající stadium kukly) než u hmyzu s holometabolií (Morbey, 2013).

Ve studii o teritoriálních kobylkách (Wang et al. 1990) *Ligurotettix coquilletti* (McNeill, 1897) je pozorovatelná také selekce pro nejdříve přichozí samce, protože ti, kteří se vyskytnou na místech páření, získávají kvalitnější území, která přilákají více samic. Hypotéza citlivosti je upozaděna, ale pokud jsou samci členovců menší než samice, což je častý případ, podle této hypotézy by neměli dorazit dříve než samice (Morbey et Ydenberg, 2001).

Hypotéza omezení bývá často zpochybňována jako jediná příčina protandrie u motýlů, protože důkazy o stálých vývojových vazbách jsou slabé (Wiklund et Solbreck, 1982). Z hypotéz, kde selekce působí přímo, získala nejvíce pozornosti v publikacích o členovcích hypotéza příležitosti k páření. Tuto skutečnost pravděpodobně zapřičiňuje fakt, že tato hypotéza zdůrazňuje výhody plynoucí z vícenásobného páření samců. U mnoha členovců, samci vynakládají pouze malé množství spermatu při každém páření. Následné páření s několika samicemi může značně zvýšit samčí rozmnožovací úspěch (Thornhill et Alcock, 1983).

4.4 Protandrie u motýlů

U motýlů se mohou vzájemně překrývat jejich generace. Pro fenomén protandrie je však příznačné, že se vyskytuje u druhů motýlů s nepřekrývajícími se generacemi (Bulmer, 1983; Wiklund, 2018). Pokud má tedy daný druh motýla více než jednu generaci za rok, komplikuje tím kompromisy spojené s protandrií, protože tím stěžuje podmínku mít nepřekrývající se generace (Morbey, 2013). Pro protandrii u motýlů je typické, že se samci líhnou jeden nebo několik dní před vylíhnutím samic (Wiklund et Fagerström, 1977; Mazzi et al. 2011). Například protandričtí samci v

populacích hnědásků se líhnou v porovnání se samicemi s posunem několika dní. S prodlevou i tří týdnů se můžeme setkat u vylíhnutí velkých okáčů například jako u o. skalního (Konvička et al. 2005).

Samice se páří brzy po jejich vylíhnutí, nejčastěji jsou monandrické, dlouho žijící, krmí se po celý jejich život. Dozrávání oocytů je značně zpožděno až do pozdního dospělého života a zdá se být pod kontrolou juvenilního hormonu (Kopper et al. 2001). Také je typické, že protandrie, a doprovázející samičí monogamie jsou typicky spojeny s těmi druhy motýlů, kteří zahajují vývoj základů vajíček již během stadia larvy nebo kukly (Ramaswamy et al. 1997).

Následující čtyři hypotézy vysvětlují funkční význam protandrie u motýlů (Morbey, 2013):

- a) slouží k zabránění příbuzenského páření (Petersen, 1892)
- b) zajišťuje, že pouze ti „nejschopnější“ samci přežijí dostatečně dlouho na to, aby se mohli spářit
- c) zajišťuje, že se samice oplodňují bezprostředně po jejich výskytu, aby se minimalizoval jejich úhyn před reprodukcí (Lundgren et Bergström, 1975)
- d) samci, jenž se objevují dříve před samicemi, mají větší šanci na páření s jednou nebo několika samicemi, než samci vyskytující se později (Konvička et al. 2005).

Ze sedmi obecně platných hypotéz pro protandrii u živočichů (Morbey et Ydenberg, 2001), jsou tyto nejvíce relevantní pro motýli (Wiklund et Forsberg, 1991; Morbey, 2013). Podle hypotézy příležitosti k páření umožňuje protandrie samcům maximalizovat jejich příležitosti k páření se samicemi. Podle hypotézy ceny za čekání umožňuje protandrie samicím minimalizovat pravděpodobnost jejich úhynu před reprodukcí. Podle hypotézy omezení je protandrie průvodním jevem selekce pro samičí sexuální dimorfismus (Morbey et al. 2012).

Zmíněné hypotézy však nepodávají všeobecně platné a neochvějné vysvětlení. Účinnost prevence příbuzenského páření, jako je tomu za pomoci protandrie, by byla obdobná také pomocí protogynie. Z tohoto důvodu nelze běžnější výskyt protandrie na rozdíl od výjimečného výskytu protogynie vysvětlit výhradně první hypotézou. Druhou hypotézu musíme také popřít. Pokud by podstatná část samců zemřela před pářením, mohli bychom počítat s vlivy přírodního výběru.

Ten by jistě zúžil, a nakonec i zcela odstranil mezeru v čase mezi výskytem jednotlivých pohlaví. Třetí hypotéza nám říká, že se samci vyskytují před samicemi, čímž sami sebe vystavují riziku úhynu před reprodukcí. Tedy dávají v sázku jejich vlastní reprodukční úspěšnost. Přítomnost takového sebeobětování samců by byla neslučitelná s teorií přírodního výběru. Čtvrtá hypotéza poskytuje v podstatě pouze uvažování pohybující se v kruhu, jelikož uznává výhradně autorovo ztotožnění s přírodním výběrem, jakožto mechanismem stojícím za vývojem protandrie. Tato poslední zmíněná hypotéza nevysvětluje, jakým způsobem přesně určit podmínky, za nichž by měli být časně vyskytující se samci reproduktivně zvýhodněni, ale pouze počítá s faktem, že to tak je (Wiklund et Fagerström, 1977). V přírodě pravděpodobně působí několik faktorů přirozeného výběru zároveň, čímž se stírají jakékoliv rozdíly mezi hypotézami (Morbey et al. 2012).

Biotické a abiotické faktory působící na organismus mohou být posíleny náročnými podmínkami v extrémních ekosystémech. Například u perleťovce vysokohorského (*Boloria pales*, Denis & Schiffermüller, 1775) byla pozorována „mírná“ protandrie.

Studie tohoto motýla proběhla v jižních Karpatech. Před vylíhnutím samic se objevil pouze malý počet vylíhnutých samců. Toto pozorování bylo připsáno adaptaci na prostředí drsného vysokohorského prostředí. Je zřejmé, že v tak nepředvídatelných podmínkách panujících ve skutečně extrémních stanovištích musí být protandrie zmírněna. Obě pohlaví tak mohou těžit z výhod plynoucích z protandrie, ale zároveň zvyšují přežití populace ve výrazněji nevlídných rocích, které mohou přijít. Eventuální krátký časový nesoulad mezi načasováním výskytu samců a samic perleťovce vysokohorského neohrožuje (Ehl et al. 2019).

Studie *Speyeria idalia* (Drury, 1773) vysvětluje, že některé druhy jsou monovoltinní kvůli krátké dostupnosti potravy. Životní cyklus *S. idalia* je formován sezónně omezenou hostitelskou rostlinou. Tento motýl je protandrický; nejprve se objevují samci na začátku června, zatímco samice se začínají líhnout nejdéle o dva týdny později. Páření nastává brzy po vylíhnutí monandrických samic a většina samců umírá přibližně dva týdny po páření (Nagel et al. 1991). Samice odkládají kladení vajíček do září, po kterém už na rostlinách není nektar. Tato reprodukční strategie může sloužit ke snížení vystavení vajíček nebo larvám vysychajícímu teplu, parazitoidům a predátorům. (Kopper et al. 2001). Paradoxně protandrie eliminuje

úhyn samic před pářením, který potom samice riskují do té doby, než nakladou vajíčka.

4.5 Protandrie a sexuální dimorfismus

Kromě protandrie je u motýlů docela běžný pohlavní, nebo také jinak řečeno, sexuální dimorfismus. Sexuální dimorfismus se zpravidla považuje za výsledek diferenční selekce působící na samce a samice. Tedy sexuální dimorfismus je často považován za vedlejší účinek, jako nepřímý zvolený fenomén (Spottiswoode et Saino, 2010). Velikost jedinců může ovlivnit úspěch během páření (například při hledání partnera nebo při vnitrodruhové konkurenci), tato skutečnost se může mezi pohlavími lišit. Dá se tedy říci, že intrasexuální (kompetice o partnery) a intersexuální (partnerský výběr) selekce pravděpodobně ovlivní velikost samců v dospělosti, kdežto velikost samic v dospělosti pravděpodobně ovlivní přirozený výběr. V mnoha případech dosahují samice vysoké plodnosti, díky jejich větší velikosti, zatímco samci získávají reprodukční výhody naopak tím, že jsou menší (Wiklund, 2018). Například menší samci potřebují nižší příjem energie, čímž ušetří čas, který mohou investovat do hledání samic, nebo více investované energie do konkurence spermat. Na druhou stranu, výsledkem samčího sexuálního dimorfismu může také být zvýšení úspěchu páření, se zvýšením velikosti samců (citace). Pod touto hypotézou vedlejší příčiny a náhodnosti nám vztaženo k protandrii vyplývá následující; přímá selekce sexuálního dimorfismu u samic nepřímou selektuje protandrii. Zásadním předpokladem je zde pevně stanovená míra růstu. Taková, při které motýli dosáhnou v dospělosti větší velikosti tím, že prodlouží dobu svého vývoje. Tento předpoklad také připouští možnost, že přímá selekce protandrie nepřímou selektuje sexuální dimorfismus u samic. Takto se navzájem protandrie a selekce sexuálního dimorfismu posilují. Na druhé straně, selekce sexuálního dimorfismu u samců by odporovala selekci protandrie. Zároveň by selekce pro opak protandrie (nebo protogynii) odporovala selekci pro sexuální dimorfismus u samic. Takovéto protichůdné selekční tlaky na sexuální dimorfismus a protandrii mohou být vyřešeny, je-li předpoklad pevně stanovené míry růstu uvolněn a jsou-li zvažovány rozhodnutí jednotlivých pohlaví týkajících se míry růstu (Morbey, 2013).

4.6 Protandrie ve vztahu k monandrii a polyandrii

U majoritní většiny druhů jsou déle žijící samice motýlů zpravidla polyandrické (Ramaswamy et al. 1997). S polyandrií však protandrie negativně koreluje. Nejvíce polyandrické druhy nejsou vůbec protandrické (Wiklund et Forsberg, 1991). Všechny z prvních protandrických modelů (Bulmer, 1983; Fagerström et Wiklund, 1982; Iwasa et al. 1983; Wiklund et Fagerström, 1977; Zonneveld et Metz, 1991) uplatňují důležitého předpokladu, že se samice páří pouze jednou. Pokud jsou samice monandrické a vždy se spáří zanedlouho po jejich vylíhnutí, výrazně tím zkracují čas, po který je samci mohou vyhledat. Upřednostňuje se tedy brzký výskyt sameců, protože platí následující: čím později se samec dostane do míst rozmnožování, tím hůře nalezne receptivní samice. Je to výhodnější situace, i přes to, že samci čelí riziku předreprodukční smrti, která může nastat před výskytem prvních samic. Obecně řečeno, protandrii bychom neměli nalézt u těch reprodukčních systémů, kde se samice páří více než jednou (Wiklund, 2018). Se zvyšujícím se stupněm samičí polygamie, klesají zisky plynoucí samecům z jejich dřívějšího výskytu. Protandrie však může být stále výhodnou strategií, pokud platí, že páření s panenskými samičkami je výhodnější než páření s již oplodněnými samičkami (Wiklund et Forsberg, 1991).

Wiklund et Forsberg (1991) ale poukázali na fakt, že pro protandrii nejsou monandrické samice zásadní podmínkou. U většiny protandrických druhů samice monandrické jsou, nicméně u bělásků (*Pierinae*) převažují opakovaně se pářící samice (Zonneveld, 1992). Několik druhů náležejících do jiných čeledí je také polyandrických (Burns, 1968; Drummond, 1984).

Skutečnost, že panenské samice jsou zřídka zachyceny v terénu (Burns, 1968; Wiklund a Forsberg, 1991) naznačuje, že předpoklad samic pářících se hned po jejich vylíhnutí je realistický (Zonneveld, 1992).

Různé aspekty chování přinášejí rozdíly v rychlostech setkávání sameců a samic. Například v případě malého motýla okáče pohánkového (*Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758)) se samice chovají odlišně před a po páření. Panenské samice vyhledávají samčí teritoria a předvádějí zdlouhavý „žádostivý“ let, který u oplodněných samic nenajdeme. Tyto lety zvyšují pravděpodobnost, že samec odhalí

panenskou samici. Oplodněné samice si naopak dávají pozor, aby v samčích územích nebyly odhaleny (Wickman, 1986).

4.7 Důsledky protandrie pro malé motýlí populace

Aby byla populace životaschopná v dlouhodobé perspektivě, musí odolávat negativním genetickým vlivům spojeným i s párováním příbuzných jedinců, jakož i nepředvídatelným výkyvům prostředí (Vrba et al. 2009). V malých populacích může dojít ke genetickému driftu, což je důsledek náhodného párování, při němž se mohou zafixovat i vlohy, které by z velké populace postupně odstranila selekce (tedy vlohy nepříliš výhodné). Další hrozbou je inbrední deprese neboli příbuzenská plemenitba hrozící v malé populaci, kde si je většina jedinců navzájem příbuzná. Jejich párování může zdůraznit škodlivé dědičné vlohy (Konvička et al 2005).

4.7.1 Alleho efekt

V případě nízké populace druhu je pro jedince například obtížné nalézt partnera k páření či ochrana před predátorem. Počet narozených jedinců se snižuje a populace míří k vyhynutí (Larsen et al. 2013) Tento efekt můžeme předpokládat u druhů vytvářejících hromadné párovací agregace, a dále u druhů, u nichž se projevuje takzvaná konspecifická atrakce. Jinak řečeno; pro jedince někdy nemusí být snadné poznat, zdali mu jeho stanoviště nabízí dost šancí k nalezení partnera pro rozmnožování. Protandrický samec motýla „nemá jistotu“, zda se v jeho blízkosti vylíhnou nějaké samičky. Snaží se paradoxně dostat na místa, kde je hojnost jiných samečků. Předpokládá, že se zde po pár dnech vyskytnou i samice. Pro samce a samice toužící po páření je tak výhodné emigrovat z řídky obsazených lokalit a imigrovat do lokalit hustě obsazených. Jestliže hustoty v celé metapopulaci klesnou pod kritickou mez, může se urychlit vymírání. Bohužel tak může dojít k situacím, při kterých emigrující jedinci marně pátrají po vhodném protějšku v hustě obsazené lokalitě, přičemž mohou zahynout bez nalezení jakékoliv jedince svého druhu (Konvička et al 2005).

4.7.2 Reprodukční asynchronie

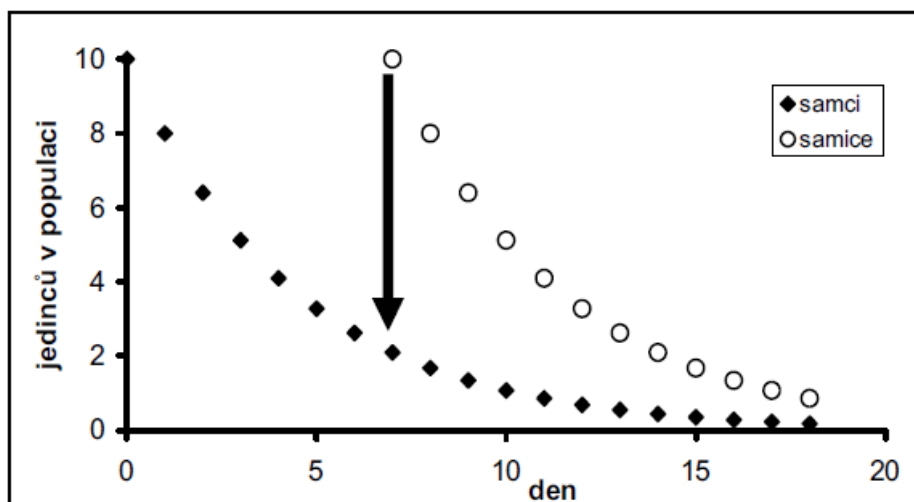
Protandrie může být doprovázena reprodukční asynchronií. K té dochází, jsou-li jedinci na úrovni populace reprodukčně aktivní pouze po část rozmnožovacího období. Tradičně je z pohledu evoluce reprodukční asynchronie považována za

výhodnou strategii v nepředvídatelném životním prostředí. Prospěšná je však v případě populací s velkou hustotou, kde je obecně vyšší míra střetávání mezi potenciálními jedinci vhodnými k spáření (Larsen et al., 2013). Protandrie (nemusí být zvláště výrazná) zhoršuje negativní účinky reprodukční asynchronie. Asynchronie snižuje časové překrytí potencionálních partnerů, snižuje totiž počet samců, kteří se překrývají se samicemi. Toto odloučení samců může vést k Aleeho efektu. Pokud má druh v biotopu nízkou hustotu, vzájemným působením protandrie a reprodukční asynchronie dochází ke snížení tempa růstu populace a může vést až k riziku vyhynutí (Calabrese et Fagan, 2004). Také výhody plynoucí z protandrie jsou omezeny mírou asynchronie jedince v populaci (Larsen et al., 2013).

4.7.3 Předreprodukční smrt samců

Samci, kteří se vyskytnou příliš brzy, se páření nemusejí vůbec dožít. Riziko jejich smrti můžeme vyjádřit jako konstantní pravděpodobnost; například odpovídající tomu, že zahyne pětina jedinců denně; 0,2. Pro malou populaci složenou z deseti samců a deseti samic (v níž se samice líhne týden po samcích) to znamená, že v době líhnutí samic zde budou přítomni pouze dva samci (**Obr. 2**). Pravděpodobně oplodní všechny samičky, nicméně utrpí genetická variabilita následné generace. Uvedená míra mortality je v populacích motýlů celkem běžná hodnota. (Konvička et al 2005).

Obrázek 2: Paradox protandrie, ilustrovaný na hypotetické malé populaci čítající 10 jedinců od každého pohlaví, v níž se samičky rodí týden po samečcích. Převzato od Konvička et al 2005.

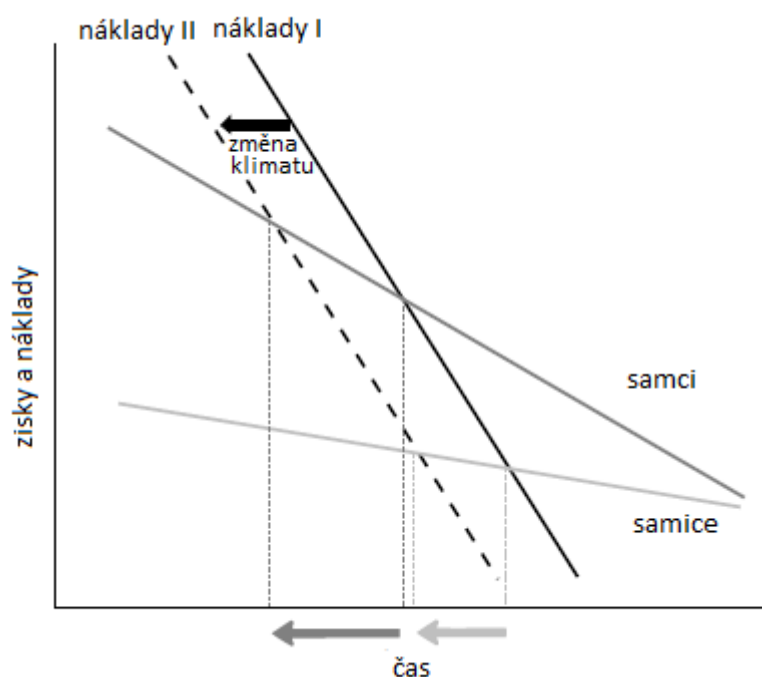


4.7.4 Protandrie a klimatické změny

Prudké změny klimatu mohou způsobit změny v míře protandrie a v sekundárních pohlavních znacích. Tyto změny jsou zdokumentovány u různých živočišných taxonů, druhů a populací (Møller, 2004). Očekává se, že změny environmentální sezónnosti v důsledku změny klimatu ovlivní načasování výskytu motýlů (**Obr. 3**) prostřednictvím přímých účinků na životní prostředí. Tyto neadaptivní a adaptivní procesy společně ovlivňují biologickou zdatnost jedince, a tudíž i populační dynamiku (například Calabrese et Fagan, 2004).

Výskyt motýlů by měl být dřívější v těch letech, ve kterých je časný nástup jara. Zda-li změny v environmentální sezónnosti selektují rozdíly protandrie nebo nikoliv, závisí na způsobu, jakým je ovlivněn časový plán výskytu samic. V nejjednodušším případě, kdy dojde pouze k posunu průměrné doby výskytu samic, optimální protandrie se nemusí měnit (Møller, 2004). Několik faktorů může pomoci udržet protandrii a sexuální dimorfismus v měnícím se prostředí. Za prvé je to podobný mechanismus reakce na odezvu pro načasování výskytu u obou pohlaví. Tento mechanismus by mohl pomoci usnadnit směřování výskytu samců vzhledem k environmentálně uzpůsobeným posunům u výskytu samic. Měl by se zakládat na teplotě prostředí, riziku predace nebo dostupnosti potravy. Řečeno obecně, na podmínky, které by pravděpodobně postihly samce i samice podobným způsobem. Za druhé, tempo růstu je poměrně tvárné a specifické reakce obou pohlaví na podněty environmentální sezónnosti by mohly vyrovnávat protandrii i sexuální dimorfismus – i když ne nutně (Morbey, 2013).

Obrázek 3: Zvýšení protandrie ve vztahu ke změnám klimatických podmínek. Převzato a upraveno dle Spottiswoode et Saino (2010).



Přímka znázorňující navyšování výhod plynoucích z dřívějšího výskytu je v případě samců strmější. To nám znázorňuje, že samci mohou vytěžit více výhod z pohlavního výběru, nežli mohou samice. Pokud by změna klimatu posunula nevýhody plynoucí z dřívějšího výskytu, pak by prostřednictvím „evoluční reakce“ samci posunuli vpřed jejich dobu vylíhnutí (tmavě šedá šipka níže) ve srovnání se samicemi (světle šedá šipka). Uvedený obrázek zobrazuje zjednodušenou situaci, realita může být komplikována nelineárními zisky a náklady. Např. změna klimatu nemusí mít podobný účinek na počátku nebo na konci jarního ročního období (Spottiswoode et Saino, 2010).

4.8 Příkladové studie

4.8.1 Okáč skalní (*Chazara briseis*)

Okáč skalní (Linnaeus, 1764) má monovoltinní generace (konec července – září). Samice se líhnou s nedostatečně vyvinutými vaječníky. Páří se krátce po vylíhnutí, ale vajíčka dozrávají později (Beneš et al. 2002). Doba mezi kopulací a kladením vajíček trvá kolem tří týdnů. Během této prodlevy jsou samičky vystaveny všem běžným život ohrožujícím rizikům, jako je predace, nepřízeň počasí apod. Výzkum okáče skalního ukázal, že 45–75 % samic se nikdy nedožije svého prvního kladení

(Kadlec et al. 2010). Tato ztráta dospělých samic se kombinuje s běžnou mortalitou ve vývojovém cyklu, jako je ztráta vajíček, parazitace, predace atd. Z tohoto důvodu může přežít jen ve skutečně velkých populacích. V současnosti klesly populace o. skalního pod kritickou mez, projevují se známky příbuzenského párování či genetického driftu (Vrba et al. 2009).

K přežití okáče skalního ve fragmentované krajině jsou nutné desítky ostrůvků vhodných biotopů o rozlohách minimálně 1 ha, které obývají místní kolonie, mezi nimiž dochází k výměně jedinců. Je to zřejmě způsobeno velikostí o. skalního a jeho teritorialitou (Beneš et al. 2002). Ve srovnání s druhy bez protandrie potřebuje daleko rozsáhlejší území (Vrba et al. 2009).

4.8.2 Hnědásek černýšový (*Melitaea aurelia*)

Hnědásek černýšový, Nickerl, 1850, v současnosti přežívá pouze na několika místech našeho území, je kriticky ohroženým, vymírajícím druhem. Hnědásek černýšový je protandrický druh s jednogeneračními izolovanými populacemi (červen – červenec). V Čechách přežívá pouze v malých populacích. Příčinami ústupu je zarůstání stepí a stepních enkláv po omezení pastvy, záměrné zalesňování a spontánní zarůstání dřevinami a s tím související izolace přežívajících populací. Stěžejním problémem je absence jakéhokoliv výzkumu biotopových nároků či populační struktury. Vhodná je obnova extenzivní pastvy několika kusů dobytka, odstraňování dřevin a mozaikovitě sečení (Beneš et al. 2002). Malé izolované populaci bezprostředně hrozí negativní důsledky vzniklé příbuzenským pářením.

5 Výsledné zhodnocení a diskuze

Tématu protandrie se nejvíce věnuje profesor Christer Wiklund ze Stockholmské univerzity ve Švédsku a paní Yolanda E. Morbey, Ph.D. z University of Western Ontario v Kanadě.

Protandrie je tendence samců vyskytnout se na místech rozmnožování dříve před tím, než se zde vyskytnou samice (**Obr. 4**). Protandrie u motýlů se vysvětluje především dvěma hlavními důvody; (1) samci potřebují určitý čas k dozrání pohlavních buněk, zatímco samice bývají schopny páření krátce po vylíhnutí, (2) samci, kteří se vylíhnou dříve, získají větší šanci setkat se s čerstvými neoplozenými samicemi (toto je zvláště výrazná výhoda u druhů, kde samice nejsou schopny opakovaného páření). Na samce je tak vyvíjen dvojitý tlak; nesmí se vylíhnout příliš brzy, mohli by zemřít dřív, než se objeví první samice. Nesmí se ale vylíhnout ani příliš pozdě, všechny samice by již byly spárené. Nejúspěšnější samci oplodní více samic (Beneš et al. 2002).

Petersen (1892) uvádí jako důvod pro protandrii zmenšení rizika příbuzenského páření. Ačkoliv je tato domněnka v dalších pracích citována, při mém zevrubném studiu dostupných zdrojů jsem nenalezla žádnou studii, která by svými výsledky toto tvrzení potvrzovala. Jedná se tedy pouze o hypotézu, která může mít váhu jedině v kombinaci s ostatními výhodami plynoucími z protandrie.

Dosud žádná studie hlouběji nezkoumala rozdíly u samců a samic v časech jejich výskytu ve vztahu ke změně klimatu (Møller, 2004). Na načasování výskytu motýlů působí prostředí a genetické vlivy. Vzhledem k tomu, že změna klimatu hýbe s teplotními podmínkami okolí, vyvstávají následující otázky: Jak velký teplotní posun by musel nastat, aby měl negativní vliv na protandrii u motýlů? Jak velká by to pro daný druh byla komplikace? Dokázal by se na tyto změny daný druh motýla adaptovat?

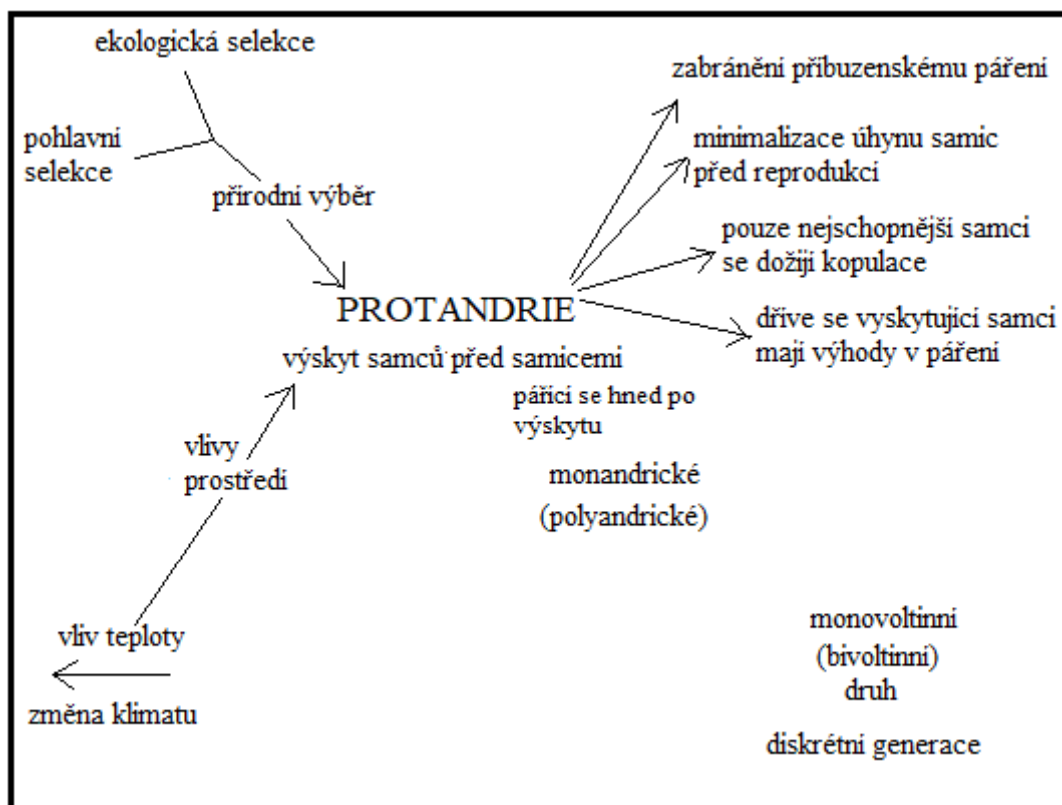
Tedy, je třeba formalizovat, jak se protandrie vyvíjí v reakci na různé scénáře změny klimatu, abychom o těchto změnách měli jasnější představu (Morbey et al. 2012).

Calabrese a Fagan (2004) upozorňují, že protandrie, která odděluje dobu zrání u samců a samic v rámci populace, jasně zhoršuje účinky asynchronní reprodukce mezi jednotlivci. Tím je zvýšeno riziko vyhynutí populace, která má nízkou hustotu. Dokonce jen minimální stupeň protandrie, se kterým ve svém výzkumu uvažovali,

měl významný dopad na pravděpodobnost vyhynutí populace. Je však třeba si uvědomit, že tyto výsledky se týkaly okáče lučního *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758). Tento běžný luční motýl má lokálně velmi hojný výskyt, a není jasné, zda by podobná extrémní protandrie přetrvávala i v malých populacích. Závěrem poukazují na skutečnost, že závislost hustoty populace a protandrie se jeví jako otevřená oblast vhodná k dalšímu zkoumání.

Ačkoli nynější porozumění protandrie má uchopitelnou podobu, stále existují aspekty, které vyžadují další analýzu (Wiklund, 2018). Ještě není zcela pochopena adaptivní funkce načasování ovlivněného pohlavím. Abychom porozuměli adaptačnímu významu protandrie, budoucí studie musí zvážit všechny alternativy a posoudit výhody i nevýhody dřívějšího výskytu samčí části populace (Morbey et Ydenberg, 2001).

Obrázek 4: Působení selekce, genetických faktorů a environmentálních vlivů na výskyt a výhody protandrie.



Podmínkou výskytu protandrie jsou diskrétní generace, může u nich však docházet k výměně jedinců. Zpravidla je tato evoluční výhoda přítomna u monovoltinních druhů. U bivoltinních druhů není vyloučená, ale není tak častá. Působení přírodního

výběru na protandrii zde již bylo detailněji vyobrazeno (**Obr. 1**). Načasování výskytu samců je ovlivněno vlivy okolí, například začátkem sezóny, podmínkami v extrémních ekosystémech nebo teplotou. Na protandrii u motýlů může mít také vliv změna klimatu. Pro samice platí, že se páří ihned po jejich vylíhnutí či bezprostředně po následném výskytu v rozmnožovacích stanovištích. Zpravidla jsou monandrické, dlouho žijící, krmí se po celý jejich život. Nejedná se však o jediný reprodukční systém samic platný pro protandrii, existují výjimky. U některých protandrických druhů mohou být samice motýlů polyandrické. Z protandrie vyplývají tyto výhody: může dojít k omezení příbuzenského páření, minimalizuje se úhyn samic před reprodukcí, pouze úspěšní samci se dožijí kopulace, čím dříve se samci vyskytnou v místech rozmnožování, tím lepší teritoria zaujmou a budou mít větší výhody v páření. Samice bývají oproti samcům větší, jelikož mají delší čas na svůj vývoj. Tento obrázek je pouze zjednodušené schéma, v přírodě se samozřejmě hranice mezi různými působícími vlivy a výhodami stírají.

6 Závěr

Mnozí motýli mají komplexní nároky na zastoupení a kvalitu biotopů, jejich ochranu nelze odvodit z pouhého rozšíření jejich živných rostlin či botanicky definovaných společenstev. Nároky různých druhů jsou dány jinými požadavky larev a imág, specifickými požadavky na mikroklima, zvláštnostmi v chování různých druhů a řadou dalších faktorů. Poznání populačních (životních) strategií má pro ochranu druhů velký význam. Ta totiž není možná bez detailních znalostí jejich ekologie. Známe-li u sledovaných druhů jejich specifické nároky, může být ochrana velmi snadná, méně nákladná, ale především účinná. Pokud však počty motýlů poklesnou pod kritickou mez, jejich ochrana se stává velmi náročnou a její výsledky nejisté (Beneš et al. 2002). Stačí jediný špatný rok, zaviněný třeba nevhodným managementem, a populace vyhyne (Konvička et al 2005).

Tato bakalářská práce přináší ucelený přehled základních poznatků o protandrii. Poskytuje odkazy na zdroje, které pro toto shrnutí byly klíčové, nebo které se tohoto tématu týkají. V českém jazyce žádné podobné shrnutí není, proto poskytuje zájemcům z řad veřejnosti, případně i specialistům, studijní materiál.

Aktivní ochrana protandrických motýlů stojí na pochopení jejich specifických potřeb více, nežli je tomu tak u jiných životních strategií. Velice potřebné je studium ekologie a chování konkrétních druhů, také inventarizace lokalit, ve kterých se nachází. Jedině tyto dva prameny informací nám mohou dát potřebné znalosti pro kvalitní ochranu.

Motýli s protandrií jsou ohroženi především extrémní krátkověkostí jedinců kombinovanou s časově oddělenými generacemi. Právě ty způsobují rychlé kolísání početnosti jedinců a tudíž velkou náchylnost lokálních populací k vymírání (Konvička et al 2005).

Některé protandrické druhy motýlů mohou mít uzavřené populace s jedinci, kteří se nevzdalují daleko od svých biotopů a vylétají za potravou na místa v bezprostředním okolí. Zde bude zcela jistě prioritou důsledná údržba těchto stanovišť. Nicméně většina ohrožených protandrických druhů na jedno stanoviště vázána není, navíc vyžadují rozsáhlejší plochy stanovišť. Jejich populace často závisí na úspěchu nejspoknějších jedinců. Také je žádoucí vysledovat, kdy se motýl dostává do jaké

fáze životního cyklu. Až pak bude možné nastavit optimální aktivní management jejich stanovišť.

7 Přehled literatury a použitých zdrojů

Odborné publikace:

Beneš J., Konvička M., Dvořák J., Fric Z., Havelda Z., Pavlíčko A., Vrabec V., Weidenhoffer Z. [eds], 2002: Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I., II. Butterflies of the Czech Republic: Distribution and conservation I., II. - SOM, Praha, 857 s.

Botterweg P. F., 1982: Protandry in the pine looper, *Bupalus piniarius* (Lep., Geometridae); an explanatory model. *Netherlands Journal of Zoology*, 32: 169-193.

Bulmer M. G., 1983: Models for the evolution of protandry in insects. *Theoretical Population Biology*, 23: 314-322.

Burns J. M., 1968: Mating frequency in natural population of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 61: 852-859.

Calabrese J. M. et Fagan W. F., 2004: Lost in time, lonely, and single: reproductive asynchrony and the Allee effect. *The American Naturalist*, 164: 25-37.

Canal D., Jovani R., Potti J., 2012: Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 67-76.

Carvalho M. C., Queiroz P. C., Ruzsczyk A., 1998: Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia*, 116: 98-102.

Drummond B. A., 1984: Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, 291-370.

Ehl S., Böhm N., Wörner M., Rákossy L., Schmitt T., 2019: Dispersal and adaptation strategies of the high mountain butterfly *Boloria pales* in the Romanian Carpathians. *Frontiers in zoology*, 16: 1-16.

Eichel S. et Fartmann T., 2008: Management of calcareous grasslands for Nickerl's fritillary (*Melitaea aurelia*) has to consider habitat requirements of the immature stages, isolation, and patch area. *Journal of Insect Conservation*, 12: 677-688.

Fagerström T. et Wiklund C., 1982: Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia*, 52: 164-166.

Francis C. M. et Cooke F., 1986: Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae). *The Auk*, 103: 548-556.

- Ghazanfar M. et Raza W.**, 2015: Butterflies and Ecosystem. *Journal of Advanced Botany and Zoology*, 3: 1-3.
- Grewal P. S., Selvan S., Lewis E. E., Gaugler R.**, 1993: Male insect-parasitic nematodes: a colonizing sex. *Experientia*, 49: 605-608.
- Höglund J. et Alatalo R. V.**, 2014: *Leks*. Princeton University Press, New Jersey, 246 s.
- Charnov E. L.**, 1982: *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, New Jersey, 355 s.
- Iwasa Y., Odendaal F. J., Murphy D. D., Ehrlich P. R., Launer A. E.**, 1983: Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. *Theoretical Population Biology*, 23: 363-379.
- Jarošík V. et Honek A.**, 2007: Sexual differences in insect development time in relation to sexual size dimorphism. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, 205-211.
- Kadlec T., Vrba P., Kepka P., Schmitt T., Konvicka M.**, 2010: Tracking the decline of the once-common butterfly: delayed oviposition, demography and population genetics in the hermit *Chazara briseis*. *Animal Conservation*, 13: 172-183.
- Ketterson E. D. et Nolan Jr V.**, 1976: Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 57: 679-693.
- Ketterson E. D. et Nolan V. A. L.**, 1983: The evolution of differential bird migration. *Current ornithology*, 357-402.
- Keyghobadi N., Roland J., Strobeck C.**, 2002: Isolation of novel microsatellite loci in the Rocky Mountain apollo butterfly, *Parnassius smintheus*. *Hereditas*, 136: 247-250.
- Kokko H.**, 1999: Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 68: 940-950.
- Konvička M., Beneš J., Čížek L.**, 2005: *Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management*. Sagittaria, Olomouc, 127 s.
- Kopper B. J., Shu S., Charlton R. E., Ramaswamy S. B.**, 2001: Evidence for reproductive diapause in the fritillary *Speyeria idalia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 427-432.

- Kovařík F.**, 2000: Hmyz: chov, morfologie. Nakladatelství Madagaskar, Jihlava, 296 s.
- Landman W.**, 1999: Encyklopedie motýlů. Nakladatelství Rebo, Čestlice, 272 s.
- Lundgren L. et Bergström G.**, 1975: Wing scents and scent-released phases in the courtship behavior of *Lycaeides argyrognomon* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Chemical Ecology*, 1: 399-412.
- Larsen E., Calabrese J. M., Rhainds M., Fagan W. F.**, 2013: How protandry and protogyny affect female mating failure: a spatial population model. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146: 130-140.
- Macek J., Dvořák J., Traxler L., Červinka V.**, 2007: Motýli a housenky střední Evropy I, Noční motýli. Nakladatelství Academia, Praha, 376 s.
- Mazzi D., Hatt F., Hein S., Dorn S.**, 2011: Ladies last: diel rhythmicity of adult emergence in a parasitoid with complementary sex determination. *Physiological entomology*, 36: 47-53.
- Møller A. P.**, 2004: Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology*, 10: 2028-2035.
- Møller A. P., Balbontín J., Cuervo J. J., Hermosell I. G., De Lope F.**, 2008: Individual differences in protandry, sexual selection, and fitness. *Behavioral Ecology*, 20: 433-440.
- Morbey Y. E. et Ydenberg R. C.**, 2001: Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology letters*, 4: 663-673.
- Morbey Y. E., Coppack T., Pulido F.**, 2012: Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of models and empirical tests. *Journal of Ornithology*, 153: 207-215.
- Morbey Y. E.**, 2013: Protandry, sexual size dimorphism, and adaptive growth. *Journal of theoretical biology*, 339: 93-99.
- Myers J. P.**, 1981: A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Canadian Journal of Zoology*, 59: 1527-1534.
- Nagel H. G., Nightengale T., Dankert N.**, 1991: Regal fritillary butterfly population estimation and natural history on Rowe Sanctuary, Nebraska. *Prairie Naturalist*, 23: 145-152.
- Olsson M. et Madsen T.**, 1996: Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards (*Lacerta agilis* L.). *Copeia*, 2: 462-464.

- Oring L. W. et Lank D. B.**, 1982: Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 185-191.
- Parker G. A.**, 1970: The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L.(Diptera: Scatophagidae): I. Diurnal and seasonal changes in population density around the site of mating and oviposition. *The Journal of Animal Ecology*, 39: 185-204.
- Parker G. A. et Courtney P.**, 1983: Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology*, 105: 147-155.
- Persson L.**, 1985: Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior?. *The American Naturalist*, 126: 261-266.
- Petersen W.**, 1892: Uber die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. *Zool. Jahrb. Syst.*, 6: 671-679.
- Ramaswamy S. B., Shu S., Park Y. I., Zeng F.**, 1997: Dynamics of juvenile hormone-mediated gonadotropism in the Lepidoptera. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America*, 35: 539-558.
- Ringo J.**, 1996: Sexual receptivity in insects. *Annual review of entomology*, 41: 473-494.
- Ruszczyk A. et Carvalho Jr. M. C.**, 1993: Malfunction of ecdysis and female biased mortality in urban *Brassolis sophorae*(Nymphalidae: Brassolinae). *Journal of the Lepidopterists Society*, 47: 134-139.
- Safonkin A. F.**, 2011: The monogamous reproductive strategy in Lepidoptera. *Biology Bulletin*, 38: 361-368.
- Sawada K., Nomakuchi S., Masumoto T., Suzuki N., Shiotsu, Y., Koyanagi H., Okuda N.**, 1997: Fluctuation of protandry in eclosion of *Anthocharis scolymus* (Lepidoptera: Pieridae): can males eclose optimally under evolutionary equilibrium?. *Environmental entomology*, 26: 572-579.
- Scott J. A.**, 1974: Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist*, 1: 103-117.
- Scott J. A.**, 1977: Competitive exclusion due to mate searching behaviour, male-female emergence lags and fluctuation in number of progeny in model invertebrate populations. *The Journal of Animal Ecology*, 3: 909-924.

- Smith J. M.**, 1982: Evolution and the Theory of Games. Cambridge university press, Cambridge, 224 s.
- Spottiswoode C. et Saino N.**, 2010: Sexual selection and climate change. Effects of climate change on birds. Oxford University Press, Oxford, 321 s.
- Teder T.**, 2014: Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects. *Functional Ecology*, 28: 479-486.
- Thornhill R. et Alcock, J.**, 1983: The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge, 547 s.
- Van Swaay C., Warren M., Lois G.**, 2006: Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 10: 189-209.
- Vrba P., Kadlec T., Konvička M.**, 2009: Přežije okáč skalní v České republice. *Živa*, 1: 30-33.
- Wang G. Y., Greenfield M. D., Shelly T. E.**, 1990: Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 191-198.
- Wedell N.**, 1992: Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 301-308.
- Wiklund C.**, 2018: Protandry and mate acquisition. V *Insect Reproduction*, CRC Press, 175-197 s.
- Wiklund C. et Fagerström T.**, 1977: Why do males emerge before females?. *Oecologia*, 31: 153-158.
- Wiklund C. et Forsberg J.**, 1991: Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, 60: 373-381.
- Wiklund C. et Solbreck C.**, 1982: Adaptive Versus Incidental Explanations for the Occurrence of Protandry in Butterfly, *Leptidea sinapis* L. *Evolution*, 36: 56-62.
- Wickman P. O.**, 1986: Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) and their behaviour in relation to male territories before and after copulation. *Animal Behaviour*, 34: 153-157.
- Zonneveld C. et Metz J. A. J.**, 1991: Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. *Theoretical Population Biology*, 40: 308-321.
- Zonneveld C.**, 1992: Polyandry and protandry in butterflies. *Bulletin of Mathematical Biology*, 54: 957-976.

Internetové zdroje:

BioLib.cz, 2019: Lepidoptera (motýli). Taxonomic tree of plants and animals with photos. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxon/id16868/>

Mapování a ochrana motýlů České republiky, 2019: Hnědásek chrastavcový - Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775). Dostupné z: <http://www.lepidoptera.cz/motyli/hnedasek-chrastavcovy-euphydryas-aurinia-rottemburg-1775>