

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Postkopulační pohlavní výběr u ptáků

Bakalářská práce

Petr Zobač

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Systematická biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist Ph.D.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Mgr.
Miloše Krista Ph.D. a za použití uvedené literatury.

V Olomouci dne 15.4.2013

Podpis:

Poděkování:

Chtěl bych velmi poděkovat panu doktoru Miloši Kristovi, za vedení práce, za trpělivé poskytování důležitých a cenných rad k psaní této práce a za pomoc při hledání literárních zdrojů. Dále bych chtěl poděkovat doktoru Bezdíčkovi, za pomoc při hledání literárních zdrojů, rodičům, přítelkyni a přátelům za morální a psychickou podporu v době psaní práce.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení: Petr Zobač

Název práce: Postkopulační pohlavní výběr u ptáků

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2013

Abstrakt

V této bakalářské práci, kterou jsem pojal jako literární rešerši, se zaměřuji na význam postkopulačního pohlavního výběru u živočichů, především u ptáků. Zmiňuji zde základní aspekty pohlavního výběru, které se promítají i do postkopulačních forem pohlavního výběru. Jak prekopulační, tak i postkopulační pohlavní výběr můžeme rozdělit podle toho, jestli se jedná o soupeření jedinců stejného pohlaví o partnery (intrasexuální pohlavní výběr) nebo zda-li se jedná o výběr partnera opačného pohlaví (intersexuální pohlavní výběr). Pohlavní výběr je vždy ovlivněn tím, kolik musí jedinec do výběru partnera investovat a jaké získá z této volby výhody pro sebe nebo pro své potomky. Intenzita pohlavního výběru je ovlivňována také reprodukčním chováním a párovacím systémem daného taxonu. Především promiskuita spojená s extrapárovými kopulacemi vytváří prostředí pro postkopulační pohlavní výběr mezi spermii více samců. V této práci popisuji také reprodukční trakt u obou pohlaví ptáků a vlastnosti a morfologii ptačích spermií. Postkopulačně probíhá pohlavní výběr buď formou kompetice mezi spermii, pro kterou se spermie různě adaptovaly, nebo skrytou volbou samice v samičím reprodukčním traktu. Za další formu postkopulačního pohlavního výběru můžeme považovat rozdílné rodičovské investice do potomků v závislosti na kvalitě jejich partnera. V závěru práce se zabývám otázkou, zda existuje vztah mezi znaky spermií, které ovlivňují úspěch v postkopulačním pohlavním výběru, a samčími ornamenty, které ovlivňují úspěch v prekopulačním pohlavním výběru. Tomuto poslednímu tématu bych se chtěl věnovat i v budoucnosti v rámci řešení diplomové práce.

Klíčová slova: pohlavní výběr, kompetice spermií, skrytá volba samice, diferenciální alokace, ornament

Počet stran: 46

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstract:

In this review I focus on the importance of postcopulatory sexual selection in animals, especially in birds. I open the thesis with discussion of basic aspects of sexual selection, which are reflected also in the postcopulatory forms of sexual selection. Both in precopulatory and postcopulatory forms of sexual selection we can study two main processes. First, in intrasexual selection individuals of the same sex compete for a partner of the opposite sex. Second, intersexual selection is driven by a mate choice of opposite sex. Intensity of the latter form of selection depends on a balance between costs and benefits from choosiness. Sexual selection is further affected by reproductive behaviour and mating system of the particular taxon. For example, promiscuous system with extrapair copulations provides large opportunity for postcopulatory sexual selection. In this thesis I also describe the reproductive tract of birds of both sexes and morphology and physiology of sperms. Postcopulatory sexual selection has two basic forms: competition between sperms and cryptic female choice of sperm inside her reproductive tract. Another form of postcopulatory sexual selection is differential allocation when parents invest into their offspring differently based on the quality of their mates. In ending sections I investigate the relationship between sperm quality, which influence the result of sperm competition, and male sexual ornaments, which are important in precopulatory mate choice. This last topic will be the aim of my master thesis.

Keywords: sexual selection, sperm competition, cryptic female choice, differential allocation, ornament

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Pohlavní výběr – základní pojmy.....	2
3. Prekopulační pohlavní výběr.....	4
3.1. Intrasexuální.....	4
3.2. Intersexuální.....	5
3.2.1. Náklady výběru partnera.....	6
3.2.2. Zisky výběru partnera.....	7
3.2.2.1. Přímé.....	7
3.2.2.2. Nepřímé.....	7
3.2.2.2.1. Geny životaschopnosti.....	8
3.2.2.2.2. Genetická kompatibilita (komplementarita).....	8
3.2.2.2.3. Geny atraktivity.....	10
3.3. Pohlavní dimorfismus ptáků.....	11
4. Párovací systémy a reprodukční chování ptáků.....	12
4.1. Rozdělení párovacích systémů.....	12
4.2. Extrapárové kopulace a paternita.....	13
4.2.1. Náklady extrapárových kopulací.....	14
4.2.1.1. Náklady z hlediska samice.....	14
4.2.1.2. Náklady z hlediska samce.....	14
4.2.2. Zisky extrapárových kopulací.....	15
4.2.2.1. Zisky z hlediska samice.....	15
4.2.2.2. Zisky z hlediska samce.....	15
4.2.3. Obrana samčí paternity ve vlastním hnízdě.....	15
4.2.3.1. Partnerské hlídání.....	16
4.2.3.2. Časté kopulace.....	16
4.2.3.3. Zisky a náklady obrany samčí paternity.....	17
5. Postkopulační pohlavní výběr.....	18
5.1. Reprodukční trakt a pohlavní buňky.....	18
5.1.1. Samičí.....	18
5.1.1.1. Morfologie reprodukčního traktu, tubuly skladující spermie.....	18
5.1.1.2. Vajíčka, místo oplození, fertilní perioda.....	21
5.1.2. Samčí.....	21

5.1.2.1.Morfologie.....	21
5.1.2.2.Spermie.....	22
5.1.2.2.1. Morfologie spermí.....	22
5.1.2.2.2. Variabilita a vývoj znaků spermí.....	24
5.2. Kompetice spermí: intrasexuální postkopulační výběr.....	25
5.2.1. Množství ejakulátu.....	25
5.2.2. Kvalita spermí.....	27
5.2.2.1.Rychlost spermí.....	27
5.2.2.2.Přežívání spermí.....	28
5.2.2.3.Význam morfologie spermí pro jejich kompetiční schopnosti.....	28
5.2.2.4.Vliv stáří samců a spermí na kompetiční schopnosti spermí.....	29
5.2.2.5.Zabijácké či obětní spermie.....	30
5.2.2.6.Kooperace spermí.....	31
5.3. Skrytá volba samice: intersexuální postkopulační výběr.....	32
6. Diferenciální alokace.....	34
7. Vztah mezi prekopulačním a postkopulačním výběrem.....	35
8. Plánovaný výzkum.....	37
9. Literatura.....	38

1. Úvod

K základním fyziologickým procesům a potřebám všech živočichů, tedy i ptáků, patří reprodukce. Reprodukci v živočišné (ale taktéž i rostlinné) říši můžeme rozdělit na pohlavní a nepohlavní. Nepohlavní reprodukce by mohla být výhodná v neměnných podmínkách, neboť nepohlavně se rozmnožující taxony či populace mohou mít mnohem více potomků a také proto, že zajišťuje přenos všech genů rodiče do následující generace, ale je méně výhodná v měnícím se prostředí, protože potomstvo není geneticky variabilní a hůře se přizpůsobuje evolučním změnám. Pro prostředí, v němž organismy žijí, je totiž značně dynamické. Přežívají organismy, které se změnám nejlépe přizpůsobí. Funguje tedy přírodní výběr. Vhodným způsobem k vytvoření variability, která může napomoci přizpůsobení se změnám podmínek, je pohlavní rozmnožování.

Pohlavní výběr probíhá jak před inseminací, to nazýváme jako prekopulační pohlavní výběr, tak i od inseminace po oplodnění vajíčka, což nazýváme jako postkopulační pohlavní výběr. Postkopulační pohlavní výběr, který je všeobecně méně známý, mívá několik fází. Těmi jsou boj mezi samci formou kompetice spermií, skrytá volba samice (Birkhead & Pizzari 2002; Bonduriansky & Chenoweth 2009) a diferenciální alokace (Sheldon 2000).

V této práci se zabývám pohlavním, především postkopulačním výběrem různých skupin živočichů, podrobně se však zaměřuji na skupinu ptáků (Aves). Popisuji zde průběh procesů při postkopulačním výběru, zabývám se anatomickými a fyziologickými uzpůsobeními samčího i samičího reprodukčního traktu i gamet. Dále hodnotím příčiny a důsledky postkopulačního pohlavního výběru. Nakonec se zamyslím nad možnostmi dalšího výzkumu postkopulačního pohlavního výběru ptáků ve volně žijících populacích.

2. Pohlavní výběr – základní pojmy

Pohlavní výběr je evoluční proces zvyšující frekvence genů, které přinášejí reprodukční výhody. Nastává z rozdílů v reprodukčním úspěchu mezi jedinci. Tyto rozdíly mohou být způsobeny znaky, které ovlivňují úspěch v kompetici o partnery a v oplodnění (Andersson 1994).

Darwin oddělil pohlavní výběr od přírodního výběru tím, že pohlavní výběr nezávisí na snaze jedinců o existenci, ale na snaze jedinců o nalezení vhodného partnera a rozmnožení se. Výsledkem pohlavního výběru nebývá obvykle smrt neúspěšných jedinců, ale malé zastoupení jejich genů v následujícím pokolení. Důležitou roli při výběru partnera hrají výrazné samčí znaky. Těmito znaky jsou například zpěv, jasná barva peří, rohy či jiné zbraně. Tyto extravagantní znaky však mohou mnohdy snížit přežívání jedince a působit tak proti běžné přírodní selekci (Darwin 1859 in Andersson 1994).

Pohlavní výběr vyžaduje pohlavní způsob rozmnožování a kombinaci genetického materiálu od obou rodičů a jeho přenos na potomstvo. Aby došlo k pohlavnímu výběru, nemusí být pohlaví rozdílná, neboť pohlavní výběr nastává u všech organismů vyměňujících si genetický materiál. Nejčastěji se však s pohlavním výběrem setkáme u organismů, které mají pohlaví rozdílná a investují buď do velkých výživných vajíček (samice) a nebo do malých mobilních spermií (samci) (Darwin 1871 in Anderson 1994).

Pohlavní výběr dělíme na intrasexuální a intersexuální. Intrasexuální pohlavní výběr probíhá tak, že jedinci stejného pohlaví spolu soupeří o co nejvíce partnerů nebo o co nejkvalitnějšího partnera. Intersexuální výběr probíhá tak, že si jedinec vybírá co nejkvalitnějšího partnera opačného pohlaví (Andersson 1994).

Pohlavní výběr se může projevit i po oplození. Rodiče mohou totiž nastavit svou rodičovskou péči v závislosti na očekávané fitness zroženého potomstva. (Horváthová *et al.* 2012). Fitness potomstva mohou odhadovat na základě znaků svých partnerů, obzvláště na jejich atraktivitě. Tento proces nazýváme diferenciální alokace (Burley 1988). Podrobněji se jí budu zabývat v jiné kapitole.

Obě pohlaví mají stejný zájem co nejvíce zvýšit svůj reprodukční úspěch. Mnohdy zvyšují svůj reprodukční úspěch vzájemně neslučitelnými způsoby. Znaky výhodné pro jedno pohlaví mohou být pro druhé pohlaví naopak nevýhodné. Tento rozpor nazýváme jako pohlavní konflikt. Pohlavní konflikt nastává, když se liší genetické zájmy samců a samic. K tomu dochází, pokud chování, které zvyšuje fitness jednoho pohlaví, snižuje

fitness pohlaví druhého. Pohlavní konflikt vzniká v důsledku anisogamie. Pohlavní konflikt může zvýšit náklady pohlavní reprodukce redukováním průměrné fitness v populaci, v extrémním případě může dokonce vést k zániku druhu. Rozdělujeme ho do dvou základních forem (Chapman *et al.* 2003; Bonduriansky & Chenoweth 2009).

První formu nazýváme intralokusový pohlavní konflikt. Nastává, když mají pohlaví různá optima pro fitness při expresi jednoho genu (Chapman *et al.* 2003). Selektce tedy favorizuje u samců jiné alely než u samic (Arnquist & Rowe 2005). Intralokusová forma pohlavního konfliktu může měnit životaschopnost potomků, protože páří-li se samice s vysoce kvalitním samcem, mohou být samice v jejím potomstvu méně kvalitní (Bonduriansky & Chenoweth 2009). Příkladem mohou být zpěvní ptáci, pro jejichž samce je vhodné mít dlouhý ocas jako znak atraktivity, zatímco pro samice je vhodné mít průměrnou délku ocasu vhodnou pro co největší efektivitu letu (Arnquist & Rowe 2005).

Interlokusový konflikt vzniká, je-li rozpor kvůli interakci více genů (Chapman *et al.* 2003; Arnquist & Rowe 2005). Může jít třeba o geny ovlivňující frekvenci páření, oplodnění, rodičovské úsilí, rychlost samičí reprodukce či velikost snůšky (Chapman *et al.* 2003). Tyto znaky mohou být determinovány u samců jinými geny než u samic (Arnquist & Rowe 2005). To má za následek genomické adaptace, umožňující evoluci pohlavního dimorfismu (Bonduriansky & Chenoweth 2009).

3. Prekopulační pohlavní výběr

Prekopulační pohlavní výběr probíhá před pářením. Jeho hlavními prostředky jsou například souboj nebo soutěž mezi jedinci, dokázání co největší výdrže jedince a volba partnera (Andersson 1994).

Prekopulační pohlavní výběr dělíme podle toho, zda je způsoben soupeřením mezi jedinci stejného pohlaví nebo volbou partnera opačného pohlaví. Soupeření mezi jedinci stejného pohlaví nazýváme jako intrasexuální výběr, který probíhá například formou rvačky či soutěže. Volba partnera opačného pohlaví na základě jeho kvalit se nazývá jako intersexuální pohlavní výběr. Tyto dva typy pohlavního výběru spolu úzce souvisejí, neboť samice si vybírají partnera mnohdy podle výsledku jejich soupeření (Andersson 1994).

3.1. *Intrasexuální*

K intrasexuálnímu pohlavnímu výběru formou kompetice dochází, narazí-li při hledání partnera jedinec na rivala (Andersson 1994). Většinou tento boj probíhá mezi samci.

Z důvodu této soutěže se u samců často vyvinuly zbraně. Samci bojují mezi sebou o samice u mnoha různých taxonů (Darwin 1859 in Andersson 1994). Nebojují o ně pouze prostřednictvím zbraní, ale také i prostřednictvím nápadných znaků. Ornamenty a jiné atraktivní znaky mohou mít funkci psychologických zbraní. Ačkoliv mnohé samčí signály a ornamenty slouží primárně pro přilákání samice, mohou být také využity k soutěži s ostatními samci (Andersson 1994).

Pravděpodobným důvodem, proč je mezi samci silnější kompetice o partnera, je anisogamie, neboť samci produkují velké množství malých spermií, na rozdíl od samic, které produkují menší množství velkých vajíček. Druhým důvodem může být větší rodičovské úsilí u samic než u samců (Andersson 1994).

Kvůli pohlavnímu výběru dochází k morfologickým změnám. Například u ptáků má intrasexuální pohlavní výběr za následek vznik pohlavního dimorfismu, tedy zvětšování velikosti těla jednoho pohlaví oproti pohlaví druhému (Owens & Hartley 1998).

Intrasexuální kompetice může zvyšovat fitness. Úspěšnější jedinci mohou například ubránit lepší teritoria, na kterých mohou lákat partnera. To byl třeba případ vlaštovek

stromových (*Tachycineta bicolor*), u kterých byly agresivnější samice úspěšnější v získávání míst k hnízdění a zahrázily tedy dříve (Rosvall 2009).

Na druhou stranu intrasexuální kompetice má i své náklady, které můžou jedince negativně ovlivňovat, třeba ve formě zranění ze soubojů, poskytování horší rodičovské péče, vystavování se predaci a podobně. V případě již zmíněných vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*) měly agresivnější samice méně kvalitní potomky o nižší hmotnosti. Jejich rodičovská péče byla totiž na nižší úrovni (Rosvall 2009).

3.2. Intersexuální

K intersexuálnímu pohlavnímu výběru dochází, pokud si jedinec jednoho pohlaví vybírá k rozmnožování jedince druhého pohlaví. Kvůli výběru samce samicí se u samců často vyvinuly ornamenty, (Darwin 1859 in Andersson 1994) přehnané ozdoby nebo zvláštní chování (Edward & Chapman 2011). Vybírají-li si samice svého partnera, pak často preferují při volbě samce s co nejvýraznějšími sekundárními pohlavními znaky (Andersson 1994).

Samci se snaží vyvinout znaky, které usnadňují to, aby byli snáze nalezeni samicí. Samci, kteří svou přítomnost signalizují silněji nebo častěji, mohou lákat samice účinněji, protože si jich samice všimnou rychleji nebo z větší vzdálenosti (Andersson 1994). Například samci lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*) s většími skvrnami se páří s více samicemi a mají proto větší reprodukční úspěch. Jejich ornamenty jsou dědivé, ale i kondicí ovlivněné znaky (Gustafsson *et al.* 1995). Dalším příkladem může být poštolka obecná (*Falco tinnunculus*), jejíž samice preferují jasněji zbarvené samce (Palokangas *et al.* 1994). Samčí znaky také mohou indikovat genetickou hodnotu samce pro fitness a tedy nepřímé zisky pro samici, pokud se s takovým samcem spáří. Páření se samcem s takovým výrazným signálem je pro samice výhodnější, než kdyby se pářily se samcem náhodným. Některé vztahy mezi samčími ornamenty a přežíváním potomstva dokazují, že mnohé samčí ornamenty indikují reprodukční hodnotu potomstva (Kokko *et al.* 2002). Samice mohou také posuzovat sexuální signály samce založené na zbarvení, aby odhadly jeho imunitu nebo schopnosti oplodnění (Peters *et al.* 2004).

Má-li jedinec sociálně monogamního druhu málo kvalitního partnera, je to pro něj navíc značná stresová zátěž. Například samice amadina Gouldové (*Erythura gouldiae*),

kteře byly v sociálním páru s málo kvalitními samci, měli třikrát až čtyřikrát vyšší hladinu stresového hormonu kortikosteronu než samice spárované s kvalitními samci (Griffith *et al.* 2011).

Nabízí se také otázka, zda-li si samice mohou vybírat partnera rovněž podle stáří. Starší samci již prokázali dobré přežívání, ale na druhou stranu se mohou s věkem v jejich spermiích akumulovat škodlivé mutace. Ty pak snižují genetickou kvalitu potomstva a tedy samičí fitness. Především u lidí, ale i jiných živočichů se zdá, že při oplodňování staršími samci klesá fitness samic a životaschopnost potomků. Například u živorodkovité ryby gupky (*Poecilia reticulata*) si samice nevybírají partnery mezi starými a mladými samci. Samice u gupek benefitují z polyandrie, ale podněcují kompetici spermií pro nejnižší zatížení potomstva mutacemi v poškozených spermiích starších samců (Gasparini *et al.* 2010).

Avšak nejen samice si vybírají partnera ke spáření, vybírají si také samci. Schopnost samce spářit se s více samicemi je totiž často omezena. Systém páření u mnoha živočišných taxonů znemožňuje samci páření s více než jednou samicí. Kupříkladu u sexuálního kanibalismu je jen malá šance na nalezení druhého partnera (Edward & Chapman 2011).

U ptáků si samci partnera vybírají především u druhů, u kterých samci přispívají rodičovskou péčí o potomstvo. Investují-li samci hodně do rodičovské péče, je nepravděpodobné, že se spáří se všemi samicemi (Edward & Chapman 2011).

Příklad samčí volby partnera je prostřednictvím námluv nebo agrese mezi samci v soutěži o nejlepší samice. Kolísání samčí volby partnera je ovlivněno silou samičí volby – méně atraktivní samci jsou nuceni k soutěži a tím se pro ně snižuje možnost zvolit si partnerku (Edward & Chapman 2011).

3.2.1. Náklady výběru partnera

Výběr partnera s sebou nese i náklady, které se mohou projevit sníženou plodností nebo přežíváním (Andersson 1994). Příčin může být celá řada, jako například riziko predace, zranění či smrti při hledání partnera nebo během soupeření o partnera, riziko zranění partnerem či riziko ztráty současného partnera kvůli hledání jiného partnera. Náklady hledání partnera mohou být také ve formě ztráty času nebo spotřeby energie. Tyto časové či energetické ztráty u ptáků komplikují pozdější hnízdění. (Reynold &

Gross 1990) Jako příklad můžeme uvést, že zpozdí-li se lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*), kvůli výběru partnera s hnízděním, negativně to ovlivní jeho hnízdní úspěch (Slagsvold *et al.* 1988). Protože partnerský výběr je však i přes své náklady velmi rozšířený, je zřejmé, že musí mít velké výhody.

3.2.2. Zisky výběru partnera

Samičí zisky z výběru partnera dělíme na přímé a nepřímé (Birkhead & Pizzari 2002; Cameron *et al.* 2003). Pokud samice nalezne kvalitnějšího partnera, zisky z volby partnera, ať již přímé nebo nepřímé, vedou ke zlepšení fitness samice. (Reynold & Gross 1990)

3.2.2.1. Přímé

Přímé zisky získává samice pro sebe. Příkladem může být lepší poskytnutí rodičovské péče a tím usnadnění práce samici, krmení samcem při námluvách, dostatečná dávka semene potřebná k oplodnění, snížení pohlavního obtěžování (Birkhead & Pizzari 2002; Cameron *et al.* 2003). Přímými zisky mohou být i vlastnosti ejakulátu, nesouvisející s předáním genetické informace ve spermiích, například ve smyslu lepší antibakteriální účinnosti ejakulátu (Rowe *et al.* 2011). Potenciál přímých benefitů mohou samci dávat různými signály najevo. Například možnost lepšího poskytnutí rodičovské péče může být u samců reflektována ornamenty (Palokangas *et al.* 1994).

3.2.2.2. Nepřímé

Nepřímé zisky z partnerského výběru získává samice pro své potomky. Můžeme je označit též jako genetické zisky. Páří-li se samice s kvalitnějším partnerem, je její potomstvo kvalitnější, než kdyby se pářila s méně kvalitním partnerem. Příkladem nepřímých zisků může být variabilita potomků nebo jejich atraktivita a životaschopnost (Birkhead & Pizzari 2002; Cameron *et al.* 2003). Některé geny mohou podpořit přežití potomstva a některé geny povedou k lepšímu reprodukčnímu úspěchu v případě, že se potomstvo dožije dospělosti (Mays *et al.* 2008). Nepřímé zisky proto rozdělujeme na geny ovlivňující životaschopnost potomstva (good genes nebo viability genes) a na geny atraktivity (sexy sons). V poslední době se však od tohoto striktního dělení, které může být arbitrární, spíše ustupuje (Kokko *et al.* 2002). Pro přehled však uvádím oba dva mechanismy v separátních podkapitolách.

3.2.2.2.1. Geny životaschopnosti

Geny životaschopnosti definujeme jako alely zvyšující fitness nezávisle na zbývající části genomu (Neff & Pitcher 2005). Samice může zvýšit svou fitness tím, že si vybere partnera, po kterém její potomci zdědí zvýšenou schopnost přežití (Kokko *et al.* 2002). Modely, zabývající se touto možností, zahrnují tři proměnné: samičí preference, znaky samčí atraktivity a kondici nebo životaschopnost. Samice si raději vybírají partnery, kteří mají znaky, které ukazují na alely pro lepší životaschopnost a tím produkci životaschopnějšího potomstva (Andersson 1994). Ornamenty mohou totiž signalizovat zdraví a životaschopnost jedince, neboť u ptáků jsou samci s velkými ornamenty starší a zdravější (Buchholz 1991).

Podle této představy by pro všechny samice bylo výhodné vybrat si stejného partnera a to toho, který má nejvyšší genetickou hodnotu (breeding value) pro životaschopnost. V poslední době se ale začíná prosazovat poněkud jiná představa, podle které neexistuje samec geneticky ideální pro všechny samice.

3.2.2.2.2. Genetická kompatibilita (komplementarita)

Je otázka, jestli může existovat vztah mezi samičími geny a geny jejího partnera a jestli se geny partnerů navzájem doplňují. Fitness samic totiž nemusí být nejvyšší, vyberou-li si samce s největšími ornamenty. Záleží i na genetické podobnosti či odlišnosti páru. Jako geny kompatibility označujeme alely, které zvýší fitness pouze v případě, že se vyskytují ve specifickém, pro ně vhodném genotypu (Neff & Pitcher 2005). To, že se jedinec páří s partnerem s optimální genetickou odlišností, nazýváme jako preferenci pro genetickou kompatibilitu. Fitness potomstva je do značné míry spjata s heterozygotností (Mays 2008). Genetická inkompatibilita negativně ovlivňuje kvalitu potomstva, kvůli ní může také dojít až k mortalitě embrya (Török *et al.* 2003).

Samice, vybírající si partnera na základě genetické komplementarity, mají tendenci produkovat více heterozygotního potomstva ve srovnání se samicemi bez preferencí pro geneticky odlišné partnery. Vzhledem k tomu, že heterozygotní potomstvo má vyšší fitness než inbrední homozygotní potomstvo, může být favorizována volba, založená na komplementaritě (Mays 2008).

Za typický příklad těchto genů můžeme označit hlavní komplex genů histokompatibility (dále jen MHC geny). MHC geny jsou klíčovým komplexem pro imunitní funkci u obratlovců. Zprostředkovávají totiž mechanismy pro boj proti patogenům a pro eradikaci patogenů (Alcaide 2012). MHC geny většinou dělíme

do dvou hlavních tříd (Knafler *et al.* 2012). Pro životaschopnost potomstva může být důležitá určitá úroveň heterozygotnosti MHC genů. Jedinci tedy mohou proto preferovat partnery s odlišnými MHC geny (Gillingham *et al.* 2009).

U ptáků však mohou samice při volbě partnera diskriminovat jak samce s příliš podobnými MHC geny, tak s až příliš odlišnými MHC geny. Příliš velká heterozygotnost MHC genů může být totiž pro potomstvo také nevhodná. Například u bažanta obecného (*Phasianus colchicus*) se slepice nepáří s kohouty se stejnými MHC geny. S bažantími kohouty se zcela odlišnými MHC geny se však bažantí slepice páří méně než s kohouty, se kterými sdílí alespoň jednu společnou alelu. Ptačí samice tedy preferují samce se střední mírou odlišnosti MHC genů (Barati *et al.* 2012).

Obratlovci, především savci, mohou pomocí čichu posuzovat, jak je pro ně potenciální partner vhodný z hlediska inkompatibility MHC genů. Produkty MHC genů jsou totiž vylučovány v různých sekretech, díky čemuž má každý jedinec svůj unikátní typ zápachu. Podobnost ve zvířecím pachu je spjata s podobností MHC genů, někdy i přímo s příbuzností jedince. Tyto pachy nejen že mohou sloužit k porovnávání genotypů potenciálních partnerů, ale mohou také dokazovat genetickou kvalitu jedince (Setchell *et al.* 2010).

Mnohdy může nastávat situace, že samice dá při výběru partnera přednost samci méně geneticky vhodnému, ale s lepšími přímými zisky, například s lepším teritoriem. Samice se však v takovém případě mohou pokusit získat komplementární potomstvo extrapárovými kopulacemi (Mays 2008).

Genetická inkompatibilita může být způsobena inbreedingem neboli příbuzenským křížením. (Brekke 2012) Inbrední jedinci jsou obvykle menší, méně životaschopní a méně plodní než outbrední. To je známo jako inbrední deprese. Inbrední deprese vzniká z akumulace škodlivých mutací v homozygotních genotypech. Pro fitness potomstva je vhodné mít potomstvo heterozygotní a spárovat škodlivé, recesivní alely s dominantními nepoškozenými alelami, aby se poškozené alely nemohly projevit (Charlesworth & Charlesworth 1999). Bránit se inbreedingu je nutné především, když náklady příbuzenského křížení převyšují případné přímé benefity. U mnoha taxonů byla zjištěna sexuální preference nepříbuzných jedinců a tedy bránění se inbreedingu.

U ptáků se uvažuje, že volba kompatibilních genů probíhá postkopulačně prostřednictvím skryté volby samice v samičím reprodukčním traktu (Mays *et al.* 2008). Zabránění inbreedingu bylo zkoumáno například na ostrovních populacích medosavky hvízdavé (*Notiomystis cinca*). Tito pěvci spoléhají na postkopulační mechanismy

zabránění inbreedingu, neboť se jejich samice párují spíše s příbuznějšími samci, ale v postkopulačním výběru jsou favorizováni spíše méně příbuzní extrapároví samci (Brekke *et al.* 2012).

3.2.2.2.3. Geny atraktivity

Fitness vybírajících si samic může být také zvýšena tím, že jejich potomci budou atraktivnější. Tento mechanismus funguje díky sebeposilujícímu se procesu, který popsal Fisher (Fisher 1930 in Andersson 1994). Tento proces, na jehož konci jsou geny atraktivity, je založen na korelaci samičích preferencí a samčích znaků (Kokko *et al.* 2002). Samci s většími ornamenty mají větší výhodu při výběru samicemi a proto i vyšší reprodukční úspěch (De Lope & Møller 1993). Pro samici může být vhodné se pářit se samci nesoucími znak zpočátku favorizovaný přírodním výběrem (Kokko *et al.* 2002). Fisherovský proces spočívá v tom, že alely pro samičí preference nových samčích znaků se dostávají do vazby s alelami pro tyto dané znaky. K tomu dochází u potomstva vytvořeného pářením samice s preferencí a samce se znakem. Potomci tedy dědí jak znak, tak i preferenci (Fisher 1930 in Andersson 1994). To může vést k rapidnímu sebeposilujícímu procesu (runaway proces), v důsledku kterého se zvyšují jak hodnoty znaku, tak i jeho preference (Andersson 1994). Sebeposilující se proces může ale vést až k přehnaným znakům mimo optimum selektované přírodním výběrem. Přehnané znaky jsou udržovány kompromisem mezi samčí atraktivitou a jinými komponentami fitness (Fisher 1930 in Kokko *et al.* 2002). Fisher předpokládal dva stupně při vývoji samičích preferencí. Zaprvé u samců vzniká variabilita ve znacích, kupříkladu v délce ocasu. Samci s vyšší hodnotou znaku mají výhodu, například mohou lépe manévrovat. Proto jsou takoví samci samicemi preferováni. Samci s delším ocasem jsou tedy nejen lepší v manévrování, ale jsou i preferováni samicemi. Vzniklé samčí potomci nesou alely jak pro dlouhý ocas, tak i pro samičí preference pro samce s dlouhým ocasem. Pokračuje-li tento proces dále, zvyšuje se stále jak délka ocasu, tak preference pro dlouhé ocase. Tak tomu bude až do doby, než budou samci svým dlouhým ocasem značně znevýhodněni, například kvůli snížené životaschopnosti (Andersson 1994).

Problémem genů atraktivity může být to, že u určitých znaků mohou být preferováni jedinci, kteří mají hodnotu znaku, která snižuje životaschopnost či plodnost. Atraktivní samci mohou také poskytovat horší rodičovskou péči. Ztráty na kratším přežívání či plodnosti jsou však nahrazovány tím, že potomci podědí vysokou atraktivitu. Jako

typický příklad této ztráty životnosti a horší rodičovské péče můžeme uvést vlaštovku obecnou (*Hirundo rustica*), kde jsou samci s delšími ocasními pery považováni za atraktivní, ačkoliv jim tato pera ztěžují let (De Lope & Møller 1993).

3.3. Pohlavní dimorfismus ptáků

Důsledkem pohlavního výběru se u živočichů vyvinuly morfologické odlišnosti mezi jednotlivými pohlavími, takzvaný pohlavní dimorfismus. Tyto rozdíly se mohou týkat stavby či velikosti těla. Rozdíly mezi pohlavími mohou být také v odlišném zbarvení. Tomuto druhu dimorfismu se říká dichroismus.

Často se můžeme setkat s názorem, že pohlavní dimorfismus ptáků nalézáme spíše u polygammích druhů, zatímco monogammí druhy jsou monomorfní. Je však mnoho různých forem dimorfismu, a nalezneme spoustu polygammích monomorfních ptačích druhů a monogammích dimorfních ptačích druhů (Owens & Hartley 1998).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla a v barvě peří je spjat s různými aspekty reprodukčního a sociálního chování ptáků. Dimorfismus ve velikosti těla ptáků je spjat se sociální polygynií a velkými rozdíly v poskytování rodičovské péče mezi partnery. Velikostní dimorfismus je ovlivňován především intrasexuální soutěží. Dimorfismus v barvě peří je u ptáků spjat především s frekvencí extrapárových paternit (Owens & Hartley 1998).

Různé barvy ptačího peří vykazují různé souvislosti. Barvy způsobené strukturou ptačího peří, jako jsou duhově modrá, fialová nebo černá, mají vztah s frekvencí extrapárových paternit. Pohlavní dichroismus působený melaninem, je spjat s poskytováním rodičovské péče (Owens & Hartley 1998).

4. Párovací systémy a reprodukční chování ptáků

4.1. Rozdělení párovacích systémů

Párovací systémy živočichů dělíme základně na monogamii a polygamii (Andersson 1994). Při monogamii má jedinec pouze jediného partnera během hnízdní sezóny. U monogamních druhů se v populaci nachází podobný poměr samců a samic. Jelikož však téměř nikdy není tento poměr 1:1 a značně se liší kvalita jedinců v populaci, dochází i u monogamních druhů k pohlavnímu výběru (Andersson 1994). Možnost volby partnera je v monogamních systémech omezena počtem nespárovaných individuí v lokální populaci (Griffith *et al.* 2011). Taxony mohou být buď striktně monogamní, kdy jsou si partneři věrni, nebo může být u taxonů různá míra promiskuity, spjatá s extrapárovými kopulacemi jedinců (Andersson 1994).

Při polygamii kopuluje jedinec během hnízdní sezóny s více partnery. Poměr pohlaví u polygamních populací bývá většinou vychýlen směrem k jednomu z pohlaví. Polygamii dělíme na tři různé formy, a sice polyandrii, polygynii a polygynandrii (Andersson 1994).

Při polygynandrii se jak samci, tak i samice během jednoho hnízdního cyklu páří s více jedinci opačného pohlaví. Při polyandrii se samice během hnízdní sezóny páří s více samci. V polyandrických populacích bývá více samců než samic. Při polygynii se samec během hnízdní sezóny páří s více samicemi. V polygynních populacích bývá více samic než samců. Polygynie má dvě základní formy (Andersson 1994).

První forma polygynie vzniká v důsledku obrany zdrojů. V této formě polygynie samci brání určitý typ zdroje, na který lákají svoje potenciální partnerky. Těmito zdroji může být například potrava, hnízdo či teritorium (Andersson 1994).

Druhou formou je takzvaná lek polygynie. Při lek polygynii samci neposkytují samicím žádný zdroj, ale předávají jim pouze kvalitní geny. Aby samci dokázali samicím kvalitu svých genů, schází se na shromaždištích, v případě ptáků tokaništích (anglicky lek). Zde mohou samci dokazovat své kvality například při soubojích. Typickým příkladem lek polygynie u ptáků je například shromažďování tetřívků obecných (*Tetrao tetrix*) na tokaništích (Andersson 1994).

Většina z ptačích druhů žije v jednom ze dvou párovacích systémů. Asi 5% ptačích druhů je polygynních. Až 92% ptačích druhů žije v sociálně monogamních párech, kde

má ptačí jedinec pouze jediného párového partnera během hnízdní sezóny. Ptáci však i v sociálně monogamních párech projevují různou míru promiskuity (Hasselquist & Sherman 2009).

4.2. *Extrapárové kopulace a paternita*

U mnoha ptačích druhů, a to i sociálně monogamních, kopulují samci i samice během jedné ferttilní periody s více než jedním partnerem. Samice mohou kopulovat s více samci během jednoho hnízdního cyklu z důvodů příležitosti pro hledání nového, lepšího partnera či pro získání výhodných genů. Extrapárové kopulace mohou být z hlediska samice výhodné pouze pokud vedou k navýšení fitness (Birkhead & Møller 1992).

V případě polygynie se páří více samic s co nejkvalitnějším samcem, proto pro ně kopulace s jiným partnerem, při kterých by se pářili pravděpodobně s méně kvalitním samcem, nejsou vhodné. U sociálně monogamních párů se naopak ne všem samicím podaří být v sociálním páru s kvalitním samcem, proto mohou být pro samice extrapárové kopulace výhodné. Z těchto dvou důvodů je počet extrapárových mláďat vyšší u samic v monogamních párových systémech než polygamních systémech (Hasselquist & Sherman 2009).

Samice monogamních ptáků přestávají kopulovat s párovým partnerem poměrně brzo, jak bylo doloženo třeba u lejska bělokrkého (Török *et al.* 2003). Samice lejsků regulují frekvenci kopulací po dvoudenní periodu před snesením prvního vejce a mohou tedy extrapárové kopulace časovat do střední fáze plodnostní periody (Michl *et al.* 2002).

Ačkoliv mají samice úroveň promiskuity geneticky ovlivněnou (Forstmeier *et al.* 2011), většinou se extrapárově páří se samci, kteří jsou atraktivnější než jejich párový samec. Například samice lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) preferují samce s větší bílou skvrnou na čele. Samice lejska bělokrkého s partnerem s menší skvrnou hledají extrapárové kopulace. Samice se samcem s větší skvrnou se páří pouze s partnerem. (Gustafsson *et al.* 1995). Při studii lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) byl poměr mezi spermii, které samice získaly od sociálního samce a od extrapárového samce 1 : 5, ačkoliv počet extrapárových kopulací byl pouze 1,33 na jednu samici (Michl *et al.* 2002).

4.2.1. Náklady extrapárových kopulací

Extrapárovou kopulací se jedinci obou pohlaví vystavují značnému riziku. Během extrapárových kopulací může dojít u obou pohlaví k přenosu ektoparazitů nebo pohlavně přenosných nákaz (Hasselquist *et al.* 2009). Hledání extrapárového partnera a následná extrapárová kopulace vyžaduje určitou energii. Jedinci se během extrapárové kopulace rovněž vystavují riziku predace (Birkhead & Møller 1992). Další náklady jsou pohlavně specifické.

4.2.1.1. Náklady z hlediska samice

Ne vždy samice správně rozpozná kvalitu extrapárového samce. Samici tedy při extrapárové kopulaci hrozí, že extrapárový samec bude nekvalitní a že její potomstvo bude ve výsledku méně životaschopné a atraktivní, než kdyby potomstvo zplodila s párovým samcem (Birkhead & Møller 1992). Další riziko, kterému se samice při extrapárové kopulaci vystavuje je to, že bude přistižena a následně ztrestána párovým samcem. Tento trest může být například ve smyslu snížené obrany hnízda, snížení rodičovské péče či krmení mláďat (Hasselquist & Sherman 2009). Během extrapárové kopulace může být samice poraněna nebo může být poškozen proces tvorby vajíček (Birkhead & Møller 1992).

4.2.1.2. Náklady z hlediska samce

Nejběžnějším nákladem samců na extrapárovou kopulaci, je vypotřebením jejich ejakulátu, jehož množství je omezené. Riziko, kterému se ptačí samec vystavuje při hledání extrapárových kopulací, je také to, že nemůže zároveň s vyhledáváním možnosti extrapárové kopulace hlídat svoji párovou samičku, aby neprováděla extrapárovou kopulaci ona. Samec tedy při extrapárových kopulacích riskuje, že on sám bude párovou samičkou podveden. Pokud je samec přistižen při extrapárové kopulaci svojí párovou samicí, může být párová samička vůči samci agresivní. V krajním případě může samce dokonce opustit (Birkhead & Møller 1992).

4.2.2. Zisky extrapárových kopulací

4.2.2.1. Zisky z hlediska samice

Jak již bylo výše zmíněno, ne každá samice sociálně monogamního druhu se může spárovat s kvalitním samcem. Pro samici tedy může být výhodné pářit se extrapárově s kvalitnějšími samci a mít proto kvalitnější potomstvo (Hasselquist *et al.* 2009 : Michl *et al.* 2002). Navíc tak získá i geneticky různorodé potomstvo. Pro samici mohou být extrapárové kopulace vhodné také z důvodu, že její párový samec může být neplodný (Birkhead & Møller 1992).

Je však třeba poznamenat, že samice mohou provádět extrapárové kopulace i tehdy, když to pro ně není nikterak výhodné. Promiskuitní chování a tím pádem i hledání extrapárových kopulací má totiž dědivou součást. Tato genetická informace pro promiskuitu je sdílena u obou pohlaví. Samčí a samičí promiskuita se tedy nemohou vyvíjet nezávisle na sobě. Silná selekce na samčí promiskuitu (viz níže) tak může způsobovat promiskuitu i u samic (Forstmeier *et al.* 2011).

4.2.2.2. Zisky z hlediska samce

Ptačí samci v monogamních párech vyhledávají extrapárové kopulace většinou při výletech ze svého teritoria. Samčí zájem na extrapárové kopulaci je jasný: zvýšení počtu potomků (Hasselquist & Sherman 2009; Forstmeier *et al.* 2011). Na rozdíl od samic, samci jen málokdy získají extrapárovou kopulací kvalitnější potomstvo, protože extrapárové samice jsou obvykle méně kvalitní, než párová samička. I když u ptáků se samičí neplodnost vyskytuje méně často než samčí neplodnost, hrozí riziko, že párová samička může být neplodná. Extrapárovou kopulací si tak samci mohou zajistit, že i v případě neplodnosti párové samičky zplodí nějaké potomstvo (Birkhead & Møller 1992).

4.2.3. Obrana samčí paternity ve vlastním hnízdě

Samci v monogamních párech projevují úsilí, aby všechno potomstvo ve snůšce bylo oplodněno jejich spermiemi. Naproti tomu samice mnoha ptačích taxonů se snaží získat nepřímé zisky prostřednictvím extrapárových kopulací (Michl *et al.* 2002). Samci se snaží samicím v extrapárových kopulacích zabránit (Birkhead & Møller 1992).

U ptáků existují dva hlavní způsoby, jak samci brání svou paternitu. Samci pěvců většinou provádějí partnerské hlídání (mate guarding), kdy svoji samičku téměř stále

střeží. U jiných taxonů, jako jsou dravci či sovy, anebo u koloniálních hnízdičů k partnerskému hlídání dochází jen zřídka, neboť jeden z partnerů většinou brání hnízdo. Problém, jak zabránit extrapárovým paternitám, řeší proto častými kopulacemi (Birkhead & Møller 1992).

4.2.3.1. Partnerské hlídání

Během partnerského hlídání se snaží sameček omezit možnost extrapárové kopulace samičky tím, že ji intenzivně střeží několik dní před a během doby kladení snůšky. To může značně omezit snahy samičky o extrapárovou kopulaci, neboť samice žádného z ptačích druhů neprovádí extrapárové kopulace za přítomnosti párového samce (Birkhead & Møller 1992).

Nejintenzivněji hlídají samci samice v období začátku kladení vajíček. To, že samci nejvíce střeží samice během počátku kladení napovídá to, že partnerské hlídání je velice energeticky náročné a proto ho samci optimalizují (Birkhead 1998b).

4.2.3.2. Časté kopulace

Dravci, sovy a koloniálně hnízdičí ptáci si nemohou dovolit nechat hnízdo s vejci bez ochrany. Proto nemožnost hlídání partnera řeší častými kopulacemi. Jsou pro to dva hlavní důvody: Zaprvé čím častější kopulace jsou, tím více semene dodá samec samici. Častější kopulace tak vedou k vyšší proporcii zplozeného potomstva z důvodu prosté početní převahy spermií párového samce. Zadruhé, u ptáků má větší šanci na oplodnění samec, který kopuloval se samicí jako poslední (viz. níže). Čím častěji samec se samicí kopuluje, tím má větší pravděpodobnost, že on bude posledním samcem, který bude kopulovat před ovulací. U těchto ptáků tedy může přírodní výběr upřednostňovat samce, kteří produkují více spermií (Birkhead & Møller 1992).

Jako příklad chování koloniálních hnízdičů můžeme uvést pozorování (Frederick 1987) ibisa bílého (*Eudocimus albus*), kde nastává první kopulace jeden až dva týdny před začátkem kladení vajec a počet kopulací je okolo třiceti denně.

Z častých kopulací u ptáků, nejenom dravců, sov a koloniálních hnízdičů, mohou benefitovat také samice. Samice však chtějí častými kopulacemi dosáhnout úplně jiných cílů jak samci. Opakované kopulace totiž může samice provádět jak s párovým, tak i s extrapárovým samcem (Birkhead & Møller 1991). Opakované inseminace slouží samicím především k zajištění oplodnění vajíčka. Úspěšná kopulace během fertilní periody navyšuje totiž pravděpodobnost, že bude vajíčko oplodněno. Například samice

lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) musí kopulovat nejméně dvakrát k zajištění vysokého úspěchu oplodnění snůšky (Török *et al.* 2003). Samice mohou se stejným samcem opakovaně kopulovat proto, aby měly v tubulech dostatek spermií (Birkhead & Møller 1992). Z tohoto důvodu může být za opakované nebo vícečetné inseminace částečně zodpovědná i velikost snůšky (Török *et al.* 2003). Dalším důvodem pro opakované kopulace samic s párovým samcem je to, aby samce ujistili o jeho paternitě a zajistili tak jeho dostatečnou rodičovskou péči. (Birkhead & Møller 1992).

4.2.3.3. Zisky a náklady obrany samčí paternity

Samčí obrana paternity formou bránění extrapárovým kopulacím může být v rozporu se zájmy samice a proto může způsobovat pohlavní konflikt (Stockley 1997). Ziskem samce je samozřejmě především zvýšení reprodukčního úspěchu. Samice mohou z tohoto benefitovat méně, ale například samčí partnerském hlídání je pro ně vhodné z důvodu snížení pohlavního obtěžování (Stockley 1997).

Samičí náklady jsou dvojího typu. Zaprvé jsou to náklady pro budoucí potomstvo, neboť samice nemůže benefitovat z kopulace s více samci. Zadruhé to jsou náklady pro samici samotnou, neboť samčí chování, sloužící k prevenci kompetice spermií, ji může přímo poškodit. K tomu může docházet například omezeními při shánění potravy, omezením aktivity, zvýšenými energetickými náklady, redukcí plodnosti, rizikem ztráty života například kvůli zvýšení rizika predace, omezení možnosti přijímat darovanou potravu při namlouvání extrapárovými samci apod. (Stockley 1997). Bránění samicím v extrapárových kopulacích je nákladné i pro samce, neboť musí vynakládat značné množství energie a času a rovněž se vystavuje riziku predace (Birkhead 1998b).

5. Postkopulační pohlavní výběr

U mnoha druhů je úspěch oplodnění ovlivněn i postkopulačně (Andersson 1994). Postkopulační pohlavní výběr trvá od spáření do oplození a probíhá tedy v samičím reprodukčním traktu (Parker 1970). Podobně jako v případě prekopulačního pohlavního výběru dělíme i postkopulační pohlavní výběr na intrasexuální, probíhající prostřednictvím kompetice spermií, a intersexuální, probíhající formou skryté volby samice (Snook 2005).

5.1. Reprodukční trakt a pohlavní buňky

5.1.1. Samičí

5.1.1.1. Morfologie reprodukčního traktu, tubuly skladující spermie

Samičí reprodukční trakt se skládá z vaječníku, vejcovodu, skořápkové žlázy a kloaky. Část kloaky, která je vyústěním reprodukčního ústrojí nazýváme vagína. Skořápkovou žlázu mnohdy nazýváme děloha. Vejcovod dělíme na isthmus, magnum a infundibulum. U většiny ptačích taxonů je zachován pouze levý vaječník a levý vejcovod (Birkhead & Møller 1992).

Ptačí samice ukládají ve svém reprodukčním traktu spermie ve specializovaných tubulech (Birkhead 1998b). Tyto tubuly jsou jednotlivé tabulovité vchlípeniny sloužící pro uskladnění živých spermií po dobu až deseti týdnů (Freedman *et al.* 2001). Do tubulů mohou vstoupit pouze mobilní spermie (Brillard & Bakst 1990). Spermie jsou v tubulech uloženy v tenkých paralelních svazcích hlavičkou směrem k slepému konci tubulu (Bohr *et al.* 1964). Časem se spermie z tubulů uvolňují. Další kopulací se do nich dostávají nové. Ptačí spermie, nevyživované z tubulů, v samičím pohlavním traktu nepřežívají (Briskie *et al.* 1997). Do jednoho tubulu mohou vstoupit spermie z více kopulací. Tyto spermie se však v tubulech promíchávají jen minimálně a spermie z poslední kopulace brání ostatním spermiím tubul opustit. (Briskie 1996). Z tohoto důvodu u ptáků většinu potomstva zplodí poslední samec kopulující před ovulací (Briskie & Montgomerie 1993). Například při experimentech na zebříčkách (*Taeniopygia guttata*), na kterých se zjistilo, že jsou spermie ukládány v tubulech do vrstev, poslední kopulující samec zplodí až 80 % potomstva, protože jeho spermie

jsou uloženy nejbližší lumenu oviduktu (Compton *et al.* 1978). Tento jev nazýváme jako přednost posledního spermatu (Briskie & Montgomerie 1993). Ve studii (Briskie & Montgomerie 1993) bylo objeveno, že z dvaceti druhů pěvců skladovaly 3 druhy pěvců spermie v jedné vrstvě, 15 druhů ve dvou vrstvách a 2 druhy více než ve třech vrstvách.

Ukládání spermií vzniklo zřejmě proto, že u ptáků ovulace, oplodnění a kladení vajíček probíhá postupně. Každé vajíčko je oplodněno během krátké, maximálně půlhodinové periody po ovulaci. Nebýt skladování spermií, musely by samice kopulovat těsně před každou ovulací. Například samice panenky bronzové (*Lonchura striata*) jsou schopny klást oplodněná vejce 8 až 16 dnů po kopulaci, a to právě díky skladovacím tubulům (Birkhead 1992). U krocana domácího (*Meleagris gallopavo*) bylo popsáno oplození 10-15 dní po jedné inseminaci (Brillard & Bakst 1990). Maximální doba, po kterou mohou ptačí samice uskladňovat spermie, je pouze okolo deseti týdnů, ale v případě plazů to mohou být i roky (Parker 1970).

Po kopulaci a depozici ejakulátu do vagíny putují spermie do vejcovodu (Birkhead *et al.* 1999). Nejdříve mohou spermie dorazit do infundibula patnáct minut po kopulaci. Některé spermie vstupují do tubulů na spoji vagíny a dělohy během šedesáti až devadesáti minut od kopulace (Bohr *et al.* 1964). Předpokládá se, že když spermie opouští skladovací tubuly, jsou vedeny pasivně zpětnou peristaltikou do infundibula (Birkhead *et al.* 1999).

Například u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) byly tubuly objeveny již roku 1960 mezi vagínou a skořápkovou žlázou. Tubuly se u ptáků vyvíjí poměrně brzy, například u krocana domácího (*Meleagris gallopavo*) jsou vyvinuty již ve třiceti dnech věku, kdy jsou ještě vejcovod i vaječník nezralé (Bakst 1987). Primárním místem uložení spermií v tubulech je spojení vagíny a dělohy, sekundárními místy jsou vagína a infundibulum. Kupříkladu u pěvců se tubuly nacházejí pouze na spojení dělohy a vagíny, nikoliv v infundibulu, zatímco u drůbeže najdeme tubuly i v infundibulu (Briskie & Montgomerie 1993). U vlhorce žlutohlavého bylo zjištěno, že tubuly dozrávají dříve na vaginálním konci, zatímco děložní konec je schopen v době ovulace vypouštět větší množství spermií (Briskie 1996). Tubuly jsou přítomny především u divokých ptáků v reprodukční kondici v době kladení vajec (Birkhead & Møller 1992).

Průměrná délka tubulů se mezi ptačími druhy liší. V rámci druhu není tato délka spjata s váhou ani velikostí těla a nemá vztah k hmotnosti samčích varlat, ale je pozitivně korelována s délkou spermií (Briskie & Montgomerie 1993). Někteří autoři

(Birkhead & Møller 1992) udávají, že vztah mezi délkou spermií a délkou tubulů je jedna ku jedné, zatímco jiní (Briskie & Montgomerie 1993) se domnívají, že tubuly jsou průměrně dvakrát delší než je délka spermií. Počet tubulů nezávisí na jejich průměrné délce (Briskie & Montgomerie 1993)

U ptáků se počet tubulů pohybuje od 500 po 20 000. Větší ptáci mají tendenci jich mít více než malí ptáci. (Birkhead & Møller 1992) Počet tubulů závisí na velikosti vajíčka, neboť větší vajíčko potřebuje více spermií k oplodnění. V rámci druhu mají větší počet tubulů samice s delšími vejcovody, naopak není zde vztah k velikosti celé snůšky (Briskie & Montgomerie 1993).

Na kuru domácím (*Gallus gallus domesticus*) a na krocanovi domácím (*Meleagris gallopavo*) bylo zjištěno, že spermie z různých inseminací jsou při ukládání většinou segregovány do různých tubulů. Tato segregace může snižovat význam precedence posledního spermatu (King *et al.* 2002). Tubuly jsou plněny nejlépe při inseminaci před počátkem produkce vajíček, po začátku produkce vajíček dochází k maximu až 2 000 000 spermií uskladněných v tubulech (Brillard & Bakst 1990). V případě panenky bronzové (*Lonchura striata*) bylo v tubulech uskladněno průměrně jedno procento spermií z ejakulátu. Kopulace před ovulací naplní tubuly spermii více než kopulace po ovulaci. Před ovulací se v tubulech u panenky bronzové nachází až dvakrát více spermií než po ovulaci. Samice tedy shromažďuje spermie před ovulací, aby je mohla využít k oplodnění vajíčka během ovulace (Birkhead 1992).

Při testech na panenkách bronzových se také zjistilo, že stáří spermií uložených v tubulech nemá vliv na úspěšnost líhnutí vajec. Vajíčka oplodněná staršími spermii totiž neměla nižší pravděpodobnost líhnutí než ta oplodněná mladšími (Birkhead 1992). U některých druhů ptáků ale samice vypuzují sperma pocházející z dřívějších kopulací, aby se spermie časem v samičím traktu nepoškozovaly a nepřenesly tak na budoucí embryo genetické vady (Wagner *et al.* 2004).

V okolí tubulů se nachází nervová tkáň nervující tubuly. Některé funkce tubulů by tedy mohly být ovlivněny neurálními mechanismy (Freedman *et al.* 2001). Spekuluje se také, že samice mohou také některé tubuly vypínat, čímž mohou ovlivnit výsledek kompetice spermií (Birkhead & Møller 1992).

5.1.1.2. Vajíčka, místo oplození, fertilní perioda

Samice mají zachován pouze levý vaječník s několika sty vajíčky a levý vejcovod. Během hnízdní sezony se vejcovod prodlouží a několik vajíček se až tisíckrát zvětší (Birkhead & Møller 1992).

K oplodnění dochází v infundibulu 15-30 minut po ovulaci. Z infundibula odchází vajíčko do magna, kde získá během dvou až tří hodin většinu bílku. Poté putuje do skořápkové žlázy. Kalcifikace zde trvá okolo patnácti hodin, pigmentace vajíčka okolo pěti hodin. Většina malých ptáků klade jedno vejce denně v intervalu dvaceti čtyř hodin, u větších ptáků je tento interval delší (Birkhead & Møller 1992).

Období, během kterého může inseminace vést k oplodnění vajíčka či vajíček, se nazývá jako fertilní perioda. Fertilní perioda je určena více faktory jako jsou doba uložení spermií a jejich udržení při životě, perioda kladení snůšky a interval mezi oplodněním a ovipozicí (Parker 1970). U většiny druhů ptáků páry kopulují před kladením vajíčka. Pokud samice nekopuluje během fertilní periody, snižuje se úspěšnost oplodnění vajíčka (Török *et al.* 2003).

5.1.2. Samčí

5.1.2.1. Morfologie

Reprodukční trakt samců ptáků se skládá z varlete, nadvarlete, chámovodu a místa uložení spermií na konci chámovodu vedoucího do kloaky. Toto místo uložení spermií se u pěvců a několika nepěvčích taxonů nazývá semenální glomus, u ostatních ptáků se nazývá receptakulum. Tato místa uložení spermií se nalézají na kloakální drsnatině na kloakálním výčnělku, kde jsou spermie uloženy při teplotě nižší, než je teplota těla (Birkhead & Møller 1992).

Varlata, která leží na dorzální straně tělesné dutiny, vykazují sezónní změny velikosti (Birkhead 1998b). Zvětšení varlat v období rozmnožování je způsobeno především prodloužením délky seminiferálních tubulů, stejně jako navýšením počtu intersticiálních buněk produkujících hormony (Birkhead & Møller 1992). Relativní hmotnost varlat je na mezidruhové úrovni pozitivně korelována s mírou kompetice spermií (Birkhead 1998b). Produkce spermií varlaty přes den kolísá v závislosti na tom, v kterou denní dobu daný druh nejčastěji kopuluje (Birkhead & Møller 1992).

Pro kvalitnější ejakulát je potřeba mezi vytvořenými spermii eliminovat neplodné spermie a spermie ve špatné kondici. Děje se tak prostřednictvím spermiofagie. Hlavní

místo, ve kterém spermiofagie v samčím reprodukčním traktu pěvců probíhá, je epiteliální obložení terminální oblasti semenného traktu. U pěvců nastává spermiofagie často v epiteliální vrstvě semenného glomeru a ve vývodu ejakulátu. Občas probíhá spermiofagie i v jiných částech semenného traktu. Mikrofágové sloužící k spermiofagii se totiž vyskytují v celém samčím pohlavním traktu (Chiba *et al.* 2011).

Jak bylo již zmíněno, spermie jsou skladovány a maturovány v kloakálním výčnělku. Velikost kloakálního výčnělku mezi druhy je předpokladem různé úrovně kompetice spermií. Kloakální výběžek se silně zvětšuje s blížícím se hnízdním cyklem. Například u modropláštika korunkatého (*Malurus coronatus*) je počet dnů od začátku kladení vajíček pozitivně korelován s velikostí kloakálního výčnělku. Ta také koreluje s počtem hnízdících samic v dané populaci, což dokazuje, že velikost kloakálního výčnělku je senzitivní k příležitosti extrapárově se pářit (Kingma *et al.* 2012).

U běžců a vodního ptactva můžeme nalézt také intermitentní orgány. U těchto skupin bývá při kopulaci relativně velký phalus vložen přímo do těla samice. Například u kachničky australské (*Oxyura australis*) má phalus až 10 cm. Jednou z funkcí intermitentních orgánů je možnost násilných extrapárových kopulací, neboť u těchto taxonů samci mnohem snáze znásilňují samice. Zároveň je však možné, že samice mají nad úspěchem násilné extrapárové kopulace určitou kontrolu a mohou redukovat úspěch násilného oplození potratem některých násilníkem oplozených vajec (Birkhead & Møller 1992).

5.1.2.2. Spermie

5.1.2.2.1. Morfologie spermií

Spermie se skládá ze dvou základních částí, a sice z hlavičky a bičíku (Massany 1991). Hlavička spermie je nositelkou genetické informace. Skládá se z jádra a akrozómu. V jádře hlavičky je uložen genetický materiál ve formě kondenzovaného chromatinu. Akrozóm je cytoplasmatický útvar čípkovitého tvaru na akrozómové části hlavičky. Můžeme ho označit jako vysoce specializovaný lysozóm. Hlavičku spermie dále dělíme na část akrozómovou, které je pokryta akrozómem a část postakrozómovou. Na akrozómové části hlavičky jsou patrné tři segmenty: 1) apikální segment lemující okraj hlavičky, 2) hlavní segment na bocích hlavičky a 3) ekvatoriální segment. Postakrozómová část není pokryta akrozómem a je pod ní uložena postakrozómová

pochva Spermie ptáků mají na přední části hlavičky kapsovitý útvar zvaný perforatorium. (Massany 1991).

V bičíku se nachází pohybový aparát spermie. Bičík dělíme na 4 oddíly. První oddíl označujeme jako centriolový oddíl. Během spermiocytoogeneze se skládá z proximálního a distálního centriolu, u zralé spermie se nachází již pouze proximální centriol. Dále se v centriolovém oddílu nachází segmentované chordy, jedna nebo dvě mitochondrie, záhyby jaderného obalu a bazální tělíska. Druhý oddíl se nazývá mitochondriální oddíl a je charakteristický koncentricky uspořádanými mitochondriemi pod cytoplasmatickou membránou. Tento oddíl nazýváme také jako krček spermie. Mitochondrie poskytují spermii energii. V místě připojení mitochondriální spirály do fibrózní pochvy se nachází kruhovitý útvar zvaný anulus. Třetí oddíl nazýváme hlavní oddíl a je charakterizován fibrózní pochvou umístěnou okolo osového vlákna. Čtvrtý oddíl nazýváme koncový oddíl a je pokryt pouze cytoplasmatickou membránou (Massany 1991).

Celou délkou bičíku procházejí skupiny fibril zvané axonémy. Ty jsou považovány za motor spermie. Základem pohyblivosti bičíku je klouzavý pohyb vedle sebe uložených mikrotubulů (Massany 1991).

Spermie ptáků se pohybují dopředu rotací. Hlavička a přední část spermie slouží jako opěrný bod proti kterému bičík vyvíjí svou hnací sílu. Současně s tím se po bičíku šíří kontraktlní impulsy. Za jednu sekundu může bičík spermie udělat 3-15 otáček. Spermie energeticky vyčerpané nebo spermie s poškozeným pohybovým systémem nerotují. Pro snadnější pohyblivost během fertilizace ztrácí spermie v průběhu spermiocytoogeneze ze své buňky vodu a jádro tak zmenšuje svůj objem (Massany 1991).

Povrch spermie je pokryt cytoplasmatickou membránou. Části cytoplasmatické membrány mají specifické funkce. Přední část membrány produkuje akrozómové enzymy. Cytoplasmatická membrána v postakrozomální oblasti má funkci při rozpoznání vajíčka a fúzi s vajíčkem. Cytoplasmatická membrána v oblasti bičíku reguluje přístup různých substrátů k zabezpečení energetického metabolismu a plní funkce k zachování pohyblivosti. Cytoplasmatická membrána bičíku má především za účel udržování hladiny ATP a jiných látek, jako je Mg, Ca, Mn, Co, Ni či K, okolo axoném (Massany 1991).

5.1.2.2.2. Variabilita a vývoj znaků spermií

Spermie se značně liší v morfologii mezi druhy i v rámci druhu. Je pravděpodobné, že morfologie je spjata s rychlostí spermií. Pokud dojde u spermie k zvětšení bičíku, musí dojít zároveň s tím ke zvětšení krčku (Lüpold *et al.* 2009). Vztah mezi délkou bičíku a krčku je totiž důležitý znak spjatý s energetickou dynamikou a funkcí spermie (CALHIM *et al.* 2011).

Morfologie spermií ptáků je vysoce dědivá a do značné míry nezávislá na kondici (Calhim *et al.* 2011). K diverzitě tvarů spermií přispívá fylogeneze, režim oplodnění a postkopulační pohlavní výběr (Snook 2005).

Evoluce morfologie spermií není zřejmě primárně spjata s předkopulačním výběrem (Lifjeld *et al.* 2012), ale může být pod silnou přímou selekcí z důvodu kompetice spermií v samičím traktu (Birkhead *et al.* 1999). Variabilita v morfologii spermií mezi samci je negativně korelována s intenzitou postkopulačního pohlavního výběru. U druhů s vysokou úrovní kompetice spermií dochází k snížení variability v morfologii spermií proto, aby většina spermií měla optimální morfologii. Naopak při slabé míře kompetice spermií není selekce na optimální fenotyp spermie a proto můžeme očekávat větší variabilitu v morfologii spermií. Pro znaky spermií tedy může být postkopulační pohlavní výběr značnou stabilizační silou (Calhim *et al.* 2007, 2011). Na druhou stranu je ale také možná i směrová pozitivní selekce na velikost spermií. Spermie jsou totiž větší u druhů s velkou frekvencí extrapárové paternity (Briskie *et al.* 1997).

Ačkoliv hlavní roli na zvětšování spermií má zvýšená míra kompetice spermií, pravděpodobně i skrytá volba samice částečně způsobila, že jsou pro kompetici vhodnější právě větší spermie. Samice může řídit evoluci morfologie spermií tak, že ovlivňuje výsledek jejich kompetice (Snook 2005).

Na evoluci morfologie spermií se dále možná podílí i skladování spermií v tubulech v samičím reprodukčním traktu. Délka spermií je totiž pozitivně korelována délkou tubulů. Má-li samice málo tubulů, jsou pro uskladnění upřednostňovány spermie s dlouhými bičíky (Briskie *et al.* 1997). Analogické vztahy byly zjištěny i u vodních brouků, kteří také mají orgány na uskladnění spermií (Higginson *et al.* 2012).

Postkopulační pohlavní výběr ovlivňuje znaky spermií také u taxonů s vnějším oplodněním. Kompetice spermií vede k prodloužení hlavičky a bičíku u spermií žab. Kompetice spermií má i při vnějším oplodnění velký přímý efekt na délku bičíku, nejspíše vlivem kompetitivního oplození (Byrne *et al.* 2003).

U ptáků se spermie neodlišují pouze mezi jednotlivými druhy, ale také v rámci druhu. Značně se mohou odlišovat mezi různými geografickými populacemi. Jako příklad můžeme uvést studii (Schmoll & Kleven 2011) na norské a německé populaci sýkory uhelníčka (*Periparus ater*). Norské sýkory měly spermie v průměru delší o 3,2 %. Tento rozdíl byl způsoben rozdílnou délkou hlaviček. V délce bičíku či krčku nebyl žádný signifikantní rozdíl. Délka spermií v norské populaci také byla méně variabilní. Naproti tomu lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) se délka spermií nelišila mezi třemi evropskými populacemi (Lifjeld *et al.* 2012).

5.2. Kompetice spermií: intrasexuální postkopulační výběr

Kompetice spermií ptáků je studována již od 50. a 60. letech 20. století (Birkhead 1998b). Je to jeden ze základních procesů při postkopulačním pohlavním výběru. Jedná se o kompetici dvou samců o oplodnění samičích gamet po provedení kopulací. Ke kompetici spermií dochází, páří-li se jedna samice s více samci během jedné fertlní periody (Parker 1970).

Kompetice spermií je běžným jevem, nastávajícím u většiny druhů, u kterých dochází k vnitřnímu oplození. Nastává však i u mnoha druhů s vnějším oplozením, jako je mnoho taxonů ryb (Rosengrave *et al.* 2008) či žab (Byrne *et al.* 2003). Mezi chovateli ptactva je všeobecně známo, že kopuluje-li samice se dvěma samci, jeden samec obvykle zplodí více potomstva – tento rozdíl je označován jako rozdíl plodnostní kapacity (Birkhead *et al.* 1999).

Riziko kompetice spermií bývá měřeno jako relativní hmotnost varlat. Tato míra totiž dobře koreluje s množstvím produkovaného ejakulátu (Kelly & Jennions 2011). Samci mají větší varlata u druhů s větším rizikem kompetice spermií. Jejich varlata produkují více spermií, aby samci mohli snáze soupeřit. Například u goril je malé riziko nevěry a varlata zabírají pouze 0,03 % hmotnosti těla. Šimpanzi jsou velmi promiskuitním druhem a jejich varlata zabírají 0,3 % váhy těla. U člověka zabírají varlata 0,08 % váhy těla, z toho by mohlo vyplývat, že při evoluci člověka byla střední úroveň kompetice spermií a samičí promiskuity (Shackelford *et al.* 2006).

5.2.1. Množství ejakulátu

Produkce spermií je nákladná a samci jsou proto pod tlakem adaptivně sperma alokovat (Immler *et al.* 2011). Větší množství ejakulátu je upřednostňováno, pokud se samice páří s více samci. V konkurenčním kontextu zvýšení počtu spermií zvyšuje

pravděpodobnost oplodnění samičího vajíčka (Kelly & Jennions 2011; Tourmente *et al.* 2011).

U živočichů existuje takzvaná strategická ejakulace. Samci investují ejakulát v závislostech na potenciálních ziscích od samic, jako je například počet vajec či kvalita potomstva. Množství ejakulátu ovlivňují tři faktory. Zaprvé kolik samců kopulovalo se samicí před daným samcem. Zadruhé kolikrát již samice kopulovala či je-li dokonce pannou (Kelly & Jennions 2011). Samci totiž investují více ejakulátu do několika málo počátečních kopulací, zvláště v případech, kdy samice kopuluje často (Reinhold *et al.* 2002). Zatřetí jak kvalitní je samice (Kelly & Jennions 2011). Pokud samci rozpoznají kvalitu partnerky, investují více ejakulátu do kvalitnějších partnerek. Pokud kvalitu samice samci nerozpoznají, přidělují sperma všem samicím stejně bez ohledu na různou plodnost samic. Čím je mezi potenciálními partnerkami samce větší variabilita v kvalitě, tím více spermatu si samci uchovávají pro pozdější kopulace (Kelly & Jennions 2011).

Jedinci mohou množství ejakulátu a počet spermií přizpůsobovat fázi fertlní periody samice. Na etapě fertlní periody samice závisí počet vydaných spermií například u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). U jeho samců je vrchol počtu vydaných spermií ve střední fázi (Michl *et al.* 2002).

Samci ptáků mohou odlišně investovat do ejakulátu také v závislosti na genetické kompatibilitě samic. Kupříkladu kohouti kura bankivského (*Gallus gallus*) mohou množstvím ejakulátu reagovat na odlišnost svých a samičích MHC genů. Čím jsou MHC geny slepice kura bankivského odlišnější od kohoutích, tím do nich kohouti transferují více ejakulátu (Reinhold *et al.* 2002). Tento proces můžeme charakterizovat jako skrytou volbu samce (Reinhold *et al.* 2002).

Změny množství ejakulátu závisí i na sociálních souvislostech. Ejakulát samce je větší v blízkosti soupeře kvůli riziku kompetice spermií (Kelly & Jennions 2011). Ke zlepšení kvality ejakulátu při zvýšeném riziku kompetice spermií dochází i u lidí, neboť muži produkují ejakulát s větším zastoupením pohyblivých spermií po shlédnutí sexuálně explicitního obrázku dvou mužů a ženy než po shlédnutí sexuálně explicitního obrázku tří žen (Kilgallon *et al.* 2005).

Způsob investice do ejakulátu se může u různých taxonů lišit. Takto odlišnými skupinami je například rod octomilka (*Drosophila*) a pěvci (Passeriformes). Obě skupiny zvyšují investice do ejakulátu se zvýšením rizika kompetice spermií, Pěvci investují do počtu spermií (Birkhead 1992; Immler *et al.* 2011), kdežto octomilka do velikosti spermií (Immler *et al.* 2011). Částečným vysvětlením tohoto jevu mohou

být mechanismy postkopulačního pohlavního výběru závislé na relativní velikosti spermií vzhledem k velikosti samičího reprodukčního traktu. U velkých zvířat je hlavní výhodou počet spermií vzhledem ke značnému zředění ejakulátu v samičím reprodukčním traktu. Naopak u malých zvířat je výhodné investovat do kvalitnějších spermií vhodných pro kompetici spermií (Immler *et al.* 2011). U některých druhů octomilek (*Drosophila*) může tento proces vést ke vzniku gigantických spermií, jejichž délka může být až desetinásobně větší, než je délka dospělé octomilky (Pitnick *et al.* 1995).

Investice do velikosti spermií v ejakulátu může sice být u menších živočichů výhodná, ale má i své náklady. Jedním z nákladů tvorby delších spermií je to, že delší spermie musí být maturovány v samčím reprodukčním traktu po delší dobu než spermie menší. Například u rodu octomilka (*Drosophila*) dospívali samci druhů s delšími spermii později než u druhů s kratšími spermii (Pitnick *et al.* 1995).

5.2.2. Kvalita spermií

Kompetice spermií je závislá na kvalitě spermií. Ta je komplexem znaků a efektů spermií a je také závislá na transportu a ukládání spermií a oplození (Smith 2012).

5.2.2.1. Rychlost spermií

U ptáků je pohyblivost spermií důležitá především z toho důvodu, aby spermie mohly co nejrychleji obsadit volné tubuly. Fakt, že více tubulů je obsazeno pohyblivějšími spermii, byl prokázán u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) (Birkhead *et al.* 1999) a krocana (*Meleagris gallopavo*) (Donoghue *et al.* 1998). Protože vagina je pro spermie nepřátelské prostředí, mají spermie na přežití jen určitý čas. Mobilnější spermie snáze vstoupí do tubulů dříve, než jsou poškozeny či jsou z reprodukčního traktu vypuzeny výronem. Mobilnější spermie se mohou také snadněji pohybovat mezi skladovacími tubuly a infundibulem (Birkhead *et al.* 1999).

Důležitost pohyblivosti spermií při kompetici spermií byla zkoumána na drůbeži, například na kurovi domácím (*Gallus gallus domesticus*), kdy byly slepice uměle oplodněny spermatem dvou kohoutů o různé pohyblivosti spermií. Samci s pohyblivějšími spermii pak zplodili většinu potomstva (Birkhead *et al.* 1999). Podobné vztahy byly nalezeny i u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) (Denk *et al.* 2005).

Na mezidruhové úrovni byl u pěvců zjištěn pozitivní vztah mezi rychlostí spermií a frekvencí extrapárové paternity, která charakterizuje intenzitu kompetice spermií. Naopak nebyl zde nalezen vztah mezi rychlostí spermií a velikostí snůšky, která indikovala množství spermií skladovaných v tubulech (Calhim & Birkhead 2006). Rychlost spermií je nejdůležitější vlastností při kompetici spermií i u živočichů s vnějším oplozením, jako jsou ryby (Rosengrave *et al.* 2008).

5.2.2.2. Přežívání spermií

Úspěch kompetice spermií je u taxonů, kde samice spermie skladují ve svém reprodukčním traktu, ovlivněn dobou přežití spermií. Jako příklad neptačího taxonu, kde samice ukládají spermie, můžeme uvést ryby z čeledi živorodkovití (Poeciliidae). Samci mečovky tmavé (*Xiphophorus nigrensis*), kteří mají déle žijící spermie, zplodí většinu narozeného potomstva kvůli většímu počtu jeho životaschopných spermií nacházejících se v samici v době oplodnění. Samci s rychlejšími, ale krátkověkými spermii oplodní, v případě, že byly spermie před oplozením uloženy, méně potomstva (Smith 2012).

5.2.2.3. Význam morfologie spermií pro jejich kompetiční schopnosti

Pohyblivost spermií souvisí s jejich morfologií, hlavně s délkou bičíku a krčku. Spermie s větším krčkem totiž produkují větší množství energie (Lüpold *et al.* 2009). Pro energetickou dynamiku a fungování spermií je důležitý i vztah mezi délkami bičíku a krčku (Calhim *et al.* 2011). Při zvětšení bičíku musí být zároveň zvětšen i krček. Krčky spermií se zvětšují u druhů, u kterých dochází k intenzivnější kompetici spermií (Lüpold *et al.* 2009), a to nejen u ptáků. Vztah mezi krčkem spermií a rizikem kompetice spermií byl nalezen kupříkladu i u primátů (Andersson & Dixson 2002). Ačkoliv by se u spermií s větším krčkem očekávalo, že budou přežívat delší dobu, při testování na pěvcích z čeledi pěnkavovitých (Fringillidae) a pěnicovitých (Sylviidae) bylo dokázáno, že menší spermie s menším krčkem mají delší dobu přežívání (Immler & Birkhead 2007).

Zatímco velikost krčků má spíše pozitivní vliv na úspěšnost spermií při kompetici, v případě hlavičky spermií je vliv sporný. Kupříkladu u čeledi vlhovecovitých (Icteridae) je velikost hlavičky negativně korelována s pohyblivostí spermií (Lüpold *et al.* 2009). Podobný vztah byl nalezen i u modropláštika nádherného (*Malurus cyaneus*). Zatímco

jsou však spermie s většími hlavičkami méně úspěšné při cestě k skladujícím tubulům, lépe se do nich potom ukládají. Tyto spermie mají totiž delší dobu přežívání, během které jsou schopny proniknout do tubulů. Tento efekt by mohl být důvodem, proč samci modropláštíků nádherných se spermii s kratším bičíkem a relativně větší hlavičkou byli úspěšnější v zisku extrapárové paternity, zatímco samci se spermii s delším bičíkem a relativně menší hlavou byli úspěšnější ve vlastních hnízdech (Calhim *et al.* 2011).

U lejska černohevého (*Ficedula hypoleuca*) se delší spermie ze začátku pohybovaly stejně rychle, jako ty kratší, ale už po deseti minutách jejich rychlost klesla, takže potom byly kratší spermie rychlejší (Lifjeld *et al.* 2012). Oproti tomu u savců nebyl prokázán vliv délky spermií na úspěch oplodnění (Tourmente *et al.* 2011).

5.2.2.4. Vliv stáří samců a spermií na kompetiční schopnosti spermií

Kvalita spermií se rovněž může měnit s věkem. U živočichů probíhá totiž senescence neboli stárnutí, které je spojeno s negativními vlivy mutací, kterých přibývá v pozdním věku, nebo s poškozeními fyziologických procesů (Møller *et al.* 2009). Škodlivé mutace se s rostoucím věkem samce mohou akumulovat i v zárodcích a snižovat tak genetickou kvalitu potomstva a samičí fitness, pokud se páří se starším samcem (Gasparini *et al.* 2010).

U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byly spermie starších samců méně pohyblivé než spermie mladších samců, pokud se pro pokus použilo neutrální médium. V médiu získaném ze samičího reprodukčního traktu však byly naopak rychlejší. Z toho vyplývá, že spermie starších samců ptáků by nakonec mohly být při skutečné kompetici spermií úspěšnější (Møller *et al.* 2009). Otázkou však je, zdali na tento efekt nemá spíše vliv skrytá volba samice.

U gupky (*Poecilia reticulata*) produkují starší samci delší a pomalejší spermie. Kompetice spermií tedy snižuje pravděpodobnost oplodnění spermii staršího samce. Starší samci však produkují více spermií v porovnání s mladšími samci. U mnoha taxonů, a to i lidí, klesá při inseminaci semenem starších samců fitness samice a životnost potomků (Gasparini *et al.* 2010).

Na horší kvalitu spermií nemá vliv pouze stáří samce, produkujícího ejakulát. Kvalita spermií se po kopulaci rovněž horší se stářím spermií samotných. Oplodnění starší spermií může vést k zygotické mortalitě či k méně kvalitnímu či nezdravému potomstvu. Například u racka tříprstého (*Rissa tridactyla*) jsou mláďata oplozená

staršími spermiiemi v horší kondici než mlád'ata oplodněná mladšími spermiiemi (Wagner *et al.* 2004).

5.2.2.5. *Zabijácké či obětní spermie*

Při výzkumu spermii se také objevily úvahy, zda všechny spermie slouží k oplodnění, nebo mohou některé z nich mít i jinou funkci. Baker s Bellisem navrhli hypotézu vysvětlující variabilitu mezi spermiiemi jednoho samce jako adaptaci pro kompetici spermii. Podle této hypotézy mohou existovat dva druhy spermii. Zaprvé to jsou reprodukční spermie, schopné oplození vajíčka. Zadruhé to jsou takzvané kamikadze spermie, sloužící k válčení s jinými spermiiemi. Dle této hypotézy jen malá kapacita spermii slouží k oplodnění, většina jich slouží k válčení. K zabití či poničení soupeřových spermii slouží spermie s oválnou hlavičkou. (Baker & Bellis 1988) Zabijácké spermie mají také tendenci být menší než reprodukční spermie. (Kura & Nakashima 2000) Tyto spermie vylučují akrozomální enzym, který hubí soupeřovy spermie. Zabijácké spermie by mohly být schopny akrozomálním enzymem zabít i více než jednu spermii (Baker & Bellis 1988).

Teoretický model předpokládá, že poměr zabijáckých spermii by se měl navyšovat až do té doby, než by bylo příliš málo reprodukčních spermii, které by proto nebyly schopny oplodnit všechna vajíčka (Kura & Nakashima 2000).

Zabijácké spermie byly dokazovány pozorováním signifikantních změn ve směsi ejakulátů více mužů v porovnání se směsí chámů jednoho muže. Výsledkem smíchání ejakulátů více mužů bylo snížení počtu spermii s oválnou hlavou, zvýšení aglutinace, zvýšení mortality a snížení rychlosti spermii (Baker a Bellis 1988). V jiné studii však nevykazovaly směsi ejakulátů od více mužů větší agregaci (shloučení spermii do hloučku obvykle nepohyblivých a neprogresivních spermii) než směsi ejakulátů od jednoho muže. Dále také nebyl nalezen žádný signifikantní rozdíl v rychlosti spermii, jejich životaschopnosti nebo v zastoupení jednotlivých morfologických forem v závislosti na tom, zda směs ejakulátů pocházela od jednoho nebo dvou mužů (Moore *et al.* 1999).

Jiná vysvětlení existence dvou typů spermii nabízí hypotéza obětních spermii. Podle této hypotézy existují fertilní euspermie a neplodné paraspermie, které slouží k ochraně euspermii před spermicidními látkami samičího reprodukčního traktu. Samice totiž určité množství spermii v ejakulátu zničí spermicidními látkami. Neplodné paraspermie by mohly být produkovány levněji než plodné euspermie a mohly by sloužit k zvětšení

množství ejakulátu. V takovém ejakulátu by byly ničeny hlavně paraspermie, zatímco některé euspermie by se nepoškozeny dostaly až k vajíčku (Holman & Snook 2006).

Neplodné paraspermie by také mohly hrát roli při skryté volbě samice. Skrytá volba samice může preferovat a vybrat pohyblivější ejakulát s větším množstvím spermií a paraspermie by ho mohly zvětšit levněji. Samice by také kvalitu samce mohla posuzovat podle množství samotných paraspermií v ejakulátu (Holman & Snook 2006).

Hypotéza zabijáckých či obětních spermií však u člověka není v souladu se zkušeností, že pro umělé oplodnění metodou intracytoplazmatické injekce spermie (ICSI), může být použita i jen jedna spermie (Palermo *et al.* 1992). Pokud by lidský ejakulát byl směsí spermií s různými funkcemi, většina umělých oplodnění metodou intracytoplazmatické injekce spermie by byla neúspěšná.

Zabijáci soupeřových spermií v ejakulátu nemusí být nutně jenom spermie. Tuto funkci mohou mít teoreticky také fagocytující buňky. Protože se však fagocyty pohybují mnohem pomaleji než spermie, mohou mít spíše funkci blokování přístupu soupeřových spermií k vajíčkům (Kura & Nakashima 2000).

5.2.2.6. Kooperace spermií

Rychlost je pro spermie důležitá nejenom kvůli nutnosti být u vajíčka první, ale umožňuje také účinný únik z prostředí, které je pro spermie nepřátelské. V poslední době se ukazuje, že kompetice spermií má u mnoha taxonů za následek seskupování spermií do skupin různých velikostí od páru až po několik set spermií. Aby se mohly spermie do takových skupin sestavit, jsou jednotlivé spermie často adaptovány k určitému úkolu (Pizzari & Foster 2008).

U několika druhů hlodavců, jako je potkan (*Rattus norvegicus*), mají spermie hákovité hlavičky. Tento hák na hlavičce pomáhá spojit spermie do vláčkovitých shluků až o několika stech spermiích. Zatímco u myši domácí (*Mus musculus*), nemá shlukování vliv na rychlost spermií, u potkana (*Rattus norvegicus*) plavou spermie ve shlucích rychleji než jednotlivé spermie (Immler 2007). Háčky na hlavičkách spermií mají hlodavci s větší relativní hmotností varlat, což naznačuje, že tyto háčky vznikají při větším riziku kompetice spermií (Immler 2007). Pohyb ve vláčkách má ale i své nevýhody. U spermie ve vláčku může snáze dojít k akrozomální reakci, následkem čehož spermie již není schopna proniknout do vajíčka (Pizzari & Foster 2008).

5.3. *Skrytá volba samice: intersexuální postkopulační výběr*

U polygynních či promiskuitních druhů se často můžeme setkat se situací, kdy může pohlavní výběr favorizovat samce s různými znaky, třeba morfologií genitálií, biochemickým složením sekretů přídatných pohlavních žláz či projevy kopulačního chování, které jsou pro úspěch v kompetici spermií nevýhodné. K tomu může dojít díky tomu, že samice naopak tyto znaky svou skrytou volbou favorizují. (Dixson 2002). Samice totiž ovlivňují, který ze samců zplodí její potomstvo nejen před kopulací, nýbrž i po kopulaci (Birkhead 1998a).

Samice mnoha druhů s vnitřním oplozením mají částečnou nebo úplnou kontrolu nad procesy, které mohou ovlivňovat samčí šance na zplození potomstva. Existuje několik možností, jak mohou samice zvýšit pravděpodobnost oplodnění vajíčka jedním samcem na úkor samce jiného. (Eberhart 1996) Samice mohou například k oplodnění použít jen některé spermie nebo mohou potratit určitá embrya. Mnohdy je však značně obtížné rozlišit, zdali je samčí úspěch oplodnění způsoben spíše kompeticí spermií nebo skrytou volbou samice (Birkhead 1998a). Ptačí samice mohou také zvýšit šanci, že budou oplodněny preferovaným samcem tak, že sperma preferovaného samce si ponechá v reprodukčním traktu, zatímco sperma nekvalitního samce z reprodukčního traktu vypudí. Například u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) hrozilo vypuzení spermatu více subdominantním samcům než těm dominantním. (Dean 2011).

Pomocí vypuzení spermatu si samice nemusí pouze vybírat partnera, ale vypuzením spermatu z dřívějších kopulací může také zajistit, aby byla oplodněna čerstvými nedegenerovanými spermii. Například u racka tříprstého (*Rissa tridactyla*) samice vypuzuje staré sperma během dvou týdnů před kladením vajec a ponechává si pouze spermie z kopulace těsně před začátkem kladení vajec (Wagner *et al.* 2004).

Samice mohou také ovlivňovat paternitu svých mláďat různým dozráváním skladovacích tubulů. V tomto případě by samice kopulovaly s preferovaným samcem v okamžiku, kdy dozrál tubuly s nejlepší pozicí pro oplození vajíčka (Briskie 1996).

Samice mohou možná dokonce ukládat spermie ve svém reprodukčním traktu cíleně podle toho, jaké nesou geny. Například u poštolky jižní (*Falco naumanni*) potomstvo dědilo od samce dvě ze tří alel MHC genů (Alcaide 2012). Samice také může ve svém reprodukčním traktu preferovat spermie staršího samce, který již prokázal svoji schopnost přežívání. Například u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) spermie starších samců plavaly v médiu ze samičího reprodukčního traktu snáze než v neutrálním médiu.

U spermií mladších samců byl výsledek opačný. (Møller *et al.* 2009) V podobných případech je však značně obtížné rozhodnout, jde-li skutečně o skrytou volbu samice, protože stejný vztah může vzniknout čistě díky vlastnostem spermií (Birkhead 1998a).

Skrytá volba samice by se měla vyskytovat především u taxonů, kde mají samice menší schopnost kontrolovat kopulace. Například u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), jsou samice často samci znásilňovány. Přesto samice tohoto druhu nepreferovaly pro oplodnění sperma nepříbuzného jedince oproti spermatu svého bratra, ačkoliv po oplodnění bratrem by hrozila potomstvu inbrední deprese (Denk *et al.* 2005).

Se skrytou volbou samice se setkáváme i u druhů s vnějšími oplozením. Například u lososa čaviči (*Oncorhynchus tshawisha*) mají spermie různých samců různé reakce při setkání s rozdílnými vaječnickovými tekutinami. Mechanismem skryté volby samice u lososa čaviči proto mohou být rozdíly ve složení vaječnickových tekutin, s jejichž pomocí samice ovlivňují rychlost spermií určitých samců (Rosengrave *et al.* 2008).

6. Diferenciální alokace

Postkopulační pohlavní výběr může v jistém smyslu pokračovat i po oplodnění vajíčka, a to během obohacování vajíčka o různé látky potřebné k vývoji, nebo i během péče o potomstvo. Živočiškové často zvažují, jaké náklady investovat do potomstva v závislosti na kvalitě partnera a tudíž i společného potomstva. Tento proces nazýváme diferenciální alokací. Diferenciální alokace je založena na myšlence, že pro rodiče existuje trade-off mezi aktuální a budoucí reprodukcí. Proto se jedincům vyplatí více investovat do současné reprodukce, pokud je při ní velká šance na vznik kvalitního potomstva, třeba díky tomu, že mají atraktivního partnera. Investující jedinec by měl posuzovat kvalitu svého partnera vzhledem ke svým budoucím možnostem. Nemá-li v budoucnu šanci na lepšího partnera, není důvod omezovat investice do současné reprodukce (Sheldon 2000).

Diferenciální alokace byla poprvé testována na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*), kdy byly samcům (Burley 1986) nebo samicím (Burley 1988) dávány kroužky o dvou různých barvách. Jak u samců tak i u samic byli jedinci s červenými kroužky atraktivnější, než ti s černými (Burley 1988) nebo oranžovými kroužky (Burley 1986). Nejpersvědčivější důkaz diferenciální alokace bylo pozorování, že samci s červeným kroužkem měli díky samičímu krmení těžší potomky, než samci s oranžovým kroužkem (Burley 1986).

Diferenciální alokace byla zjištěna u mnoha taxonů (Sheldon 2000). Jednotlivé druhy ptáků však provádí diferenciální alokaci rozdílným způsobem. U druhů, kde o snůšku pečují oba rodiče, investují samice spárované s atraktivním samcem více do počtu vajec, zatímco u druhů, kde pečují samy, investují v takovém případě samice do větších vajec (Horváthová *et al.* 2012). Tak tomu bylo i v jedné z prvních studií, která byla provedena na kachnách (Cunningham & Russel 2000), tedy druhu, kde se samci o mláďata nestarají. Pokud se samice spářily s preferovanými samci, snášely větší vejce ale velikost snůšky se nelišila.

7. Vztah mezi prekopulačním a postkopulačním výběrem

Jak bylo v této práci naznačeno, samice si vybírají samce podle určitých dědivých ornamentů, které tím pádem určují samčí atraktivitu. Při kompetici spermií je výhodná určitá morfologie spermií, přičemž tato morfologie je opět dědivá (Calhim *et al.* 2011). Nabízí se tedy otázka, jestli v důsledku pohlavního výběru nedochází k evoluci atraktivních samců, kteří mají zároveň optimální spermie. Vztah mezi ornamenty a kvalitou spermií byl dosud studován jen u několika málo taxonů.

Calhim *et al.* (2009) našli u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) v norské populaci signifikantní vztah mezi velikostí spermií a samčími ornamenty. Samci s černějším peřím a dřívějším datem hnízdění měli delší spermie. Samice lejska černohlavého si dle této studie mohou tedy pojistit plodnost kopulací se samci černějšími a tudíž s delšími spermii. Oproti tomu jiná studie u stejného druhu tyto vztahy nepotvrdila (Lifjeld *et al.* 2012). V této druhé studii také nebyly nalezeny rozdíly v délce spermií mezi populacemi i přes značné mezipopulační rozdíly v barvě peří (Lifjeld *et al.* 2012). Mezipopulační rozdíly v barvě peří však v tomto případě mohou být způsobeny i nikoliv pohlavním výběrem, ale mezidruhovou konkurencí. Tam, kde lejsk černohlavý žije v sympatrii s dominantním lejskem bělokrkým (*Ficedula albicollis*), bývají samci lejska černohlavého hnědší než na místech alopatrie. Černější samce lejska černohlavého se totiž samci lejska bělokrkého snaží vypudit, zatímco hnědší samce lejska černohlavého tolerují (Saetre *et al.* 1997). V rámci jedné populace byli podvádění samci lejska černohlavého signifikantně černější než nepodvádění (Lifjeld *et al.* 1997). Zdá se tedy, že černí samci lejska černohlavého jsou zvýhodněni při volbě párového partnera, ale znevýhodněni při volbě extrapárového partnera. V tomto případě jsou však možná i další alternativní vysvětlení. Černí samci mohli mít například z důvodu častých kopulací vyčerpané zásoby spermií, neboť samci s více nevylíhnutými vejci byli tmavší. Nebo mohli vykazovat nižší snahu o hlídání paternit u své párové samice.

Dalším druhem, na kterém byl studován vztah atraktivity a morfologie spermií je kachna divoká (*Anas platyrhynchos*). U jejich kačcerů je intenzita žlutosti zobáku samce dána karotenoidy a barva zobáku může nabývat odstínů od olivové po sytě žlutou. Kačeři, jejichž barva zobáku měla v období hledání partnera menší relativní UV odrazivost, měli v období hnízdění rychlejší spermie (Peters *et al.* 2004).

Kompetice spermií může být také značně ovlivněna poškozením spermií patogeny. Favorizované tedy může být i sperma, které patogeny snáze eliminuje. Antibakteriální aktivita spermatu může být také signalizována prostřednictvím ornamentů. U kachny divoké bylo zjištěno, že samci s intenzivněji žlutým zobákem měli sperma, které bylo schopnější v zabíjení bakterií *Escherichia coli*, než samci s bledějším zbarvením zobáku. Nejen, že je pak kopulace s kačerem s intenzivněji žlutým zobákem výhodná z důvodu přijetí méně poškozeného samčího spermatu, ale navíc se samice s ním kopulující může vyhnout přenosu pohlavně přenosných nákaz. Sperma kačerů je schopno zabít jak bakterie *Escherichia coli*, tak *Staphylococcus aureus*. Oba tyto druhy bakterií se běžně vyskytují v ptačích kloakách. Pouze ničení bakterií *Escherichia coli* však bylo spjato se žlutostí zobáku kačerů, ničení bakterií *Staphylococcus aureus* se zbarvením zobáku spjato nebylo (Rowe *et al.* 2011).

8. Plánovaný výzkum

Svou diplomovou práci bych rád zaměřil na dosud málo prozkoumaný vztah mezi samčí atraktivitou a morfologií spermií. Jako modelový druh jsem si zvolil lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). V jedné lokální populaci hodlám zjišťovat tři hlavní proměnné: Zaprvé velikost samčích ornamentů, které jsou pro samice atraktivní, zadruhé délku spermií a jejich komponent, zatřetí vliv těchto dvou proměnných na paternitu ve vlastním i cizích hnízdech. Moje hypotéza, kterou se budu snažit potvrdit či vyvrátit, je, že atraktivní samci lejska bělokrkého s velkými ornamenty budou mít spermie s takovou morfologií, která je vhodná pro úspěch při kompetici spermií. Následně také předpokládám, že takoví samci zplodí větší počet extrapárových potomků v okolních hnízdech a naopak v jejich vlastních hnízdech bude extrapárových mláďat méně. Tento výzkum budu provádět od letošního roku.

9. Literatura

1. ALCAIDE, M., A. RODRIGEZ, J. J. NEGRO a D. SERRANO. 2012. Male transmission ratio distortion supports MHC-linked cryptic female choice in the leader kestrel (Aves: Falconidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč 66, č. 11, s. 1467-1473.
2. ANDERSSON, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 599 p.
3. ANDERSON, M. J. a A. F. DIXSON. 2002. Sperm competition: Motility and the midpiece in primates. *Nature*. roč. 416, č. 6880, s. 496-496.
4. ARNQVIST, G. a L. ROWE. 2005. *Sexual conflict*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 330 p.
5. BAKER, R. R. a M.A. BELLIS. 1988. Kamikaze sperm in mammals. *Animal Behaviour*. roč. 36, č. 3, s. 936-939.
6. BAKST, M. R. 1987. Anatomical basis of sperm storage in the avian oviduct. *Scanning Microscopy*. roč 1, č. 3, s. 1257-1266.
7. BARATTI, M., F. DESSA-FULGHERI, R. AMBROSINI, A. BONISOLI-ALQUATI, M. CAPRIOLI, E. GOTI, A. MATTEO, R. MONNANNI, L. RAGIONIERI, E. RISTORI, M. ROMANO, D. RUBOLINI, A. SCIALPI a N. SAINO. 2012. MHC genotype predicts mate choice in the ring-necked pheasant *Phasianus colchicus*. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 25, č. 8, s. 1531-1542.
8. BIRKHEAD, T. R. 1998a. Cryptic female choice: Criteria for establishing female sperm choice. *Evolution*, roč. 52, č. 4, s. 1212-1218.
9. BIRKHEAD, T. R. 1998b. Sperm competition in birds. *Reviews of Reproduction*. roč. 3, č. 2, s. 123-129.
10. BIRKHEAD, T. R. 1992. Sperm storage and the fertile period in bengalese finch. *The Auk*. roč. 109, č. 3, s. 620-625.
11. BIRKHEAD, T. R., J. G. MARTINEZ, T. BURKE a D. P. FROMAN. 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. roč. 266, č. 1430, s. 1759-1764.

12. BIRKHEAD, T. R. a A. P. MØLLER. 1992. Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. London: Academic Press London, 282 s.
13. BIRKHEAD, T. R. a T. PIZZARI. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*. roč. 3, č. 4, s. 262-273.
14. BOBR, L.W., F. X. OGASAWARA, F. N. LORENC. 1964. Distribution of spermatozoa in oviduct and fertility in domestic birds. I. residence sites of spermatozoa in fowl oviducts. *Journal of Reproduction and Fertility*. roč. 8, č. 1, s. 39-47.
15. BONDURIANSKY, R., S. F. CHENOWETH. 2009. Intralocus sexual conflict: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*. roč. 24, č. 5, s. 280-288.
16. BREKKE, P., J. WANG, P. M. BENNETT, P. CASSEY, D. A. DAWSON, G. J. HORSBURGH a J. G. EWEN. 2012. Postcopulatory mechanisms of inbreeding avoidance in the island endemic hihi (*Notiomystis cincta*). *Behavioral Ecology*. roč. 23, č. 2, s. 278-284.
17. BRILLARD, J. P. a M. R. BAKST. 1990. Quantification of spermatozoa in the sperm-storage tubules of turkey hens and the relation to sperm numbers in the perivitelline layer of eggs. *Biology of Reproduction*. roč. 43, č. 2, s. 271-275.
18. BRISKIE, J. V. 1996. Spatiotemporal patterns of sperm storage and last-male sperm precedence in birds. *Functional Ecology*, roč. 10, č. 3., s. 375-383.
19. BRISKIE, J. V. a R. MONTGOMERIE. 1993. Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds. *The Condor*. roč. 95, č. 2, s. 442-454.
20. BRISKIE, J. V., R. MONTGOMERIE a T. R. BIRKHEAD. 1997. The evolution of sperm size in birds: meta-analyses of strategic ejaculation. *Evolution*. roč. 51, č. 3, s. 937-945.
21. BUCHHOLZ, R. 1991. Older males have bigger knobs: Correlates of ornamentation in two species of curassow. *The Auk*. roč. 108, č. 1, s. 153-160.
22. BURLEY, N. 1988. The differential-allocation hypothesis: An experimental test. *The American Naturalist*. roč. 132, č. 5, s. 611-628.
23. BURLEY, N. 1986. Sex-ratio manipulation in color-banded populations of zebra finches. *Evolution*, roč. 40, č. 6, s. 1191-1206.
24. BYRNE, P. G., L. W. SIMMONS a J. D. ROBERTS. 2003. Sperm competition and the evolution of gamete morphology in frogs: Female reproductive tract

- form drives the evolution of complex sperm morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. roč. 270, č. 1528, s. 2079-2086.
25. CALHIM, S. a T. R. BIRKHEAD. 2006. Testes size in birds: quality versus quantity assumptions, errors, and estimates. *Behavioral Ecology*. roč. 18, č. 1, s. 271-275.
 26. CALHIM, S., M. C. DOUBLE, N. MARGRAF, T. R. BIRKHEAD a A. COCKBURN. 2011. Sperm dimensions differ between two Coal Tit *Periparus ater* populations. *PLOS ONE*. roč. 6, č. 12, č.čl. e28809.
 27. CALHIM, S., S. IMMLER a T. R. BIRKHEAD. 2007. Postcopulatory Sexual Selection Is Associated with Reduced Variation in Sperm Morphology . *PLOS ONE*. roč. 2, č. 5, č. čl. e413.
 28. CALHIM, S., H. M LAMPE, T. SLAGSVOLD a T. R BIRKHEAD. 2009. Selection on sperm morphology under relaxed sperm competition in a wild passerine bird: no consistent pattern in passerine birds. *Biology Letters*. roč. 5, č. 1, s. 58-61.
 29. CAMERON, E., T. DAY a L. ROWE. 2003. Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 16, č. 5, s. 1055-1060.
 30. COMPTON, M. M., H. P. VAN KREY a P. B. SIEGEL. 1978. The filling and emptying of the uterovaginal sperm-host glands in the domestic hen. *Poultry Science*. roč. 57, č. 6, s. 1696-1700.
 31. CUNNINGHAM, E. J. A. a A. F. RUSSELL. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*. roč. 404, č. 6773, s. 74-77.
 32. DEAN, R., S. NAKAGAWA a T. PIZZARI. 2011. The risk and intensity of sperm ejection in female birds. *The American Naturalist*. roč. 178, č. 3, s. 343-354.
 33. DE LOPE, F. a A. P. MØLLER. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*. roč. 47, č. 4, s. 1152-1160.
 34. DENK, A. G., a HOLZMANN, A. PETERS, E. L. M. VERMEIRSEN a B. KEMPENAERS. 2005. Paternity in mallards: Effect of sperm duality and sperm selection for inbreeding avoidance. *Behavioral Ecology*. roč. 16, č. 5, s. 825-833.

35. DIXSON, A. 2002. Sexual selection by cryptic female choice and the evolution of primate sexuality. *Evolutionary Anthropology*. roč. 11, č. 1, s. 195-199.
36. DONOUGHUE, A. M., D. R. HOLSBERGER, D. P. EVANSON a D. P. FROMAN. 1998. Semen donor selection by in vitro sperm mobility increases fertility and semen storage in the turkey hen. *Journal of Andrology*. roč. 19, č. 3., s. 295-301.
37. EBERHARD, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 501 p.
38. EDWARD, D. A. a T. CHAPMAN. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*. roč. 26, č. 12, s. 647-654.
39. FORSTMEIER, W., K. MARTIN, E. BOLUND, H. SCHIELZETH a B. KEMPENAERS. 2011. Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011-06-28, roč. 108, č. 26, s. 10608-10613.
40. FREDERICK, P. C. 1987. Extrapair copulations in the mating system of white ibis (*Eudocimus albus*). *Behaviour*. roč. 100, č. 1, s. 170-201.
41. FREEDMAN, S. L., V. G. AKUFFO a M. R. BAKST. 2001. Evidence for the innervation of sperm storage tubules in the oviduct of the turkey (*Meleagris gallopavo*). *Reproduction*. roč. 121, č. 5, s. 809-814.
42. GASPARINI, C., I. A. M. MARINO, C. BOSCHETTO a A. PILASTRO. 2010. Effect of male age on sperm traits and sperm competition success in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 23, č. 1, s. 124-135.
43. GILLINGHAM, M. A. F., D. S. RICHARDSON, H. LØVLIE, A. MOYNIHAN, K. WORLEY a T. PIZZARI. 2009. Cryptic preference for MHC-dissimilar females in male red junglefowl, *Gallus gallus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. roč. 276, č. 1659, s. 1083-1092.
44. GRIFFITH, S. C., S. R. PRYKE a W. A. BUTTEMER. 2011. Constrained mate choice in social monogamy and the stress of having an unattractive partner. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. roč. 278, č. 1719, s. 2798-2805.
45. GUSTAFSSON, L., A. QVARNSTRÖM a B. C. SHELDON. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature*. roč. 375, č. 6529, s. 311-313.

46. HASSELQUIST, D. a P. W. SHERMAN. 2009. Social mating systems and extrapair fertilizations in passerine birds. *Behavioral Ecology*. roč. 12, č. 4, s. 457-466.
47. HIGGINSON, D. M., K. B. MILLER, K. A. SEGRAVES a S. PITNICK. 2012. From the cover: Female reproductive tract form drives the evolution of complex sperm morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 109, č. 12, s. 4538-4543.
48. HOLMAN, L. a R. R. SNOOK. 2006. Spermicide, cryptic female choice and the evolution of sperm form and function. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 19, č. 5, s. 1660-1670.
49. HORVÁTHOVÁ, T., S. NAKAGAWA a T. ULLER. 2012. Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. roč 279, č. 1726, s. 163-170.
50. CHAPMAN, T., G. ARNQVIST, J. BANGHAM a L. ROWE. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution*. roč 18, č. 1., s. 41-47.
51. CHARLESWORTH, B a D. CHARLESWORTH. 1999. The genetic basis of inbreeding depression: An Experimental Test. *Genetical Research*. roč. 74, č. 3, s. 329-340.
52. CHIBA, A., M. NAKAMURA a G. MORIMOTO. 2011. Spermiphagy in the Male Reproductive Tract of Some Passerine Birds. *Zoological Science*. roč. 28, č. 9, s. 689-693.
53. IMMLER, S. a T. R BIRKHEAD. Sperm competition and sperm midpiece size: no consistent pattern in passerine birds. 2007. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. roč. 274, č. 1609, s. 561-568.
54. IMMLER, S., H. D.M. MOORE, W. G. BREED a T. R. BIRKHEAD. 2007. By hook or by crook? Morphometry, competition and cooperation in rodent sperm: cooperation, altruism, and spite. *PLOS ONE*. roč. 2, č. 1, č. čl. e170.
55. IMMLER, S., S. PITNICK, G. A. PARKER, K. L DURRANT, S. LÜPOLD, S. CALHIM a T. R. BIRKHEAD. 2011. Resolving variation in the reproductive tradeoff between sperm size and numer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 108, č. 13, s. 5325-5330.
56. JAMIESON, I. G., J. L. CRAIG a P. B. SIEGEL. 1987. Male-male and female-female courtship and copulation behaviour in a communally breeding bird. *Animal Behaviour*. roč. 35, č. 4, s. 1251-1253.

57. KELLY, C. D. a M. D. JENNIONS. 2011. Sexual selection and sperm quantity: meta-analyses of strategic ejaculation. *Biological Reviews*. roč. 86, č. 4, s. 863-884.
58. KILGALLON, S. J. a L. W. SIMMONS. 2005. Image content influences men's semen quality: not playing by the numbers. *Biology Letters*. roč. 1, č. 3, s. 253-255.
59. KING, L. M., J. P. BRILLARD, W. M. GARRET, M. R. BAKST a A. M. DONOGHUE. 2002. Segregation of spermatozoa within sperm storage tubules of fowl and turkey hens. *Reproduction*. roč. 123, č. 1, s. 79-86.
60. KINGMA, S. A., M. L. HALL a A. PETERS. 2012. Sperm storage reflects within- and extra-pair mating opportunities in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč. 66, č. 8, s. 1115-1123.
61. KNAFLER, G. J., J. A. CLARK, P. D. BOERSMA a J. L. BOUZAT. 2012. MHC diversity and mate choice in the magellanic penguin, *Spheniscus magellanicus*. *Journal of Heredity*. roč. 103, č. 6, s. 759-768.
62. KOKKO, H., R. BROOKS, J. M. MCNAMARA, A. I. HOUSTON, G. RUDOLFSEN, J. T. LIFJELD a J. G. EWEN. 2002. Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds: tests, mechanisms and implications. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. roč. 269, č. 1498, s. 1331-1340.
63. KURA, T. a Y. NAKASHIMA. 2000. Conditions for the evolution of soldier sperm classes. *Evolution*. roč. 54, č. 1, s. 72-80.
64. LIFJELD, J. T., T. LASKEMOEN, O. KLEVEN, A. T. M. PEDERSEN, H. M. LAMPE, G. RUDOLFSEN, T. SCHMOLL a T. SLAGSVOLD. 2012. No evidence for pre-copulatory sexual selection on sperm length in a passerine bird. *PLOS ONE*. roč. 7, č. 2, č.čl. 32611.
65. LIFJELD, J. T., T. SLAGSVOLD, S. DALE a H. ELLEGREN. 1997. A sexually selected paradox in the pied flycatcher: Attractive males are cuckolded. *The Auk*. roč. 114, č. 1, s. 112-115.
66. LÜPOLD, S., S. CALHIM, S. IMMLER, T. R BIRKHEAD, D. A. DAWSON, G. J. HORSBURGH a J. G. EWEN. 2009. Sperm morphology and sperm velocity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. roč. 276, č. 1659, s. 1175-1181.

67. MASSANY, L. 1991. Funkčná morfológia spermie. 1. vyd. Bratislava: Veda, 189 s.
68. MAYS, H. L., T. ALBRECHT, M. LIU, G. E. HILL, T. PIZZARI, J. T. LIFJELD a J. G. EWEN. 2008. Female choice for genetic complementarity in birds: a review. *Genetica*. roč. 134, č. 1, s. 147-158.
69. MICHL, G., J. TÖRÖK a S. C. GRIFFITH. 2002. Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 99, č. 8, s. 5466-5470.
70. MØLLER, A. P., T. A. MOUSSEAU, G. RUDOLFSEN, J. BALBONTIN, A. MARZAL, I. HERMOSELL a F. DE LOPE. 2009. Senescent sperm performance in old male birds. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 22, č. 2, s. 334-344.
71. MOORE, H. D. M., M. MARTIN a T. R. BIRKHEAD. 1999. No evidence for killer sperm or other selective interactions between human spermatozoa in ejaculates of different males in vitro. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. roč. 266, č. 1436, s. 2343-2350.
72. NEFF, B. D. a T. E. PITCHER. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*. 2005, roč. 14, č. 1, s. 19-38.
73. OWENS, I. P. F. a I. R. HARTLEY. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science*. roč. 265, č. 1394, s. 397-407.
74. PALERMO, G., H. JORIS, P. DEVROEY a A. C. VAN STEIRTEGHEM 1992. Pregnancies after intracytoplasmic injection of single spermatozoon into an oocyte. *The Lancet*. roč. 340, č. 8810, s. 17-18.
75. PALOKANGAS, P, E. KORPIMÄKI, E. H. HAKKARAINEN, E. HUHTA, P. TOLONEN a R. V. ALATALO. 1994. Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour*, roč. 47, č. 2, s. 443-448.
76. PARKER, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insect. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. roč. 45, č. 4, s. 525-567.
77. PETERS, A., A. G. DENK, K. DELHEY a B. KEMPENAERS. 2004. Carotenoid-based bill colour as an indicator of immunocompetence and sperm

- performance in male mallards: a review. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 17, č. 5, s. 1111-1120.
78. PIZZARI, T. a K. R. FOSTER. 2008. Sperm Sociality: Cooperation, Altruism, and Spite. *PLOS Biology*. roč. 6, č. 5, s. 925-931.
79. PITNICK, S., T. A. MARKOW a G. S. SPICER. Delayed Male Maturity is a Cost of Producing Large Sperm in *Drosophila*. 1995. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 92, č. 23, s. 10614-10618.
80. REINHOLD, K., J. KURTZ a L. ENGQVIST. 2002. Cryptic male choice: sperm allocation strategies when female quality varies. *Journal of Evolutionary Biology*. roč. 15, č. 2, s. 201-209.
81. REYNOLDS, J. D. a M. R. GROSS. 1990. Costs and benefits of female mate choice: Is there a lek paradox?. *The American Naturalist*. roč. 136, č. 2, s. 230-243.
82. ROSENGRAVE, P., N. J. GEMMELL, V. METCALF, K. MCBRIDE a R. MONTGOMERIE. 2008. A mechanism for cryptic female choice in chinook salmon. *Behavioral Ecology*. roč. 19, č. 6, s. 1179-1185.
83. ROSVALL, K. 2009. Costs and benefits of intrasexual aggression in females: an experimental approach. Department of biology Duke University, disertační práce.
84. ROWE, M., G. A. CZIRJÁK, K. J. MCGRAW a M. GIRAUDEAU. 2011. Sexual ornamentation reflects antibacterial activity of ejaculates in mallards. *Zoological Science*. roč. 7, č. 5, s. 740-742. æ
85. SÆTRE, G. P., T. MOUM, S. BUREŠ, M. KRÁL, M. ADAMJAN a J. MORENO. *Nature*, 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. roč. 387, č. 6633, s. 589-595.
86. SETCHELL, J. M., S. VAGLIO, K. M. ABBOTT, J. MOGGI-CECCHI, F. BOSCARO, G. PIERACCINI a L. A. KNAPP. 2010. Odour signals major histocompatibility complex genotype in an Old World monkey. *Proceedings of the Royal Society B- Biological Sciences*. roč. 278, č. 1703, s. 274-280.
87. SHACKELFORD, T. K., A. T. GOETZ a P. B. SIEGEL. 2006. Comparative evolutionary psychology of sperm competition. *Journal of Comparative Psychology*. roč. 120, č. 2, s. 139-146.
88. SHELDON, B. C. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*. roč. 15, č. 10, s. 397-402.

89. SCHMOLL, T. a O. KLEVEN. 2011. Sperm dimensions differ between two coal tit *Parus ater* populations. *Journal of Ornithology*. roč. 152, č. 3, s. 515-520.
90. SLAGSVOLD, T., J. T. LIFJELD, G. STENMARK a T. BREIEHAGEN. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*. roč. 36., č. 2., s. 433-442.
91. SMITH, C., C. 2012. Opposing effects of sperm viability and velocity on the outcome of sperm competition. *Behavioral Ecology*. roč. 23, č. 4, s. 820-826.
92. SNOOK, R. 2005. Sperm in competition: not playing by the numbers. *Trends in Ecology and Evolution*. roč. 20, č. 1, s. 46-53.
93. STOCKLEY, P. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution*. 1997, roč. 12, č. 4, s. 154-159.
94. TÖRÖK, J., G. MICHL, L. Z. GARAMSZEGI a J. BARNA. 2003. Repeated inseminations required for natural fertility in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. roč. 270, č. 1515, s. 641-647.
95. TOURMENTE, M., M. GOMENDIO a E. R. S. ROLDAN. 2011. Sperm competition and the evolution of sperm design in mammals. *BMC Evolutionary Biology*. roč. 11, č. 1, č.čl. 12.
96. WAGNER, R. H., F. HELFENSTEIN a A. E. DANCHIN. 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science*. roč. 271, č. 4, s. 134-137.