

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a geologie se zaměřením na vzdělávání



Helena Zdobinská

Evidence pro zisky a ztráty plynoucí ze sexuální promiskuity u ptáků

Fitness costs and benefits of sexual promiscuity in birds

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Romana Michálková

Konzultant: prof. Tomáš Albrecht

Praha 2019

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

V Praze dne 6. 5. 2019

Helena Zdobinská

Poděkování: Ráda bych tímto poděkovala své školitelce Mgr. Romaně Michálkové a konzultantovi prof. Tomášovi Albrechtovi za jejich odborné vedení a cenné rady v průběhu zpracování mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat mým příbuzným a přátelům za veškerou podporu během mého studia.

Abstrakt: U více než 75 % druhů ptáků se vyskytují mimopárové paternity, tedy situace, kdy alespoň jedno z mláďat v hnízdě nepatří sociálnímu partnerovi dané samice. Zatímco zájem samců účastnit se mimopárových kopulací je intuitivní (více zplozených potomků), výhody plynoucí z promiskuity u samic nejsou zdaleka tak zřejmé a jednoznačné. Proto bylo navrženo mnoho adaptivních hypotéz, snažících se vysvětlit promiskuitní chování u samic. Adaptivní hypotézy tvrdí, že samice má z mimopárových kopulací nějaké výhody (geneticky kvalitnější potomky). Empirické evidence pro takové výhody ovšem často chybí a adaptivní vysvětlení tak zůstává poměrně kontroverzním tématem. To vedlo ke vzniku neadaptivních hypotéz, které předpokládají, že samičí promiskuita se mohla vyvinout a udržet jako vedlejší produkt selekce na jiný znak, ačkoliv nemusí existovat žádné výhody pro samice. Neadaptivní hypotézy jsou však zatím často opomíjené. Cílem této práce je zhodnotit výhody i nevýhody promiskuity pro obě pohlaví a poukázat na některé limitace studií zabývajících se tímto tématem.

Klíčová slova: Mimopárové paternity, mimopárové kopulace, promiskuita, adaptivní hypotéza, neadaptivní hypotéza, pohlavní výběr, limitace studií

Abstract: In more than 75 % bird species, extra-pair paternity (situation, when at least one extra-pair young in the nest is sired by other male than a social partner of female) has been found. While male interest in attending extra-pair copulations (EPC) seems to be intuitive (more offspring sired), female motivation to engage in EPC are much less clear and obvious. Therefore, many adaptive hypotheses have been proposed to explain female promiscuity. Adaptive hypotheses state, that female benefits from this behaviour (higher genetic quality of offspring). The empirical evidence for such benefits, however, are missing and adaptive hypotheses remain a controversial topic. This has led to the emergence of non-adaptive hypothesis, that assume that EPC can evolve as a by-product of selection on other trait and female may not benefit from this behaviour. However, non-adaptive hypotheses are often neglected. Aim of this bachelor thesis is to take into account benefits and costs for both sexes and to point out some of the limitations of studies on EPC.

Key words: Extra-pair paternity, extra-pair copulations, promiscuity, adaptive hypothesis, nonadaptive hypothesis, sexual selection, limitation of studies

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Pohlavní výběr.....	3
2.1. Pohlavní dimorfismus a sexuální strategie	3
2.2. Kompetice spermií a skrytá samičí volba	4
3. Mimopárové paternity	6
3.1. Variabilita v míře mimopárových paternit.....	6
3.2. Jevy související s mírou EPP	7
3.2.1. Péče o potomstvo.....	7
3.2.2. Ekologie a chování	8
3.2.3. Sexuální dimorfismus, velikost snůšky, délka života a EPP	9
4. Výhody a nevýhody samčí promiskuity.....	10
4.1. Výhody samčí promiskuity	10
4.2. Nevýhody samčí promiskuity	10
5. Adaptivní hypotéza	14
5.1. Přímé výhody samičí promiskuity	14
5.1.1. Ochrana vůči neplodnosti partnera	14
5.1.2. Ochrana vůči infanticidě.....	14
5.1.3. Rozšíření potravních a jiných zdrojů.....	15
5.2. Nepřímé (genetické) výhody promiskuity	15
5.2.1. Dobré nebo kompatibilní geny	15

5.2.2.	Genetická diversita potomstva.....	16
5.3.	Nevýhody samičí promiskuity	17
5.3.1.	Riziko snížené rodičovské péče.....	17
5.3.2.	Riziko opuštění partnerem.....	18
5.3.3.	Agrese sociálního partnera	18
5.3.4.	Patologická polyspermie.....	18
5.3.5.	Riziko vzniku nových škodlivých mutací	19
6.	Neadaptivní hypotéza	20
6.1.	Intersexuální antagonistická pleiotropie	20
6.2.	Intrasexuální antagonistická pleiotropie	20
6.3.	Vynucené kopulace	21
7.	Limitace studií.....	22
7.1.	Malý vzorek populace.....	22
7.2.	Způsoby určování otcovství.....	22
7.3.	Subjektivní interpretace výsledků.....	23
7.4.	Nedopatření nebo nevhodné podmínky pro výzkum	24
8.	Závěr.....	25
9.	Seznam použité literatury	26

1. Úvod

Do konce 20. století neměli zoologové ponětí existenci mimopárových kopulací (extra-pair copulation = EPC) u sociálně monogamních druhů ptáků (Lack 1968). Ačkoli sám Charles Darwin, zakladatel evoluční biologie, zaznamenal případy samičí promiskuity ve svém chovu holubů a hus, považoval tyto situace spíše za ojedinělé a nevěnoval jim větší pozornost. Atmosféra té doby ve společnosti navíc nepůsobila příznivě pro okruh biologie zabývající se sexualitou (Birkhead 2010). Až s objevením a rozvojem molekulárních metod nastal v této části biologie zásadní převrat. Zjistilo se, že právě věrnost je, co se týče druhů (jak ptáků, tak i jiných skupin organismů), výjimka. U 75 % druhů ptáků se setkáváme s mimopárovými paternitami (extra-pair paternity, EPP) - v hníždě se vyskytují mláďata, která vznikla oplozením mimo sociální svazek (mimopárová mláďata, extra-pair young = EPY, Griffith et al. 2002). Zatímco výhody mimopárové kopulace u samců jsou zřejmé (v podobě většího počtu zplozených potomků), výhody plynoucí z promiskuity pro samice nejsou zdaleka tak intuitivní a lehce dokazatelné (Griffith et al. 2002). Na samičí promiskuitu lze nahlížet dvěma způsoby: (1) Adaptivní vysvětlení - pokud se daná reprodukční strategie drží napříč evolucí druhu, musí z takového chování vyplývat určité výhody jak pro samce, tak i pro samice (Forstmeier et al. 2014). (2) Neadaptivní (maladaptivní) vysvětlení - promiskuita je ryze samčí strategie, která se u samic vyskytuje vlivem sdílených genů mezi pohlavími. Ačkoli tedy promiskuita samicím nepřináší žádné evoluční zisky, pro samce je natolik výhodná, že se tato strategie v evoluci druhu udrží (Forstmeier et al. 2011). Zatímco adaptivní hypotézy jsou hojně zkoumané, s největším důrazem kladeným na genetické zisky v podobě dobrých či komplementárních genů, neadaptivní hypotézy jsou zatím spíše opomíjené (Hsu et al. 2015).

Studie, zabývající se otázkou promiskuity, často naráží na řadu limitací v prováděných výzkumech. K pochopení, který ze dvou možných scénářů lépe vysvětluje samičí promiskuitu, je nutné přesné stanovení výhod a nevýhod pro obě pohlaví. Jednou z limitací může být malý počet zkoumaných jedinců, zvláště pokud se jedná o volně žijící populaci. Starší studie pracovaly často s metodami určení otcovství, které nebyly schopné stanovit přesně genetické rodiče všech potomků, např. podle enzymu allozymu nebo odlišnostmi ve zbarvení opeření ptáčat (Griffith et al. 2002). Přesné určení otcovství je přitom zásadní pro srovnání mimopárových a vnitropárových mláďat, díky čemuž je možné testovat genetické zisky pro samice. Jelikož většina článků se zabývá mimopárovými paternitami (extra-pair paternity =

EPP) u sociálně monogamních druhů ptáků, bude se větší část mé bakalářské práce zabývat pěvci, u kterých je tento typ sociálního svazku nejvíce rozšířený.

2. Pohlavní výběr

Pohlavní výběr lze popsat jako součást výběru přírodního, který je řízený preferencí jedinců ve výběru sexuálního partnera (intrasexuální) a kompeticí mezi jedinci stejného pohlaví (intersexuální; Darwin 1871). V boji o příležitost ke spáření se u většiny druhů podílejí samci. Výjimkou, kdy o samce kompetují samice může být případ druhu slípky zelenonohé *Gallinula chloropus* (Petrie 1983). U druhů s hejny řídicí se hierarchií si dominantní samice vybírají nejatraktivnější samce (Mays & Hill 2004).

2.1. Pohlavní dimorfismus a sexuální strategie

Jedinci odlišného pohlaví jsou u mnoha druhů viditelně rozdílní. Tento jev se nazývá pohlavní dimorfismus. U ptáků má pohlavní dimorfismus nejčastěji podobu rozdílného zbarvení opeření, přičemž výraznější barevné ornamenty na peří i jiných částech těla mívají zpravidla samci. Tvarem, výrazností a velikostí ornamentu může samec vysílat zprávu o své kondici a/nebo genetické kvalitě pro samici či soka (Freeman-Gallant et al. 2010). Další podobou pohlavního dimorfismu u pěvců může být rozdíl v intenzitě nebo způsobu obhajování svého teritoria zpěvem (Baldassarre et al. 2016). Na míru pohlavního dimorfismu může mít vliv také typ rozmnožovací strategie, míra mimopárových paternit nebo rozložení rolí v sociálním vztahu mezi samcem a samicí (péče o mláďata). U druhů s výrazným pohlavním dimorfismem se předpokládá větší míra EPP. Je to z důvodu potřeby samců signalizovat navenek svou kvalitu samicím v podobě exprese druhotných ornamentů. V případě EPC (mimopárových kopulací) totiž samice získává od samce pouze jeho geny (nikoliv následnou rodičovskou péči), a proto je důležité správně odhadnout samcův zdravotní stav a kvalitu jeho genů (Václav et al. 2002), což mohou spolehlivě reflektovat právě ornamentální znaky. EPP tak může být důležitým faktorem v evoluci extravagantních druhotných ornamentů u sociálně monogamních druhů (Jennions & Petrie 2000).

Rozmnožovací strategie mohou mít dále vliv na velikost těla. U polygamních druhů, bývají samci větší, což může být spojené s jejich schopností obránit své teritorium a harém samic před menšími samečkami. S polygamií je také spojená snížená péče o mláďata ze strany samce (Owens et al. 1998). Zároveň většina polygamních druhů má nekrmivá mláďata, kterým snížená péče od samce oproti krmivým tolik neuškodí. (Orians 1969).

Samci mohou vykazovat najednou mnoho znaků nebo mít mnoho různých ornamentů, které vypovídají o jeho kvalitě. Na tento jev se vztahuje více hypotéz. První z nich, nejvíce rozšířená – „multiple messages“ – říká, že každý jednotlivý ornament vypovídá o jednotlivé kvalitě. Samička se tedy může dle svých možností zaměřit na jeden znak určující jednu kvalitu a s menší pravděpodobností při tom udělá chybu. Jiná hypotéza tvrdí, že samičky si vybírají partnery podle jejich celkového vzhledu, tedy kompilace ornamentů, jelikož spolu ornamenti úzce souvisí. Tato hypotéza se nazývá „redundant signals“ (Møler & Pomiankowski 1993).

U některých lekujících druhů se mohou samičky orientovat podle čistoty jejich opeření kolem kloaky. Například samci dropa velkého *Otis tarda* požírají jedovaté brouky z čeledi majkovitých *Meloidae* častěji než samičky za účelem zbavení se helmintů a poté větší úspěšnosti na tokaništích (Bravo et al. 2014). Obdobné vystavování kloaky provádí pěvušky podhorní *Prunella collaris*. Samičky tohoto druhu předvádí svojí zbytnělou kloaku s výrůstkem samcům (Nakamura 1990).

2.2. Kompetice spermií a skrytá samičí volba

Zatímco výběr partnera na základě ornamentace představuje pre-kopulační fázi pohlavního výběru, po spáření samce se samicí následuje tzv. post-kopulační fáze pohlavního výběru - kompetice spermií a skrytá samičí volba. Kompetující spermie musí projít selekcí v útrobach samice. Záleží přitom na jejich pohyblivosti a interakci s vaginálním prostředím nebo membránami vejce, popřípadě imunitním systémem dané samice, ve kterém hrají roli imunoglobuliny (glykoproteiny s funkcí protilátek), které se na spermie váží jako na antigen (Brillard 1993).

Pokud mluvíme o skryté samičí volbě, jde o výběr spermií, který reguluje samice uvnitř svého traktu. Může existovat několik mechanismů, kterými je samice schopna přijmout sperma od vhodného samce nebo naopak, v případě nevhodného partnera, odmítnout. Jedním z mechanismů, který může hrát úlohu v samičí skryté volbě je úschova spermií v některých částech pohlavního orgánu. Jeden z takovýchto zásobníků na spermie se nachází před vstupem do dělohy – utero-vaginal junction (Mero & Ogasawara 1970). Druhý zásobník můžeme nalézt v infundibulu před vaječníky, který slouží jako sekundární (Bakst et al. 1994). Další způsob výběru spermií může být na základě vyvolání stahů svalstva v děloze. Tento případ nastává například u druhů jako je kur domácí *Gallus gallus f. domestica*, u kterých samice upřednostňují

kopulaci s alfa samcem, avšak ostatní podřízení samci v hejnu si mohou kopulaci vynutit a samice se poté jejich spermie snaží vypudit (Dean et al. 2011). Vynucené kopulace se objevují i u vrubozobých *Anseriformes* (Coker et al. 2002). Samci tohoto řádu mají penis, který se spirálovitě stáčí podle hodinových ručiček. Vagina samic se stáčí opačně a navíc může obsahovat několik slepých uliček, které poté znesnadní nebo i znemožní spermiím daného samce doputovat k vajíčkům (Brennan et al. 2007).

Samice si také mohou vybírat na základě příbuznosti nebo předpokládanému rozdílu v MHC (major histocompatibility complex) mezi nepříbuznými jedinci. Ve studii zabývající se samičí volbou u kura bankivského *Gallus gallus*, mělo sperma od nepříbuzného samce s odlišným MHC větší šanci doputovat k vajíčku a oplodnit ho. Při umělém oplodňování samic se však tento výběr naprosto vytratil. Tento jev vysvětlují ve studii dvěma způsoby. Samička rozlišuje při skryté volbě mezi spermatem na základě fenotypu samce nebo jde o artefakt způsobený odlišností spermatu při jeho umělém odebrání (Løvlie et al. 2013).

3. Mimopárové paternity

Většina druhů ptáků je sociálně monogamních. Sociální monogamií se rozumí partnerský vztah mezi samičkou a samečkem, ve kterém mohou být různě rozděleny role, jako je stavění hnízda a péče o potomstvo (Orians 1969). S nástupem využití molekulárních metod v oblasti behaviorální ekologie se odhalilo, že skutečně, geneticky monogamních je pouze cca 25 % druhů ptáků (Griffith et al. 2002). U více než 70% druhů se vyskytují mimopárové paternity (EPP = extra-pair paternity), tedy situace, kdy otcem alespoň jednoho mláděte v hnízdě je samec jiný, než sociální partner dané samice (Owens & Hartley 1998). Nejvyšší míry promiskuity dosahují pěvci *Passeriformes* (86% Griffith et al. 2002). Variabilita v míře EPP je přitom značná nejen mezi druhy, ale také mezi jednotlivými populacemi v rámci druhu (Bennet & Owens 2002).

3.1. Variabilita v míře mimopárových paternit

Míra výskytu a frekvence EPP je extrémně variabilní mezi různými druhy ptáků (0-70%, Petrie & Kempenaers 1998).

Například v čeledi modroplášťovití *Maluridae* se míra EPP u druhů pohybuje od naprosté genetické monogamie až k 80 % EPP a zároveň se může lišit i mezi jednotlivými populacemi (Brouwer et al. 2017). U těchto druhů ptáků se samičky páří se všemi samečky v hejně a zároveň vyhledávají mimopárové kopulace se samečkami z vedlejšího hejna (Cockburn et al. 2013). Jedním z promiskuitnějších druhů je například modroplášť rudohřetý *Malurus melanocephalus* s 68 % mimopárových mláďat (Varian-Ramos et al. 2012). Z věrnějších můžeme uvést například modroplášť modroocasého *Malurus coronatus* s pouhými 4 % mimopárových mláďat (Kingma et al. 2009).

Průměrně je u pěvců 11 % mimopárových mláďat rozmístěných náhodně do 18.7 % hnízd (Griffith et al. 2002). Často studovanými druhy jsou sýkory koňadry *Parus major* s 8 % mimopárových mláďat nebo modřinky *Cyanistes caeruleus* s 7 % mimopárových mláďat (Krokene et al. 1998). Jiná studie sýkor modřinek uvádí 11 % mimopárových mláďat s rozmístěním v 37 % hnízd ve studovaném období (Kempenaers et al. 1992). U vrabců domácích *Passer domesticus* určila studie počet mimopárových mláďat 18 % ze 43 % hnízd (Václav et al. 2003). U těchto druhů si tedy můžeme povšimnout, že podíl mimopárových

mlád'at oproti vnitropárových je malý, ale mimopárová mlád'ata jsou téměř v polovině nebo čtvrtině hnízd.

K druhům s přísnou genetickou monogamií, u kterých se nikdy neprokázala v žádné studované populaci promiskuita nebo pouze výjimečně, patří například kavka obecná *Corvus monedula* (Henderson et al. 2000), sojka zlozvěstná *Perisoreus infaustus* (Gienapp & Merilä 2010), zoborožec *Tockus monteiri* (Stanback et al. 2002) nebo někteří trubkonosí *Procellariiformes* (Abbot et al. 2006) a dlouhokřídlí *Charadriiformes* (Griggio et al. 2004). Nulové EPP můžeme zaznamenat i u některých sov *Strigiformes* nebo dravců *Accipitriformes*, například u kalouse ušatého *Asio otus* (Marks et al. 1999) nebo sýčka obecného *Athene noctua* (Müller et al. 2001). Jedna studie našla u sovy pálené *Tyto alba* z celkem 211 mlád'at pouze jediné EPY (Roulin et al. 2004). U poštolky pestré *Falco sparverius* byl zaznamenán případ mimopárové kopulace, ačkoliv se v rámci stejné studie nepodařilo detekovat žádné mimopárové mlád'ě (Villarroel et al. 1998), což ukazuje, že EPC nemusí nutně vést k EPP.

3.2. Jevy související s mírou EPP

3.2.1. Péče o potomstvo

Podle Orians (1969) má péče o potomstvo zásadní vliv na udržení monogamního svazku. U většiny monogamních druhů se vyskytují mlád'ata, která jsou krmivá (nidikolní) – mlád'ata se líhnou slepá, neopeřená, plně závislá na rodičovské péči, kterou často obstarávají oba rodiče. Naopak u druhů s mlád'aty nekrmovými (nidifugními), která jsou schopna obstarat si většinu potravy, se samička obejde bez výpomoci partnera. Taková situace nastává právě u polygamních nebo i polygynních druhů. Na podobném principu může fungovat i míra EPP. Pokud jsou mlád'ata velice náročná na krmení, předpokládáme EPP nízké až nulové. Naopak jiné investice rodičů, jako je stavba hnízda či inkubace vajec, podobnou korelaci nepotvrzují (Birkhead & Møler 1993). Většinu striktně monogamních druhů spojuje nutnost obou rodičů při péči o potomstvo (zejména krmení) nebo přímo závislost samice na výpomoci partnera. Například u zmíněného zoborožce se samička zazdívá spolu s mlád'aty do dutiny stromu, kam jí musí samec nosit potravu. Mimopárové kopulace jsou u samičky tudíž fyzicky nemožné, alespoň v období fertility a kladení vajec. Takové hnízdo však primárně slouží jako ochrana vůči predaci a zábrana proti samičím mimopárovým kopulacím by mohl být jen vedlejší efekt.

U samce by to mohlo znamenat zbytečné ztráty, pokud by vyhledával mimopárové kopulace a zanedbával své potomstvo (Stanback et al. 2002). Podobná situace nastává u kavek obecných, u kterých se samička sice nezazdívá, ale bez pomoci partnera by se neobešla (Henderson et al. 2000). U sojky zlozvěstné se nulové EPP vysvětluje také potřebnou péčí o mláďata a zároveň sníženou možností najít vhodného mimopárového partnera (Gienapp & Merilä 2010). U rybáků obecných *Sterna hirundo* se předpokládá nízké nebo žádné EPP, kvůli vysoké investici samce do monogamního svazku, kde samec krmí samici už při dvoření a krmení mláďat závisí hlavně na něm (Wiggins & Morris 1986). Bohužel studie, která se snažila dokázat u rybáků genetickou monogamii, pracovala s velice malým počtem jedinců. Žádné EPP při výzkumu sice nenašli, ale výsledky mohli být díky malému vzorku zkreslené (Griggio et al. 2004). Podobná situace nastala při prokázání nulového EPP u burňáčků Wilsonových *Oceanites oceanicus*, kde už však byla velikost vzorku o něco vyšší (Quillfeldt et al. 2001). Jiná studie zabývající se papuchalky severními *Fratercula arctica* také potvrdila nulové EPP u jedné z populací v Norsku a odhadem 8 % EPP u tohoto druhu celkově (Anker-Nilssen et al. 2008).

Na péči o mláďata, která má nejspíše zásadní vliv na míru EPP by mohl navazovat i typ potravy, které rodiče mláďatům nosí. Například u dravců, kteří loví větší kořist, předpokládáme nízké EPP. Lov lze považovat za energeticky nákladnou aktivitu pro samce, pro které by bylo poté velice nevýhodné krmit cizí mláďě (Orians 1969). Této hypotéze odpovídají informace o již zmíněných mořských ptácích, a také studie zabývající se sovami nebo dravci.

3.2.2. Ekologie a chování

Další vliv na podobu rozmnožovací strategie může mít ekologie prostředí nebo vlastnosti chování jedinců. Mezi tyto vlastnosti můžeme zařadit tzv. „mate guarding“- tedy hlídání sociální partnerky ze strany samce. Například u straky obecné *Pica pica* se chování mění v jejich fertilním období. Samci následují své partnerky více než například v zimě, zatímco samice mají tendence v této době více prozkoumávat nová území. Pokud se v jejich společném teritoriu nachází stejné pohlaví, reagují agresivně (Birkhead 1979). Podobné hájení teritoria můžeme pozorovat u sýkor modřinek (Kempnaers et al. 1992). Určité prostředí může také umožňovat samičkám vyhnout se vynuceným EPC. Například u druhů, jako jsou papuchalkové, probíhá páření na moři. Pokud samička nemá o EPC zájem, ponoří se a schová se nechtěnému nápadníkovi do hloubky (Creelman & Storey 1991). Míru EPP u modropláštíků modroocasých *Malurus cyaneus* by mohlo snižovat takové rozmístění samečků v teritoriích, které by

znemožňovalo výběr mimopárového samce. (Kingma et al. 2009). Naopak ve studii, která se u kavek obecných zabývala EPP, zvýšili postavením hnízdicích boxů hustotu populace, čímž mohli umocnit příležitost k EPC. I přesto však bylo EPP nulové (Henderson et al. 2000).

Dalším faktorem ovlivňující míru EPP může být migrace. Podle analýzy studií mají migrující druhy vyšší míru EPP než usedlé druhy na rovníku. Synchronizované hnízdění migrujících druhů umožňuje navýšení možnosti vybírání si z většího množství sexuálně aktivních partnerů (Spottiswoode & Møller 2004), což může mít za následek i vyšší míru mimopárových kopulací.

3.2.3. Sexuální dimorfismus, velikost snůšky, délka života a EPP

Častým rozdílem mezi druhy promiskuitními a geneticky monogamními je sexuální dimorfismus, který bývá u promiskuitnějších druhů výraznější, zatímco u striktně monogamních druhů se samci a samice velice podobají, což je i případ zmíněných druhů modroplášťků (Owens et al. 1998). Jelikož geneticky monogamní druhy se nepotýkají s kompeticí spermií, samci nemusí vkládat tolik energie do tvorby větších varlat (Pitcher et al. 2005). Komparativní analýza studií však nepotvrdila, že by EPP vedlo k vývoji sexuálního dimorfismu (Møller & Cuervo 2000).

Na míru EPP může mít vliv i velikost snůšky samic, tedy počet vajec za sezónu. Většina zástupců z čeledi trubkonosích má 1 až 2 vejce za rok (Abbot et al. 2006). Podobnou velikost snůšky mají i holuby skalní *Columba livia* (Patel & Siegel 2005). Pokud má samice velkou snůšku, částečné EPP v hnízdě neohrozí fitness samce takovým způsobem, jako kdyby samice zplodila pouze 2 mláďata a obě byla mimopárová.

Vyšší míru EPP můžeme předpokládat také u druhů, u kterých se jedinci nedožívají vysokého věku, například u řady pěvců. Naopak u samic druhů tvořících dlouholeté páry, jako jsou trubkonosí a další již zmíněné skupiny, hrozí opuštění partnerky ze strany samce v případě EPC (Mauck et al. 1999).

4. Výhody a nevýhody samčí promiskuity

4.1. Výhody samčí promiskuity

Pro samčí promiskuitu existuje jednoduché odůvodnění. Čím větší počet samic, se kterými se samec spáří, tím je větší možnost, zplodit více potomků (Forstmeier et al. 2014). Zároveň samec nevytvoří tolik energie na tvorbu spermií, jako samice na tvorbu vajíček, a proto si může dovolit s nimi plýtvat při kopulaci s nekvalitními jedinci (Orians 1969). Výjimku mohou tvořit druhy, u kterých samci před kopulací dávají samici dárky. Mezi takové druhy patří například ůhýk šedý *Lanius excubitor* (Trijanowski & Hromada 2005). Studie se bohužel nezajímala, zdali si samci mimopárové partnerky vybírají na základě určitých kritérií či ne a jinou studii navazující na toto téma u ptáků jsem nenašla. Ve studii ůhýka šedého byly pozorovány pouze EPC bez stanovení EPP. Podobný jev se však vyskytuje u motýlů bělásků řepových *Pieris rapae*, kde samci přednostně kopulují s pestřejšími samicemi, které jsou plodnější, výměnou za potravu (Tigreros et al. 2014).

Další výhodou může být promiskuita jako pojištění proti neplodnosti nebo snížené fertility sociální partnerky (Gibson & Jewell 1982). Tato výhoda se však většinou studuje ze samičího pohledu výhod EPP a nevyhlíhnutí snůšky se většinou prezentuje jako selhání fertility samce nebo není blíže určena.

Další výhodou může být rozmístění EPY v různých, od sebe vzdálených, hnízdech pro případ jejich likvidace predací. Studie na japonských sýkorách koňadrách zjistila korelaci mezi zvýšenou predací a mírou EPP. Přitom uvádí, že ptáci reagují zvýšením EPP na zvýšený výskyt predátorů v té samé sezóně, a ne v té předchozí (Yuta & Koizumi 2016).

4.2. Nevýhody samčí promiskuity

Většina studií se zaměřuje na nevýhody samčí promiskuity, avšak některé nevýhody mohou obě pohlaví sdílet (Yezerinac et al. 1995). Mezi sdílené nevýhody můžeme zařadit agresí ze strany stejného pohlaví a riziko přenosu parazitů/patogenů.

Agrese ze strany sociálního partnera obtěžované samice je v rámci mate-guardingu velice běžným jevem (např. Birkhead 1979). U většiny druhů je tato strategie účinná k zamezení EPC. Pokud však samec není v mate-guardingu důsledný, protože sám vyhledává EPC, ponechává své partnerce k nevěře příležitost. Například u modropláštíků nádherných *Malurus cyaneus* samci odlétají do sousedních teritorií kopulovat s mimopárovými samicemi, zatímco své partnerky nechávají samotné a dávají jim příležitost ke kopulaci s ostatními samci v hejnu nebo se samci ze sousedních hejn (Green et al. 1995). U zmíněného tůhýka šedého může lov dárku pro mimopárovou partnerku a následnou kopulaci s ní, zabrat větší čas a úsilí, které by mohl samec investovat do hlídání sociální partnerky. Takto riskují, že budou sami podvedeni (Trijanowski & Hromada 2005). U některých sociálně monogamních druhů nalezneme pár polygynních samců, u kterých bychom mohli předpokládat nedokonalý mate-guarding dvou či více samic zároveň. Jedna studie na sýkorách modřinkách však ukazuje, že množství mimopárových mláďat je jak u monogamních, tak u polygamních samců podobné (Kempnaers 1992). Naopak studie na bělokuru rousném *Lagopus lagopus* zaznamenala u polygynních samců až 43 % ztrátu paternity na rozdíl od monogamních samců s 4 % ztrátou (Freeland et al. 1995). Osobně bych viděla důvod tohoto rozdílu mezi druhy v agresivitě mezi jedinci a umístění teritorií. Samice bělokura na rozdíl od modřinek se nemusí snášet a jejich teritoria můžou být dál od sebe. Což by znesnadňovalo polygynnímu samci mate-guarding obou samic.

Další sdílenou nevýhodou je riziko přenosu patogenů nebo parazitů. Logicky bychom mohli předpokládat, že riziko přenosu nebezpečného patogenu bude vést u druhu k omezení polygamie nebo mimopárových kopulací (Kokko et al. 2002). Pokud jsou mimopárové kopulace pro jedince výhodné, můžeme předpokládat, že k vývoji striktní monogamie pouze kvůli sexuálně přenosným nemocem nedojde (Trall et al. 1997). Podle modelací vlivu STDs na promiskuitu závisí míra EPP na míře výskytu daného patogenu. Pokud je patogen mezi jedinci vzácný, předpokládáme vysokou míru EPP (Kokko et al. 2002). Paradoxně, podobný efekt předpokládáme při dostatečně vysokém rozšíření patogenu. Pokud by měla samice neplodného partnera, bylo by pro ni výhodnější riskovat nakažení patogenem než riskovat naklazení neoplodněných vajec. V podobné situaci je samice, která je již patogenem nakažená. Sníženou míru EPP tedy můžeme předpokládat, pokud je míra rozšíření patogenu někde uprostřed (Kokko et al. 2002).

U polygamních nebo promiskuitních druhů se mohly vyvinout mechanismy v chování, které přenosu patogenu zabraňují nebo kterými se jedinci snaží parazita zbavit. Jedním

z mechanismů může být samotné dvoření a tokání, při němž kompetující jedinec ukazuje, v jaké je kondici. U zmíněného dropa velkého samci pojídají jedovaté brouky k odstranění parazitů a při tokání ukazují samicí okolí kloaky (Bravo et al. 2014). Parazité u ptáků způsobují průjmy, které ušpiní prachové peří. Někteří helminti mohou z kloaky vyčnívat nebo pouštět články. Samice mohou takto nakažené samce odmítnout (Sheldon 1993). U mnoha druhů (včetně dropa velkého) se při tokání uplatňuje i klování do kloaky. Některé druhy vystrkují z kloaky zduřelý výčnělek, na kterém se může choroba projevit. Ten se vyskytuje hlavně u pěvců a jeho primární funkce je uchovávání spermií u samců před kopulací (Tuttle et al. 1996). Modroplášťáci nebo pěvušky do kloaky neklovají (Davies & Houston 1983). Důvodem může být vysoká míra promiskuity, která zapříčiní rozšíření případné choroby mezi většinu jedinců. Pravděpodobnost, že partner je nakažený je pak vysoká a jedincům se nevyplatí investovat čas do „kontroly“ daného partnera (Kokko et al. 2002). Nákladné ornamenty a zbarvení mohou být znakem nepřítomnosti parazitů, pokud opomineme možnost manipulace parazita nebo fakt, že úspěšní samci mají větší pravděpodobnost nakažení od ostatních samic (Hamilton & Zuk 1982). Dalším mechanismem může být krátkodobé spojení kloak při kopulaci, například u pěvušky podhorské (Nakamura 1990). Výhodná je tato metoda kopulace však jen pro samce, jejichž kloaka se té samicčiny jen letmo dotkne. Samicím nepomůže, jelikož jejich sliznice je poté ještě dlouho ve spojení se spermatem samce.

Problém s parazity často netkví v tom, že by svého hostitele zabili. U hostitele mohou snižovat jeho schopnost rozmnožování (Sheldon 1993). Například LLV (lymphoid leukosis virus) snižuje samicím kura domácího fertilitu neboli snášku a nepatrně oddaluje sexuální vyspělost (Gavora et al. 1982). Podobně působí herpes virus u samců krůt *Meleagris gallopavo* poškozením spermií (Adldinger et al. 1974). Dá se uvažovat i tak, že pokud parazit jen sníží fertilitu svého hostitele a úplně ho nesterilizuje nebo nezabije, promiskuitnímu hostiteli nemusí úplně uškodit. Hostitel parazita roznese mezi ostatní jedince v populaci, jímž také může snížit fertilitu. Tímto způsobem jedinec svou promiskuitou sice nic nezíská, ale díky ní nic neztratí. Proto bych riziku nakažení kvůli pohlavně přenosným nemocem nepřikládala velký význam ohledně míry EPP.

Jako samčí nevýhodu promiskuity bych viděla i samotný sexuální dimorfismus v opeření, které samce může energeticky vysilovat. Studie zabývající se modropláštíky zjistila, že někteří hlavně starší samci se přepeřují dřív, než je vhodné vzhledem k chladnému období. Studie to však i prezentuje jako znak kvality samce, kterým se samice mohou řídit (Mulder & Magrath 1994).

5. Adaptivní hypotéza

Dle adaptivní hypotézy mají z promiskuity zisky jak samci, tak i samice (Forstmeier et al. 2014). Výhody spojené s promiskuitou u samic můžeme rozdělit na přímé a nepřímé neboli genetické (Birkhead & Pizzari 2002).

5.1. Přímé výhody samičí promiskuity

Přímými výhodami jsou míněny, takové výhody, které zvyšují samici okamžité fitness nebo jsou bez genetického opodstatnění (Birkhead & Pizzari 2002). Takovými výhodami může být pojištění vůči neplodnosti partnera, pojištění vůči infanticidě či rozšíření potravních zdrojů.

5.1.1. Ochrana vůči neplodnosti partnera

Samice mohou využívat mimopárové kopulace jako pojištění proti situaci, kdyby byl jejich sociální partner neplodný (Gibson & Jewell 1982). Věrnost v této situaci by pro samici znamenala velkou ztrátu v podobě neoplozených vajíček. Neplodnost může nabývat mnoho podob a mít různý, i negenetický původ, např. úraz či nemoc. Dle Hasson & Stone (2009) může mít na vývoj EPP vliv neplodnost v podobě azoospermie (absence spermií v ejakulátu), oligospermie (snížený počet spermií v ejakulátu) nebo špatná pohyblivost spermatické buňky. Studie zabývající se budníčky většími *Phylloscopus trochilus* odhalila u 4 % samců azoospermii a u slavíček modráčků *Luscinia svecica* 2 % (Lifjeld et al. 2007). Z mého pohledu by mohla mít neplodnost vliv na udržení samičí promiskuity, ačkoliv procento neplodných samců nebývá vysoké.

5.1.2. Ochrana vůči infanticidě

Infanticida je jev, kdy dospělý jedinec zabije mládě svého druhu, v případě samců za účelem zbavení se konkurenčního mláděte v jeho teritoriu nebo zastavení laktace matky daného mláděte, čímž se urychlí obnovení plodnosti samice (Hrdy 1979). Samice může samce od tohoto činu odradit, pokud se chová promiskuitně a samec si není jistý, zdali není otcem daného mláděte (Wolff & Macdonald 2004). Častěji než u ptáků, je infanticida studovaná na savcích, konkrétně na primátech (Schaik & Kappeler 1997). Infanticida u ptáků byla studována např. u

vlaštovek stromových *Tachycineta bicolor* (Robertson & Stutchbury 1988), u kterých je míra EPP velmi vysoká (Kempenaers et al. 2001).

5.1.3. Rozšíření potravních a jiných zdrojů

Další přímou výhodou pro samice, plynoucí z promiskuity, může být rozšíření potravních či jiných zdrojů. Do této skupiny výhod patří situace, kdy samice navštěvuje sousední teritoria primárně kvůli potravě a po střetnutí s jiným samcem může dojít k EPC, jako je tomu například u vlvovce červenokřídlého *Agelaius phoeniceus* (Gray 1997). Druhou možností je získávání dárků. Například samičky tučňáka kroužkového *Pygoscellis adeliae* dostávají za EPC kamínky na stavbu hnízda (Hunter & Davis 1998).

5.2. Nepřímé (genetické) výhody promiskuity

Nepřímé výhody promiskuity jsou takové, které neovlivňují přímo fitness samice, ale mohou být výhodou pro její potomstvo (Arnquist & Kirkpatrick 2005). V této kapitole se budu věnovat následujícím hypotézám: dobré a/nebo kompatibilní geny a genetická diverzita potomstva.

5.2.1. Dobré nebo kompatibilní geny

Tato hypotéza předpokládá, že samice si vybírá svého mimopárového partnera za účelem zajistit pro potomky dobré geny nebo dobrou kombinaci genů, čímž by zvýšila jejich fitness, zvláště pokud její sociální partner nepatří mezi atraktivní, tedy geneticky kvalitní jedince (Petrie & Kempenaers 1998). Pro platnost dané hypotézy byly navrženy tyto předpoklady: (1) mimopárový samec je atraktivnější než sociální partner samice (v případě hypotézy dobrých genů), (2) samice budou vyhledávat EPC více, pokud je jejich sociální partner příbuzný, za účelem vyhnout se inbreedingu (v případě hypotézy komplementárních genů), (3) mimopárová mláďata budou přežívat nebo se rozmnožovat lépe než jejich poloviční sourozenci v daném hnízdě (stejná matka, jiný otec), (4) v případě hypotézy kompatibilních genů budou mimopárová mláďata přežívat nebo se rozmnožovat lépe než vnitropárová mláďata daného mimopárového samce (stejný otec, jiná matka). Otestovat a ověřit uvedené předpoklady se snažilo mnoho studií, avšak s rozličnými výsledky.

V recentních meta-analýzách výsledků studií se jako rozhodující faktor jeví rozdíl ve stáří a velikosti podváděných a podvádějících samců, nikoli v ornamentech nebo kondici (Akçay & Roughgarden 2007; Hsu et al. 2015). Stáří a velikost jedince lze považovat za důkaz jeho dobrých genů. Na druhou stranu starší a větší jedince bychom mohli považovat za schopnější, zkušenější a vytrvalejší ve vynucování si EPC (Hsu et al. 2015). Jiné review tvrdí, že výběr partnerů na základě kompatibility genů by se mohl uplatňovat v rámci kompetice spermii nebo skryté samičí volby (Griffith & Immler 2009). V traktu samice by se poté upřednostňovaly spermie od jedinců, kteří jsou od samice nejvíce odlišní, k zajištění heterozygotního potomstva, u kterého se předpokládá vyšší životaschopnost (Hansson & Westerberg 2003). Už v kapitole „skrytá samičí volba“ jsem zmiňovala výběr spermii na základě odlišnosti jejich MHC u kura bankivského (Løvlie et al. 2013). Meta-analýza pracovala s ornamente, které se spíše uplatňují při pre-kopulačním výběru (Jennions & Petrie 2000). Odlišnost vnitropárových a mimopárových mláďat se ovšem prokázat nepodařilo, čím se zamítá podpora pro hypotézu kompatibilních či dobrých genů. Je možné, že se tyto hypotézy uplatňují jen u některých skupin nebo druhů ptáků, které ovlivňuje jejich prostředí, čímž se studie příliš nezabývají (Akçay & Roughgarden 2007).

5.2.2. Genetická diversita potomstva

Hypotéza genetické diversity potomků předpokládá výhodu v co největší genetické odlišnosti mláďat. Ta je založená na potenciální konkurenci mezi vnitropárovými mláďaty, kvůli jejich genetické podobnosti. Předpokládá se, že geneticky odlišnější mláďata v jednom hnízdě si nebudou tolik konkurovat. Také se předpokládá, že odlišnější mláďata mohou získat každé jinou obranyschopnost. V případě rozšíření určitého patogenu, by promiskuitní samici nezahynula všechna mláďata (Jennions & Petrie 2000). Předpokladem pro tuto hypotézu je tedy vyšší fitness promiskuitních samic oproti monogamním (Townsend et al. 2010). Dále se předpokládá, že samice se páří náhodně bez přihlížení k ornamentům nebo kondici. Podle matematické modelace by mohla hypotéza genetické diverzity promiskuitu vysvětlovat hlavně v malých populacích nebo tam, kde si samice nemohou mezi mimopárovými samci vybírat (Yasui & Garcia-Gonzalez 2016). Studie prováděná na vranách amerických *Corvus brachyrhynchos* ale nenašla u smíšených hnízd žádnou evidenci pro zvýšenou fitness (Townsend et al. 2010).

5.3. Nevýhody samičí promiskuity

Samice se potýkají s řadou obtíží spojených s jejich promiskuitou a snižující jejich fitness. Zdá se, že negativních vlivů je mnohem více a často mají větší efekt na tuto reprodukční strategii, než mohou mít její potenciální výhody. Největší z těchto rizik vyplývá od sociálních partnerů samic, pro které je nevýhodné poskytovat péči cizím, mimopárovým mláďatům (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Je možné, že u druhů, u kterých tyto negativní důsledky abnormálně převyšují, se již vyvinulo nulové nebo velmi nízké EPP. Naopak u druhů, kde samci příliš neuplatňují strategie zabraňující ztrátám paternity se určitá míra EPP udrží.

5.3.1. Riziko snížené rodičovské péče

Rodičovské úsilí je považováno za nákladné (Møller & Birkhead 1993), proto se očekává, že samci budou poskytovat méně péče nepříbuzným potomkům, zplozených jiným samcem (Trivers, 1972). Snížení rodičovské péče či opuštění ze strany partnera se považuje za největší možnou ztrátu plynoucí z promiskuity samic (Birkhead & Møller 1992). Přizpůsobení paternální péče ve vztahu k otcovství v celém hnízdě bylo zkoumáno u mnoha druhů. Některé studie nenašly žádné známky změny v rodičovském úsilí (např. Kempenaers et al., 1998; Whittingham and Lifjeld, 1995; Whittingham et al., 1993; Dickinson, 2003), zatímco jiné studie podporují predikci (např. Burke et al., 1989; Lifjeld et al., 1998; Neff, 2003; Neff and Gross, 2001; Sheldon and Ellegren, 1998).

Analýza experimentálních studií, které zjišťovaly potřebu otcovské péče odebráním samce, potvrdila, že mimopárové paternity jsou běžnější u druhů, u kterých samci neposkytují mnoho péče, nebo u druhů žijících v prostředí, kde je samice schopná ztrátu kompenzovat, například u modropláštíků (Varian-Ramos et al. 2012). Zároveň studie navrhuje možnost balancování samic mezi potenciaálními výhodami EPP a rizikem snížené rodičovské péče (Møller 2000). V inkubaci mláďat nebo stavění hnízda větší souvislost nalezena nebyla (Møller & Cuervo 2000). Další analýzou pracující s ohledem na fylogenezi se zjistilo, že rodičovská péče souvisí s délkou dožití jedince u druhu (Arnold & Owens 2002). Pro samce druhů s nízkým věkem dožití je výhodnější péče o hnízdo se sníženou paternitou. Naopak pro oba rodiče je výhodnější nespoléhat se na druhého (Mauck et al. 1999). Je také možné, že u vysoce promiskuitních druhů sami samci kompenzují sníženou EPP ve svém hnízdě mimopárovými kopulacemi (Webster et al. 2007). Další otázkou je, zdali samci poznají EPY. Předpokládá se,

že samci mlád'ata nerozliší a jejich nejistotu v paternitě způsobí interakce mezi jeho partnerkou a sousedními samci (Kempnaers & Sheldon 1996). To, zda je samec schopen nějakým způsobem rozpoznat paternitu mlád'at ve svém hnízdě, a na základě toho měnit svou péči, např. snižovat frekvenci krmení, zůstává poměrně kontroverzním tématem behaviorální ekologie.

5.3.2. Riziko opuštění partnerem

Kromě rizika snížené péče může samice svým promiskuitním chováním riskovat ztrátu partnera. Riziko ztráty partnera se zdá být propojené s rodičovskou péčí a délkou dožití jedince. Pokud se samice nemůže spoléhat na samce kvůli vysoké úmrtnosti, opuštění partnerem má podobný efekt a dokáže ho kompenzovat. Pokud však patří k druhu, který vytváří dlouholeté páry a je na pomoci samce závislá, ztráta partnera pro ni může být katastrofální (Mauck et al. 1999). Vysokou míru opouštění tedy předpokládáme u druhů s nízkou délkou dožití, jelikož oběma stranám tolik neuškodí (Ens et al. 1993). Srovnávací studie druhů toto tvrzení potvrzují: druhy s vyšší mírou EPP mají vyšší míru opuštění samcem (Cezilly a Nager 1995). Studie však pracovala pouze s 20 druhy.

5.3.3. Agrese sociálního partnera

Další ze samčích strategií, bránící ztrátám své paternity, vychází z mate-guardingu. Tentokrát je ale agrese sociálního partnera přeorientována na samici, nikoliv na mimopárového samce. Takové chování můžeme pozorovat například u tuhýka menšího *Lanius minor*. Bylo pozorováno i následné vynucování kopulace sociálním partnerem, zřejmě za účelem ochrany jeho paternity (Valera et al. 2003). Toto téma se více studuje u savců, hlavně u primátů (Smuts 1992).

5.3.4. Patologická polyspermie

Samice ptáků mají na rozdíl od savců tzv. PVL (perivitelline layer) neboli membránu vejce, která dokáže zachytit vysoký počet spermií, které jí procházejí (polyspermie), snaží se dostat do zárodečného disku a oplodnit pronukleus (Bramwell & Howarth 1992). Nevýhodou mimopárové kopulace by mohlo být navýšení počtu spermií, které by mohly poškodit vajíčko. Nesouvislost míry EPP mezi druhy s mírou počtu vylíhlých a nevlíhlých (mrtvých) mlád'at tento předpoklad vylučuje s tím, že infertilitu způsobuje mnoho faktorů (Morrow et al. 2002).

U zebřiček se zjistily případy infertility nebo úmrtnosti triploidních nebo trisomických zárodků (Forstmeier & Ellegren 2010). Kromě dispermie (forma patologické polyspermie) může za aneuploidní stav zárodka také diploidie vajíčka nebo spermie, což má původ ve špatném rozdělení buněk (Forstmeier & Ellegren 2010). Pokud by však polyspermie opravdu představovala hrozbu pro promiskuitní samice, je možné, že by samice hledaly optimum mezi oligospermii a polyspermii (Forstmeier et al. 2014). Samice mají však spoustu vyvíjejících se mechanismů, jak se polyspermii bránit nebo regulovat transport spermii, od samotné PVL, přes nepříznivé prostředí dělohy k SST. Navíc určitý počet spermii (závisí na druhu) zachycených v PVL je dokonce potřeba ke správnému vývoji embrya (Birkhead & Fletcher 1998). Proto se přikláním k názoru, že EPP nemá za následek patologickou polyspermii.

5.3.5. Riziko vzniku nových škodlivých mutací

Z předchozích meta-analýz vyplývá, že mimopároví samci jsou často starší než sociální partneři samice (Akçay & Roughgarden 2007; Hsu et al. 2015). Staří samci však mohou tvořit nekvalitní sperma (Johnson & Gemmell 2012). Nekvalita spermatu může spočívat v navýšení škodlivých mutací (Hansen & Price 1999). Pokud jsou spermie starších samců pomalé nebo v menším počtu, bude záležet na kompetici spermii nebo skryté samičí volbě (Dean et al. 2010). Pokud míra EPP nesouvisí s počtem mrtvých mláďat, nepřikládala bych hypotéze riziku škodlivých mutací velký význam (Morrow et al. 2002). Ačkoli dalo by se namítat, že škodlivé mutace se mohly projevit později, a v rámci studie již nebyly kontrolovány.

6. Neadaptivní hypotéza

Podle neadaptivní (maladaptivní) hypotézy je promiskuita ryze samčí strategií. Promiskuita samicím výhody nepřináší nebo jim dokonce fitness snižuje. Do této kategorie spadá intersexuální antagonistická pleiotropie, intrasexuální antagonistická pleiotropie a vynucené kopulace (Forstmeier et al. 2014). Tyto hypotézy jsou, ve srovnání s adaptivními hypotézami, zatím spíše opomíjené a empirických studií je nedostatek.

6.1. Intersexuální antagonistická pleiotropie

Podle této hypotézy samice vykazují promiskuitní chování na základě sdílených genů se samci. Zatímco pro samce je tato kombinace genů prospěšná a selekční tlak působí směrem k promiskuitě, samicím tyto geny spíše škodí a selekční tlak u nich působí opačně. Předpokladem pro tuto hypotézu je dědičnost promiskuity z rodičů na potomky. Studie, která se zabývala zebříčkami pestrými *Taeniopygia guttata*, potvrzuje tuto hypotézu geneticky shodující se mírou sexuálního chování mezi oběma pohlavími s ohledem na jejich EPP (Forstmeier et al. 2011). Podobná studie u norníka rudého *Myodes glareolus* zjistila antagonistický vliv hladiny testosteronu na plodnost (Mills et al. 2011). Bohužel jinou studii, která by se zabývala neadaptivní hypotézou z hlediska chování nebo hladiny hormonů u ptáků ani savců jsem nenašla. Matematické modelace teoretické studie doplňují, že k vzniku nebo udržení samičí promiskuity je nutná nepřítomnost rizik pro samice nebo případná kompenzace ztrát (Lyu et al. 2018). Pokud navíc předpokládáme, že samec mění svou snahu o mimopárové kopulace na základě atraktivity jeho sociální partnerky, je minimalizace ztrát u samic ještě zásadnější (Lyu et al. 2018).

6.2. Intrasexuální antagonistická pleiotropie

Podle hypotézy intrasexuální antagonistické pleiotropie jsou geny pro promiskuitu zároveň geny, které ovlivňují plodnost nebo sexuální chování samice (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Studie, která testovala hypotézu intrasexuální antagonistické pleiotropie na základě

genetického porovnání sexuálního chování samic při vnitropárovém a mimopárovém dvoření, tuto hypotézu zamítá (Forstmeier et al. 2011).

6.3. Vynucené kopulace

Samice mnoha druhů se musejí potýkat s vynucenými kopulacemi od samců, které mohou vyústit v EPP. Pokud samec začne reagovat agresivně, může být pro samici výhodnější přistoupit ke kopulaci (Cordero & Andrés 2002), protože ochrana vůči vynucenému páření může být pro samici náročná. Samice se pak chová podle hypotézy „best of bad job strategy“ (Westneat & Stewart 2003). Kromě některých vrubozobých jsou však viditelně vynucené kopulace mezi ptáky vzácné. Spojení kloak často vyžaduje spolupráci samice (Gowaty & Buschhaus 1998).

7. Limitace studií

Studie, zabývající se EPP, se často potýkají s různými druhy obtíží při zkoumání a vyhodnocování výsledků. Tyto obtíže mohou mít podobu malého vzorku populace, nesprávného vyhodnocení genetické analýzy, subjektivní interpretace výsledků a/nebo neoptimálními podmínkami pro výzkum.

7.1. Malý vzorek populace

S hlavním a, u divoce žijících populací velice běžným, problémem, se kterým se studie potýkají, je malý vzorek zkoumaných jedinců, např. nízký počet mlád'at k pozorování. Výsledky takových studií mohou mít široký interval spolehlivosti a být nepřesné. U datasetu s velikostí vzorků menší než 200 zkoumaných mlád'at rapidně narůstá pravděpodobnost chybného výsledku, kde velkou roli může hrát náhoda (Griffith et al. 2002). S tímto případem jsem se nejčastěji setkala u studií zabývající se ptáky s malou roční snůškou, což byli dlouhokřídli (Griggio et al. 2004), trubkonosí (Abbott et al. 2006) a tučňáci (Hunter & Davis 1998), popřípadě jedna studie u holubů žijících v zajetí s nízkými EPP (Patel & Siegel 2009).

7.2. Způsoby určování otcovství

Přesná a spolehlivá identifikace jedince je naprosto zásadní pro analýzu paternit. Přesto se mnoho studií zabývající se sexuální selekcí, mírou EPP a adaptivním/neadaptivním vysvětlením promiskuity, potýkalo s mnoha úskalími, která překonala až v současnosti hojně používaná analýza mikrostelitových lokusů (tandemově se opakující repetic DNA o délce obvykle 1-6 pb).

Prvotní způsoby určování otcovství byly založeny na základě fenotypu mlád'at, např. odlišnosti v barvě peří. Tímto způsobem lze však, pokud vůbec, určit pouze to, zdali se jedná o mládě mimopárové nebo vnitropárové, nikoliv však genetického otce daných mlád'at. Takového přístupu lze využít pouze ve vlastním chovu se zvířaty odlišenými mutacemi, například ve zbarvení. Pro práci s volně žijícími ptáky nebo při prokazování adaptivních i neadaptivních hypotéz, jsou však zcela nevhodné (Griffith et al. 2002). Například u prvotních studií vlaštovek obecných *Hirundo rustica*, se odlišovalo mimopárové mládě na základě délky

zanártí (Møller 1989). U zebřiček pestrých se odlišovala divoká a šedá forma (Birkhead et al. 1988), což mohlo vést k zavádějícím výsledkům.

Dalším způsobem určování otcovství je analýzou proteinů, alozymů. Tato metoda dle Griffith et al. (2002) neposkytuje věrohodné určení otcovství kvůli nedostatečné variabilitě mezi jedinci. Studie na salašnicích modrých *Sialia sialis*, která používala metodu alozymů určila 5 % EPP (Gowaty & Karlin 1984), zatímco moderní mikrosatelitní analýza odhalila u stejného druhu více než 11 % EPP (Stewart & Westneat 2010).

Moderní studie se řídí výhradně analýzou DNA: vícelokusovým fingerprintingem a v současné době zejména genotypováním mikrosatelitů (Griffith et al 2002). Ačkoli jsou tyto metody výrazně přesnější než předchozí zmíněné, studie se i s těmito metodami mohou potýkat s určitými překážkami. Jednou z nich jsou „de novo“ vzniklé mutace (Quillfeldt et al. 2001). Dalším případem mohou být tzv. nulové alely, tedy alely, které se neamplifikují. V obou případech se vnitropárové mládě může mylně určit jako mimopárové. Proto je nezbytné používat vyšší počet lokusů – vyloučení na základě jednoho lokusu může být špatné a zcela změnit podobu výsledků. Naopak pokud jsou si jedinci v populaci v lokusu podobní (např. vlivem příbuznosti), může nastat situace, kdy mimopárové mládě lokusy sdílí se sociálním otcem. Je proto zásadní vybrat správný počet hypervariabilních mikrosatelitových markerů (Freeman-Gallant et al. 2010).

7.3. Subjektivní interpretace výsledků

Poměrně častým problémem, na který můžeme při studiu EPP narazit, je subjektivní interpretace. Například při porovnávání mimopárových a vnitropárových samců se zjistilo, že mimopárový samec se sice neliší ornamenty, ale jsou starší a větší (Akçay & Roughgarden 2007). Tento fakt lze interpretovat dvěma způsoby: (1) Starší a větší samci jsou geneticky kvalitnější (Akçay & Roughgarden 2007). (2) Starší a větší samci jsou zkušenější a úspěšnější ve vyhledávání a vynucování si mimopárových kopulací (Hsu et al. 2015). Druhý názor lze vyložit dvěma způsoby: (1) Jde pouze o vynucenou kopulaci, samice neměla možnost si samec vybrat na základě určitých kritérií a pro samici je výhodnější neklást odpor, pokud je samec agresivní a mohl by ji zranit (Cordero & Andrés 2002). (2) Pokud se samice spáří s vytrvalým nápadníkem, dle teorie „sexy synů“, kteří tuto vytrvalost ve vynucování si kopulací zdědí, zvýší se samici fitness (Wagner 1991).

Naopak podobnost mimopárových a vnitropárových samců (tedy nenalezení odlišnosti například ve velikosti a intenzitě ornamentu) lze vysvětlit následujícími způsoby: (1) Samice si nevybírání samce podle jakýchkoli kritérií (Hsu et al. 2015). (2) Samice si vybírá podle ornamentů v určitém rozmezí z důvodu kompatibility genů (Colegrave et al. 2002). (3) Jedinec si vybírá podle ornamentů na základě vtiskování podoby rodičů, tudíž se oba partneři, jak mimopárový, tak sociální, budou podobat. Studii, která by zabývala vlivem vtiskování na mimopárové aktivity jsem ovšem nenašla. Pouze studie o vtiskování na jiné téma. Konkrétně vtisk podoby kroužkovaných nebo jinak experimentálně značených rodičů (Witte & Caspers 2006).

7.4. Nedopatření nebo nevhodné podmínky pro výzkum

Studie se mohou dopustit různých typů chyb, (například neokroužkování všech jedinců, odchyt v nevhodnou dobu, studování klecových zvířat) nebo přírodní podmínky nedovolí výzkumu probíhat dle plánu. Pokud je druh velmi citlivý na vyrušování, mohou jedinci opustit hnízdo. Jindy není možné pochyťat a okroužkovat všechny jedince nebo nalézt všechna hnízda v dané lokalitě/populaci. Jako alternativa kroužkování se u poštolky pestré využilo rozeznávání jedinců na základě odlišnosti v barvě opeření, což se mi nezdá dostatečně spolehlivé (Villarreal et al. 1998).

Při barevném kroužkování může dojít k ovlivnění výsledků, pokud ptáci preferují u partnerů určitou barvu kroužku. Samice zebříček pestrých preferují červené kroužky u samců (Burley et al. 1982). Ve spoustě studií jsem však nenašla, jaké barvy kroužků používali. Většina studií používala kovové, které na výběr nemusí mít vliv, nebo používala kombinaci barevných a kovových (Freeman-Galant et al. 2010).

Jiné obtíže představují přírodní podmínky, například počasí nebo predace. Velké množství ztracených jedinců kvůli predaci může ovlivnit výsledky. Jedna ze studií predaci řešila kovovými klecemi chránící hnízdo, ale jen s částečným úspěchem. Stejná studie se potýkala se suchem, který se podepsal na celkové reprodukci populace. Problém se řešil vyřazením dat daného roku z analýzy (Webster et al. 2007).

Další problematika se týká studií používajících klecové chovy nebo domestikovaná zvířata, která se již od svých divokých předků odlišují (Griffith et al. 2002). Například divoké zebříčky pestré mají nižší EPP než domestikované (Griffith et al. 2010).

8. Závěr

Adaptivní hypotézy například dobrých nebo kompatibilních genů, diverzity potomstva atd. jsou celkem dobře prozkoumané. Vzhledem k těmto hypotézám by možná bylo dobré analyzovat i vliv prostředí, společně s chováním druhu, které může, ale nemusí mít vliv na mimopárové paternity (Akçay & Roughgarden 2007). Pokud porovnáme některé z věrnějších a promiskuitnějších druhů, stačí pouze jeden rozdíl v chování nebo v prostředí zaujímané druhem, aby se mezi druhy míra mimopárových paternit lišila. Podle meta-analýz studií vychází najevo, že veškeré výhody jsou velice slabé na vytvoření selekčního tlaku ve směru samičí promiskuity a nevýhody celkově převažují (Forstmeier et al. 2014). Neadaptivní hypotézy poté přišly s myšlenkou antagonistických pleiotropií. Zatímco pro samčí pohlaví by byly geny pro promiskuitu prospěšné, jejich sdílení by u samic působilo škodlivě. Jiná hypotéza, spadající do této kategorie, tvrdí, že samičí geny pro promiskuitu jsou zároveň geny pro fertilitu nebo sexuální chování samic (Forstmeier et al. 2011). Pokud bychom braly v úvahu pouze sdílení genů, tato hypotéza by nemusela naprosto zamítnout existenci některých výhod například pojištění proti infertilitě partnera, výměna EPC za dárky. Sdílení genů by mělo hlavní roli ve vyvinutí promiskuity a potenciální výhody by byly jakousi exaptací (druhotnou adaptací). Bohužel pro neadaptivní hypotézy není zatím dostatek evidencí, a proto by bylo vhodné tyto hypotézy do budoucna více studovat (Hsu et al. 2015).

9. Seznam použité literatury

Abbot CL, Double MC, Gales R, Cockburn A. 2006. Copulation behavior and paternity in shy albatrosses. *Journal of Zoology*. 270: 628-635.

Addinger HK, Thurston RJ, Solorzano RF, Biellier HV. 1974. Herpes virus – a possible cause of low fertility in male turkeys. *Archiv für die gesamte Virusforschung*. 46: 370-376.

Akçay E. & Roughgarden J. 2007. Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. *Evolutionary Ecology Research*. 9:855-868.

Anker-Nilssen T, Kleven O, Aarvak T, Lifjeld JT. 2008. No evidence of extra-pair paternity in the Atlantic Puffin *Fratercula arctica*. *Ibis*. 150: 619-622.

Arnold KE. & Owens IPF. 2002. Extrapair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 269: 1263-1269.

Arnquist G. & Kirkpatrick M. 2005. The Evolution of Infidelity in Socially Monogamous Passerines: The Strength of Direct and Indirect Selection on Extrapair Copulation Behavior in Females. *The American Naturalist*. 165: 26-37.

Arnqvist G. & Kirkpatrick M. 2005. The Evolution of Infidelity in Socially Monogamous Passerines: The Strength of Direct and Indirect Selection on Extrapair Copulation Behavior in Females. *The American Naturalist*. 165: S26-S37.

Bakst MR, Wishart G, Brillard JP. 1994. Oviductal sperm selection, transport, and storage in poultry. *Poultry Science*. 5: 117-143.

Baldassarre DT, Greig EI, Webster MS. 2016. The couple that sings together stays together: duetting, aggression and extra-pair paternity in a promiscuous bird species. *Biology Letters*. 12: 20151025.

Bennet PM. & Owens PF. 2002. *Evolutionary ecology of birds: Life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

- Birkhead T. R., Pellatt J. E., Hunter F. M. 1988 Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch. *Nature*, 334, 60-62.
- Birkhead TR & Fletcher F. 1998. Sperm transport in the reproductive tract of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Reproduction and Fertility*. 114: 141-145.
- Birkhead TR & Møller AP. 1992. *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*, Academic Press.
- Birkhead TR. & Pizzari T. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*. 3: 262-273.
- Birkhead TR. 1979. Mate guarding in the magpie *Pica Pica*. *Animal Behavior*. 27: 866-874.
- Birkhead TR. 2010. How stupid not to have thought of that: post-copulatory sexual selection. *Journal of Zoology*. 281: 78-93.
- Blomqvist D, Andersson M, Küpper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B. 2002. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature*. 419: 613–615.
- Bramwell RK. & Howarth B. 1992. Preferential attachment of cock spermatozoa to the perivitelline layer directly over the germinal disc of the hens ovum. *Biology of Reproduction*. 47: 1113–1117.
- Bravo C, Bautista LM, García-París M, Blanco G, Alonso JC. 2014. Males of a Strongly Polygynous Species Consume More Poisonous Food than Females. *PLOS ONE* 9(10): e111057.
- Brennan PLR, Prum RO, McCracken KG, Sorenson MD, Wilson RE, Birkhead TR. 2007. Coevolution of Male and Female Genital Morphology in Waterfowl. *PLOS ONE*. 2(5): e418.
- Brillard JP. 1993. Sperm Storage and Transport Following Natural Mating and Artificial Insemination. *Poultry Science*. 72: 923-928.
- Brower L, van de Pol M, Aranzamendi NH, Bain G, Baldassarre DT, Brooker LC, Brooker MG, Colombelli-Négrel D, Enbody E, Gielow K, Hall ML, Johnson AE, Karubian J, Kingma

- SA, Kleindorfer S, Louter M, Mulder RA, Peters A, Pruett-Jones S, Tarvin KA, Thrasher DJ, Varian-Ramos CW, Webster MS, Cockburn A. 2017. Multiple hypotheses explain variation in extra-pair paternity at different levels in a single bird family. *Molecular Ecology*. 26: 6717-6729.
- Burke T, Davies NB, Bruford MW, Hatchwell BJ. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature*. 338: 249–251.
- Burley N, Krantzberg G, Radman P. 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour*. 30: 444-455.
- Cezilly F. & Nager RG. 1995. Comparative Evidence for a Positive Association between Divorce and Extra-Pair Paternity in Birds. *Biological Sciences*. 262: 7-12.
- Cockburn A, Brower L, Double Michael C., Nicolas M, van de Pol M. 2013. Evolutionary origins and persistence of infidelity in *Malurus*: the least faithful birds. *Emu*. 113: 208-217.
- Coker CR, McKinney F, Hays H, Briggs SV, Cheng KM. 2002. Intromittent organ morphology and testis size in relation to mating system in waterfowl. *The Auk*. 109: 403-413.
- Colegrave N., Kotiaho J. S., Tomkins J. L. 2002. Mate choice or polyandry: reconciling genetic compatibility and good genes sexual selection. *Evol. Ecol. Res.* 4: 911–917.
- Cordero A. & Andrés JA. 2002. Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly. *Journal of Insect Science*. 2.14:7.
- Creelman E, Storey AE. 1991. Sex differences in reproductive behavior of atlantic puffins. *The Condor*. 93: 390-398.
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Davies NB. & Houston AI. 1983. Time allocation between territories and flocks and owner-satellite conflict in foraging pied wagtails, *motacilla alba*. *Journal of Animal Ecology*. 52: 621-634.

- Dean R, Cornwallis CK, Løvlie H, Worley K, Richardson DS, Pizzari T. 2010. Male reproductive senescence: causes potential for sexual conflict over mating. *Current Biology*. 20: 1192-1196.
- Dean R, Nakagawa S, Pizzari T. 2011. The risk and intensity of sperm ejection in female birds. *The American Naturalist*. 173: 343-354.
- Dickinson JL. 2003. Male share of provisioning is not influenced by actual or apparent loss of paternity in western bluebirds. *Behavioral Ecology*. 14: 360–366.
- Dunn PO, Cockburn A, Mulder RA. 1995. Fairy wren helpers often care for young to which they are unrelated. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 259: 339-343.
- Forstmeier W, Martin K, Bolund E, Schielzeth H, Kempenaers B. 2011. Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108: 10608-10613.
- Forstmeier W, Nakagawa S, Griffith SC, Kempenaers B. 2014. Female extrapair mating: adaptation or genetic constraint. *Trends in Ecology & Evolution*. 29: 456-464.
- Forstmeier W. & Ellegren H. 2010. Trisomy and triploidy are sources of embryo mortality in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 277: 2655-2660.
- Freeland JR, Hannon SJ, Dobush G, Boag PT. 1995. Extra-pair paternity in willow ptarmigan broods: measuring costs of polygyny to males. *Behavioral ecology and sociobiology*. 36: 349-355.
- Freeman-Gallant CR, Taff CC, Morin DF, Dunn PO, Whittingham LA, Tsang SM. 2010. Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution*. 64: 1007-1017.
- Gavora JS, Spencer JL, Chambers JR. 1982. Performance of meat-type chickens test-positive and -negative for lymphoid leukosis virus infection. *Avian Pathology*. 11: 29-38.

- Gibson RM. & Jewell PA. 1982. Semen Quality, Female Choice and Multiple Mating in Domestic Sheep: a Test of Trivers' Sexual Competence Hypothesis. *Behavior*. 80: 9-31.
- Gienapp P, Merilä J. 2010. High Fidelity – No Evidence for Extra-Pair Paternity in Siberian Jays (*Perisoreus infaustus*). *PLOS ONE* 5(8): e12006.
- Gowaty PA. & Karlin AA. 1984. Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 15: 91-95.
- Gowaty PA. & Buschhaus N. 1998. Ultimate Causation of Aggressive and Forced Copulation in Birds: Female Resistance, the CODE Hypothesis, and Social Monogamy. *American Zoology*. 38: 207-225.
- Gray EM. 1997. Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behavior*. 53: 625-639.
- Green DJ, Cockburn A, Hall ML, Osmond H, Dunn PO. 1995. Increased opportunities for cuckoldry may be why dominant male fairy-wrens tolerate helpers. *The Proceedings of Royal Society B*. 262: 297-303.
- Griffith SC, Holleley CE, Mariette MM, Pryke SR, Svedin N. 2010. Low level of extrapair parentage in wild zebra finches. *Animal Behaviour*. 79: 261–264.
- Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Blackwell Science Ltd, Molecular Ecology* 11: 2195-2212.
- Griffith SC. & Immler S. 2009. Female infidelity and genetic compatibility in birds: the role of the genetically loaded raffle in understanding the function of extrapair paternity. *Journal of Avian Biology*. 40: 97-101.
- Griggio M, Matessi G, Marin G. 2004. No evidence of extra-pair paternity in a colonial seabird, the common tern (*Sterna hirundo*). *Italian Journal of Zoology*. 71: 219-222.

- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? *American Association for the Advancement of Science*. 218: 384-387.
- Hansen TF. & Price DK. 1999. Age- and sex- distribution of the mutation load. *Genetica*. 106: 251-262.
- Hansson B & Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology*. 11: 2467-2474.
- Hasson O. & Stone L. 2009. Male infertility, female fertility and extrapair copulations. *Biological Reviews*. 84: 225–244.
- Henderson IG, Hart PJB, Burke T. 2000. Strict monogamy in a semi-colonial passerine: The jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology*. 31: 177-182.
- Hrdy SB. 1979. Infanticide Among Animals: A Review, Classification, and Examination of the Implications for the Reproductive Strategies of Females. *Ethology and Sociobiology*. 1: 13-40.
- Hsu Y, Schroeder J, Winney I, Burke T, Nakagawa S. 2015. Are extra-pair males different from cuckolded males? A case study and a meta-analytic examination. *Molecular Ecology*. 24: 1558-1571.
- Hsu Y, Schroeder J, Winney I, Burke T, Nakagawa S. 2015. *Molecular Ecology*. 24. 1558-1571.
- Hunter FM. & Davis LS. 1998. Female Adelle Penguins Acquire Nest Material from Extrapair Males after Engaging in Extrapair Copulations. *The Auk*. 115: 526-528.
- Jennison MD & Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of genetic the benefits. *Biological Reviews*. 75: 21-64.
- Johnson SL & Gemmill NJ. 2012. Are old males still good males and can females tell the difference? *Bioessays*. 34: 609-619.
- Kempnaers B, Everding S, Bishop C, Boag P, Robertson RJ. 2001. Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49: 251-259.

- Kempnaers B, Lanctot RB, Robertson RJ. 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behavior*. 55: 845–860.
- Kempnaers B, Verheyen GR, Van den Broeck M, Burke T, Van Broeckhoven C, Dhondt AA. 1992. Extrapair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*. 357: 494-496.
- Kempnaers B. & Sheldon BC. 1996. Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offsprings? *Animal Behavior*. 51: 1165-1173.
- Kingma SA, Hall ML, Segelbacher G, Peters A. 2009. Radical loss of an extrapair mating system. *BMC Ecology*. 9: 15.
- Kingma SA, Hall ML, Segelbacher G, Peters A. 2009. Radical loss of an extreme extra-pair mating system. *BMC ecology*. 9: 15.
- Kokko H, Ranta E, Ruxton G, Lundberg P. 2002. Sexually transmitted disease and the evolution of mating systems. *Evolution*. 56: 1091-1100.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen Ltd, London.
- Lifjeld JT, Laskemoen T, Fossøy F, Johnsen A, Kleven O. 2007. Functional infertility among territorial males in two passerine species, the willow warbler *Phylloscopus trochilus* and the bluethroat *Luscinia svecica*. *Journal of Avian Biology*. 38: 267-272.
- Lifjeld JT, Slagsvold T, Ellegren H. 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Animal Behaviour*. 55: 319-329.
- Løvlie H, Gillingham MAF, Worley K, Pizzari T, Richardson DS. 2013. Cryptic female choice favours sperm from major histocompatibility complex-dissimilar males. *Proceeding of Royal Society B*. 280: 20131296.
- Lyu N, Servedio MR, Sun YH. 2018. Nonadaptive female pursuit of extrapair copulations can evolve through hitchhiking. *Ecology and Evolution*. 8: 3685–3692.
- Marks JS, Dickinson JL, Haydock J. 1999. Genetic monogamy in long-eared owls. *The Condor* 101: 854-859.

- Mauck RA, Marschall EA, Parker PG. 1999. Adult survival and imperfect assessment of parentage: Effects on male parenting decisions. *The American Naturalist*. 154: 99-109.
- Mays HL. & Hill GE. 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution*. 19:554-559.
- Mero KN, Ogasawara FX. 1970. Dimensions of uterovaginal sperm-storage tubules of the chicken and their possible significance in sperm release. *Poultry Science*. 49: 1304–1308.
- Mills SC, Koskela E, Mappes T. 2011. Intralocus sexual conflict for fitness: sexually antagonistic alleles for testosterone. *The Proceedings of The Royal Society B*. 279: 1889-1895.
- Møller AP, Birkhead TR. 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociology*. 33: 261-268.
- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral ecology and sociology*. 32: 167-176.
- Møller AP. & Cuervo JJ. 2000. The evolution of paternity and paternal care. *Behavioral Ecology*. 11: 472-485.
- Møller AP. 1989. Frequency of Extra-Pair Paternity in Birds Estimated from Sex-Differential Heritability of Tarsus Length: Reply to Lifjeld and Slagsvold's Critique. *OIKOS*. 56: 247-249.
- Møller AP. 2000. Male parental care, female reproductive success, and extra-pair paternity. *Behavioral Ecology*. 11: 161-168.
- Morrow EH, Arnqvist G, Pitcher TE. 2002. The evolution of infertility: does hatching rate in birds coevolve with female polyandry. *Journal of Evolutionary Biology*. 15: 702-709.
- Mougeot F. 2004. Breeding density, cuckoldry risk and copulation behaviour during the fertile period in raptors: a comparative analysis. *Animal Behavior*. 67: 1067-1076.
- Mulder RA. & Magrath MJL. 1994. Timing of prenuptial molt as a sexually selected indicator of male quality in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Behavioral Ecology*. 5:393-400.

- Müller W, Epplen JT, Lubjuhn T. 2001. Genetic paternity analyses in Little Owls (*Athene noctua*): does the high rate of paternal care select against extra-pair young? *Journal für Ornithologie*. 142: 195-203.
- Nakamura M. 1990. Cloacal protuberance and copulatory behavior of the alpine accentor (*Prunella collaris*). *The Auk*. 107: 284-295.
- Neff BD. 2003. Paternity and condition affect cannibalistic behavior in nest-tending bluegill sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 54: 377–384.
- Neff BD & Gross MR. 2001. Dynamic adjustment of parenting care in response to perceived paternity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 268: 1559-1565.
- Orians GH. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *The American Naturalist*. 103: 589-603.
- Owens IPF, Hartley IR. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceeding of The Royal Society*. 265: 397-407.
- Patel KK. & Siegel C. 2005. Research Article: Genetic monogamy in captive pigeons (*Columba livia*) assessed by DNA fingerprinting. *BIOS Journal*. 76: 97-101.
- Petrie M. & Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and population. *Trends in Ecology & Evolution*. 13: 52-58.
- Petrie M. 1983. Female moorhens compete for small fat males. *Science*. 220: 413-415.
- Pitcher TE, Dunn PO, Whittingham LH. 2005. Sperm competition and the evolution of testes size in birds. *Journal of Evolutionary Biology*. 18: 557-567.
- Quillfeldt P, Schmoll T, Peter HU, Epplen JT, Lubjuhn T. 2001. Genetic monogamy in Wilson's storm-petrel. *The Auk*. 118: 242-248.
- Robertson RJ. & Stutchbury BJ. 1988. Experimental-evidence for sexually selected infanticide in tree swallows. *Animal Behavior*. 36: 749–753.

- Roulin A, Müller W, Sasvári L, Dijkstra C, Ducrest A, Riols C, Wink M, Lubjuhn, T. 2004. Extra-pair paternity, testes size and testosterone level in relation to colour polymorphism in the barn owl (*Tyto alba*). *Journal of Avian Biology*. 35: 492-500.
- Sheldon BC. 1993. Sexually transmitted disease in birds: occurrence and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 339: 491-497.
- Sheldon BC, Ellegren H. 1998. Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 265: 1737-1742.
- Smuts B. 1992. Male aggression against woman, an evolutionary perspective. *Human Nature*. 3:1-44.
- Spottiswoode C. & Møller A. P. 2004. Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds, *Behavioral Ecology*. 15: 41–57.
- Stanback M, Richardson DS, Boix-Hinzen C, Mendelsohn J. 2002. Genetic monogamy in Monteiro's hornbill, *tockus monteiri*. *Animal Behavior*. 63: 787-793.
- Stewart SLM, Westneat DF, Ritchison G. 2010. Extra-pair paternity in eastern bluebirds: effects of manipulated density and natural patterns of breeding synchrony. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64: 463-473.
- Thrall PH, Antonovics J, Bever JD. 1997. Sexual transmission of disease and host mating systems: within-season reproductive success. *The American Naturalist*. 149: 485-506.
- Tigreros N, Mowery MA, Lewis SM. 2014. Male mate choice favors more colorful females in the gift-giving cabbage butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 68: 1539-1547.
- Townsend AK, Clark AB, McGowan KJ. 2010. Direct Benefits and Genetic Costs of Extrapair Paternity for Female American Crows (*Corvus brachyrhynchos*). *The American Naturalist*. 175: E1-E9.

- Tryjanowski P, Hromada M. 2005. Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations? *Animal Behavior*. 69: 529-533.
- Tuttle EM, Pruett-Jones S, Webster MS. 1996. Cloacal protuberance and extreme sperm production in Australian fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 263: 1359-1365.
- Václav R, Hoi H. 2002. Importance of colony size and breeding synchrony on behaviour, reproductive success and paternity in house sparrows *Passer domesticus*. *Folia Zoology*. 51:35-48
- Václav R, Hoi H, Blomqvist D. 2003. Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology*. 14: 730-735.
- Valera F, Hoi H, Krištín A. 2003. Male shrikes punish unfaithful females. *Behavioral Ecology*. 14: 403-408.
- Van Schaik CP. & Kappeler PM. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 264: 1687-1694.
- Varian-Ramose CW, Lindsay WR, Karubian J, Webster MS. 2012. Female Red-Backed Fairy-Wrens (*Malurus Melanocephalus*) Do Not Appear to Pay a Cost For High Rates of Promiscuity. *The Auk*. 129: 529-536.
- Villarroel M., Bird D. M., Kuhnlein U. 1998. Copulatory behaviour and paternity in the American kestrel: the adaptive significance of frequent copulations. *Animal Behavior*. 56: 289-299.
- Wagner R. H. 1991. The use of extrapair copulations for mate appraisal by razorbills, *Alca torda*. *Behavioral Ecology*. 2: 198–203.
- Webster MS, Tarvin KA, Tuttle EM, Pruett-Jones S. 2007. Promiscuity drives sexual selection in socially monogamous birds. *Evolution*. 61: 2205-2211.

- Westneat DF. & Ian Stewart RK. 2003. Extra-Pair Paternity in Birds: Causes, Correlates, and Conflict. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34: 365-396.
- Wiggins DA, Morris RD. 1986. Parental care of the common tern *Sterna hirundo*. *Ibis*. 129: 533-540.
- Witte K. & Caspers B. 2006. Sexual Imprinting on a Novel Blue Ornament in Zebra Finches. *Behaviour*. 143: 969-991.
- Whittingham LA, Dunn PO. Robertson RJ. 1993. Confidence of paternity and male parental care: an experimental study in tree swallows. *Animal Behavior*. 46: 139-147.
- Whittingham LA, Lifjeld JT. 1995. High paternal investment in unrelated young: extra-pair paternity and male parental care in house martins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37:103-108.
- Wolff JO. & Macdonald DW. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 127-134.
- Yasui Y. & Garcia-Gonzalez F. 2016. Bet-hedging as a mechanism for the evolution of polyandry, revisited. *Evolution*. 70: 385-397.
- Yezerinac SM, Weatherhead PJ, Boag PT. 1995. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37: 179-188.
- Yuta T. & Koizumi I. 2016. Does nest predation risk affect the frequency of extra-pair paternity in a socially monogamous passerine? *Journal of Avian Biology*. 47: 153-158.