

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Pavol Kukla**

Aplikace Trivers-Willardovy hypotézy u lidí  
The application of Trivers-Willard hypothesis in humans

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: RNDr. Šárka Kaňková, Ph.D.

Praha, 2019

**PodĎakovanie:** Zo všetkých najviac by som rád poďakoval svojej školiteľke, RNDr. Šárke Kaňkovej, Ph.D., za vedenie práce, podporu, trpezlivosť a rady. Ďalej svojim priateľom, obecné za morálnu podporu a trpezlivosť, k tomu špeciálne, Bc. Ivanovi Loginovi, za diskusie a rady o predmete práce a za technickú záchranu v poslednej chvíli, Mgr. Monike Lezovej za pomoc s korektúrou anglického textu a Mgr. Hane Odokienko-Fodorovej PhD. za pomoc s korektúrou slovenského textu.

### **Prohlášení**

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

V Praze, 16.8.2019

Podpis:

Pavol Kukla

## **Abstrakt**

Práca sa zaoberá aplikáciami Trivers-Willardovej hypotézy u ľudí. Trivers-Willardova hypotéza je jedna z najcitovanejších hypotéz týkajúcich sa evolúcie pohlavného pomeru. Práca krátko zhrnuje výskum evolúcie pohlavného pomeru pred formuláciou tejto hypotézy. Ďalej definuje podmienky hypotézy, ako ju stanovili jej autori Robert Ludlow Trivers a Dan Edward Willard, zaoberá sa jej interpretáciou a platnosťou jej podmienok v ľudských populáciách. Následne predkladá prípady efektov vplývajúcich na ľudský pohlavný pomer a možnosti aplikácie hypotézy ako vysvetlenia týchto efektov. Zaoberá sa tiež aplikovaním tejto hypotézy v širšom evolučnom kontexte, takzvanej „zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy“. Ku konci sumarizuje kritiku platnosti hypotézy v ľudských populáciách.

**Kľúčové slová:** Trivers-Willardova hypotéza, človek, pohlavný pomer, evolúcia, dobrý stav, zovšeobecnená Trivers-Willardova hypotéza, rodičovská investícia

## **Abstract**

Thesis deals with the application of Trivers-Willard hypothesis on people. Trivers-Willard hypothesis is one of the most cited hypotheses connected with evolution of sex ratio. The thesis briefly summarizes research of the evolution of sex ratio from before the hypothesis was formed. Furthermore, it defines conditions of the hypothesis as defined by their authors Robert Ludlow Trivers and Dan Edward Willard, it deals with its interpretation and the validity of the conditions within human populations. It subsequently introduces cases of effects influencing human sex ratio and possibilities of the application of the hypothesis as an explanation of those effects. It also deals with application of this hypothesis in broader context of the evolution, so-called “generalized Trivers-Willard hypothesis “. Towards the end, it summarizes the criticism of the validity of the hypothesis in human population.

**Key words:** Trivers-Willard hypothesis, human, sex ratio, evolution, good condition, generalized Trivers-Willard hypothesis, parental investment

## Obsah

|   |    |
|---|----|
| 1. Úvod.....  | 1  |
| 2. Zhrnutie výskumu pohlavného pomeru u človeka pred Trivers-Willardovou hypotézou..... | 1  |
| 3. Pohlavný pomer u človeka.....  | 3  |
| 3.1. Určenie pohlavia u človeka.....  | 3  |
| 3.2 Primárny pohlavný pomer.....  | 3  |
| 3.3 Sekundárny pohlavný pomer.....  | 4  |
| 3.4 Ďalšie pohlavné pomery.....   | 4  |
| 4. Príčiny zmien pohlavného pomeru u človeka.....                                       | 5  |
| 4.1 Prekoncepčné zmeny.....   | 5  |
| 4.2 Postkoncepčné zmeny.....  | 6  |
| 5. Trivers-Willardova hypotéza.....   | 6  |
| 5.1 Definícia Trivers-Willardovej hypotézy.....   | 6  |
| 5.2 Predpoklady platnosti Trivers-Willardovej hypotézy u človeka.....                   | 9  |
| 5.3 Aplikácie Trivers-Willardovej hypotézy u človeka.....                               | 12 |
| 5.3.1 Trivers-Willardova hypotéza a socioekonomický status.....                         | 12 |
| 5.3.2 Trivers-Willardova hypotéza a zdravotný stav.....                                 | 16 |
| 5.3.3. Trivers-Willardova hypotéza a výživa.....  | 18 |
| 5.4. Zovšeobecnená Trivers-Willardova hypotéza.....                                     | 19 |
| 5.5. Kritika Trivers-Willardovej hypotézy.....  | 23 |
| 6. Záver.....   | 24 |
| 7. Použitá literatúra.....  | 26 |

## 1. Úvod

Otázkou pohlavného pomeru sa ľudstvo zaoberá už dlho. U zvierat a rastlín z ekonomických dôvodov od neolitickej revolúcie, v prípade ich samých máme otázku očakávania narodenia syna doloženú v najstaršej literatúre, až po dnešný deň, kedy otázka pohlavia potomka ostáva dôležitá ako pre jeho rodičov, tak pre spoločnosť ako celok.

Prvé vedecké teórie sa začali rodiť v 17. storočí vďaka záznamom obyvateľstva. Prvú z mnohých evolučných teórií týkajúcich sa pohlavného pomeru definoval Charles Darwin (Darwin 1871). Veľký odborný záujem, z viac než 2300 indexovaných citácií, vyvolala Trivers-Willardova hypotéza.

Trivers-Willardova hypotéza (Trivers a Willard 1973) je evolučný argument zaoberajúci sa adaptívnosťou zmien pohlavného pomeru. Rodičia by podľa nej mali byť schopní upraviť svoju rodičovskú investíciu podľa pohlavia potomka a pomocou toho zlepšiť svoj reprodukčný úspech.

Cieľom práce je stručne zhrnúť vývoj evolučných teórií o pohlavnom pomere, definovať pohlavné pomery u človeka a ich hodnoty, predstaviť hlavne proximálne mechanizmy jeho posunu, definovať podmienky platnosti Trivers-Willardovej hypotézy a poskytnúť literárny prehľad najdôležitejších výskumov týkajúcich sa jej. Práca si nedáva za cieľ vytvoriť systematický prehľad všetkých publikovaných výsledkov týkajúcich sa Trivers-Willardovej hypotézy u človeka. To je, kvôli takmer polstoročiu od zverejnenia hypotézy a neutíchajúceho publikačnému ohlasu, nad rámec rozsahu bakalárskej práce.

## 2. Výskum pohlavného pomeru pred Trivers-Willardovou hypotézou

Výskum pohlavného pomeru, v tej dobe najmä štatisticko-demografický, začína s rozvojom záznamov obyvateľstva v 17.-18. storočí. Medzi prvými sa ním zaoberali prirodzení teológovia John Arbuthnot a Johann Peter Süssmilch. Matematici Nicolas de Condorcet, Pierre-Simon Laplace, John Graunt a Siméon Denis Poisson. Agronómovia Charles Gilbert de Morel-Vindé a Charles Girou de Buzareingues, cenzori Joseph Fourier a Adolphe Quetelet alebo fyziológ Johann Daniel Hofacke (Brian a Jaisson 2007)

Z evolučného hľadiska sa o pohlavný pomer prvý zaujímal Charles Darwin. Vo svojej knihe „*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*“ (1871) si všimá približne rovnakého pohlavného pomeru u človeka a niektorých hospodárskych zvierat a možností, ako sa na ňom môže podieľať prirodzený výber. Tvrdí, že počet potomkov v generácii je konštantný, a v prípade prebytku jedného pohlavia páry produkujúcejšie vzácnejšie pohlavie prenesú svoje vlastnosti na viac

potomkov, a tým sa udržiava tendencia k vyrovnanému pohlavnému pomeru. V druhom vydaní (Darwin 1874) však túto časť vypustil a nahradil ju poznámkou, že je tento problém lepšie nechať na budúcnosť (Edwards 1998).

Prvý, kto sa zaoberal Darwinovým argumentom bol Carl Düsing z univerzity v Jene, matematicky ho formuloval vo svojej dizertácii v roku 1884. Taliansky štatistik Corrado Gini naopak tomuto argumentu oponuje a tvrdí, že prirodzený výber nemôže ovplyvniť pohlavný pomer (Edwards 1998; 2000).

V roku 1930 Fisher vo svojej knihe „*The Genetical Theory of Natural Selection*“ (Fisher 1930) uvádza, že rodičovská investícia do pohlaví je rovnaká, vychovať potomka oboch pohlaví je rovnako náročné a vzácnejšie pohlavie je zvýhodnené, pomocou čoho je udržiavaný pohlavný pomer 1:1. Aj keď vychádza z prechádzajúcich argumentov Darwina, Düsinga a Giniho je mu tento argument pripisovaný a obecné známy ako „Fisherov princíp rovnej investície“ (Edwards 1998). V roku 1953 sa Shaw a Mohler (1953) pokúsili Fisherov argument formalizovať a vytvorili podľa neho genetický model, ktorý je podobný Düsingovmu (Edwards 1998). Fisherov princíp bol neskôr, s rozvojom teórie hier v evolučnej biológii, považovaný za klasický príklad evolučne stabilnej stratégie (Smith a Price 1973), teda stratégie, ktorá keď sa zafixuje, prirodzený výber zabráni rozšíreniu alternatívnych stratégií.

V roku 1967 Hamilton prichádza s princípom lokálnej súťaže v párení. V niektorých druhoch chalcidiiek (*Chalcidoidea*), ktoré kladú svoje vajíčka do fíg, sú samci bezkrídli a umierajú po spárení, musia sa teda páriť so svojimi sestrami, prirodzený výber preto uprednostňuje samice, ktoré produkujú viac dcér, pri vyrovnanom pomere by sa časť ich potomstva nemala s kým spáriť (Hamilton 1967). Z toho vychádzajú ďalšie princípy. Lokálna súťaž o zdroje ukazuje situáciu u kombi veľkej (*Otolemur crassicaudatus*), ktorá vykazuje pohlavný pomer posunutý k samcom. Samci totiž ostávajú u matky kratšie a rozchádzajú sa na väčšiu vzdialenosť, zatiaľ čo samice zostávajú a zápasia so svojou matkou o zdroje (Clark 1978). Princíp lokálneho navýšenia zdrojov (McNutt a Silk 2008) ukazuje stav, v ktorom súrodenci nesúperia, ale naopak si pomáhajú. U psov hyenovitých (*Lycaon pictus*) samci ostávajú pri svorke dlhšie a pomáhajú svojej matke s výchovou, ako sa dá predpokladať, je u nich pohlavný pomer posunutý k samcom. Všetky tieto princípy spája to, že v prípade výrazného súperenia alebo kooperácie príbuzných jedincov sa pomer odlišuje od Fisherovského (Fisher 1930).

Trivers-Willardovou hypotézou z roku 1973 sa bude zaoberať hlavná časť tejto práce.

### 3. Pohlavný pomer u človeka

#### 3.1 Určenie pohlavia u človeka

Pohlavie je u človeka určené, ako u iných placentovcoch (*Placentalia*), geneticky, systémom pohlavných chromozómov XX/XY, v ktorom samčie pohlavie je heterogametické a samičie homogametické. U človeka na gonozóme Y nachádza gén SRY, ktorý spúšťa determináciu samčieho pohlavia, pokiaľ sa u jedinca gén SRY nenachádza alebo je poškodený, vznikne u jedinca samičie pohlavie (Sinclair et al. 1990).

Napriek tomu, že u človeka je pohlavie výhradne určené geneticky, ukazuje sa, že environmentálne a genetické určenie pohlavia je evolučné kontinuum. Embryo musí v určitom čase prekročiť určitú prahovú hodnotu, aby sa vyvíjalo ako samec, inak sa vyvíja ako samica. Pohlavné chromozómy nesú rastové faktory pomáhajúce prekonať túto hranicu, preto sa u skupín, kde je výhodná väčšia veľkosť samice, vyvinuli heterogametické samice (systém ZW/ZZ) a naopak u skupín, kde je výhodná väčšia veľkosť samca, heterogametický samci (systém XX/XY). U druhov, ktoré kompletne prešli ku genetickej determinácii sú embryá pod prahovou hodnotou terminované, to môže vysvetľovať časť zmien pohlavného pomeru u človeka, rovnako ako väčšie nároky na udržanie samčích embryí (De Looze a Kraak 1992).

#### 3.2 Primárny pohlavný pomer

Primárny pohlavný pomer, označovaný aj ako pohlavný pomer pri počatí, určuje pomer medzi samčími (XY) a samičiami (XX) zygotami pri fertilizácii. Na základe segregácie, ale aj charakteru mitózy, sa teoreticky dá očakávať pomer 1:1. Skutočné údaje o primárnom pohlavnom pomere však nevieme zistiť. Primárny pohlavný pomer teda musí byť štatisticky predikovaný z nepriamych údajov. Tieto údaje však majú svoje obmedzenia, môžu byť nepresné alebo podliehať skresleniu rozličnou pohlavnou mortalitou v čase.

Dlho sa prevažne predpokladalo, že primárny pohlavný pomer je výrazne vychýlený v prospech samcov, u niektorých prípadov je uvádzaný pomer od 110:100 až po 170:100 (McMillen 1979; Degenhardt et al. 1980). Vzhľadom na povahu dostupných dát o primárnom pohlavnom pomere sa však staršie štúdie často stretávali s metodickými problémami a chýbal dostatočný základ pre ich závery.

Zatiaľ najväčšia recentná štúdia, ktorá sa zaoberala vývojom pohlavného pomeru od počatia k pôrodu s využitím veľkého množstva dostupných dát z 3-6 dňových embryí z IVF, umelých potratov, amniocentézy, choriových klkov, úmrtí plodov a narodených detí, dospela k záveru, že primárny

pohlavný pomer sa neodlišuje od očakávaného mendelistického pomeru 1:1 aj keď sa v rôznych fázach tehotenstva mení, pričom o niečo vyššou celkovou samičou mortalitou dospeje k sekundárnemu pohlavnému pomeru vychýlenému mierne v prospech samcov (Orzack et al. 2015).

### 3.3 Sekundárny pohlavný pomer

Sekundárny pohlavný pomer, označovaný aj pohlavný pomer pri narodení, vyjadruje pomer pohlaví živo narodených detí. U človeka je v ňom dlhodobo pozorovaný vyšší pomer v prospech chlapcov. Prvý ho pozoroval v 17. storočí John Graunt, ktorý stanovil na základe údajov o krstoch druhotný pohlavný pomer v Londýne na 106,8:100 a v mestečku Romsey, v Hampshire, na 105,6:100. John Arbuthnott neskôr na tých istých dátach ukázal, že rozdiel je štatisticky signifikantný (Campbell 2001). V súčasnosti je celosvetovo sekundárny pohlavný pomer dlhodobo pozorovaný v rozpätí 105-107:100. V roku 2018 to celosvetovo bolo 107:100, aj keď sú známe lokálne odchýlky (Central Intelligence Agency 2018). V Česku sa v rokoch 2005-2015 pohyboval v rozmedzí 104-107:100 (Český statistický úrad 2016), v roku 2017 bol 105,27:100 (Český statistický úrad 2018).

### 3.4 Ďalšie pohlavné pomery

Terciárny pohlavný pomer, nazývaný aj pohlavný pomer pri pohlavnej dospelosti, je pomer na konci rodičovskej investície a začiatku pohlavnej dospelosti. Populačné údaje sú dostupné podobne dobre, ako pri druhotnom pohlavnom pomere. Definície sa líšia, ale najčastejšie sa uvádza u dievčat v 15 rokoch a chlapcov 20 rokoch (Anderson a Crawford 1993), aj keď plodnosť nastupuje skôr (Stein a Reiser 1994; Morabia et al. 1998). Celosvetovo sa pohlavný pomer medzi 15-24 rokmi neodlišuje od svetového priemeru sekundárneho pohlavného pomeru. Ale v krajinách, ktorých je vysoká detská úmrtnosť, je možné pozorovať posun terciárneho pomeru v prospech dievčat (Central Intelligence Agency 2018).

Niektorí autori definujú aj kvartérny pohlavný pomer, nazývaný aj pohlavný pomer po ukončení reprodukcie. U mužov a žien nastáva koniec reprodukcie v rôznom veku. U žien končí menopauzou, vo väčšine prípadov medzi 49-52 rokom života (Morabia et al. 1998). U mužov nenastáva jasný medzník v plodnosti, ale napriek tomu vekom výrazne klesá (Hassan a Killick 2003). V tomto pomere je už celosvetovo pozorovateľný pokles spôsobený vyššou mužskou mortalitou počas života, v roku 2017 bol vo vekovej kohorte nad 65 rokov celosvetovo 81/100, najvyšší je pokles v Rusku, kde dosahuje len 46/100 (Central Intelligence Agency 2018).



Evolučná biológia pracuje s pojmom „Operačný pohlavný pomer“ (Emlen 1976), ktorý vyjadruje pomer samcov a samíc v danej populácii pripravených k páreniu. Na rozdiel od primárneho, sekundárneho, terciárneho a kvartérneho, ktoré sú viac demografickými vyjadreniami, sa operačný pohlavný pomer snaží vyjadriť pomer časti populácie reálne sa podieľajúcej na pohlavnom výbere.

#### **4. Príčiny zmien pohlavného pomeru u človeka**

Napriek tomu, že celkovo je primárny aj sekundárny pohlavný pomer vyvážený, čo zodpovedá ekvivalentnej investícii do oboch pohlaví ako predikoval Fisher (Fisher 1930), sú známe prípady odklonu od rovnováhy. Príčiny zmien pomeru pohlaví môžu byť vysvetľované fyziologickými mechanizmami, vtedy hovoríme o takzvaných proximálnych príčinách. Z pohľadu evolučnej biológie zmeny v prospech jedného či druhého pohlavia vysvetľujú ultimátne príčiny. Tieto dva typy príčin sa navzájom nevylučujú (Mayr 1961). Faktory a základné proximálne mechanizmy súvisiace s hlavnou témou tejto práce budú stručne zhrnuté ďalej. Evolučným mechanizmom týchto zmien sa bude venovať hlavná časť tejto práce.

##### **4.1 Prekonceptné zmeny pohlavného pomeru**

Pohlavný pomer u človeka môže byť upravený pri počatí (primárny), rozdielnou úspešnosťou X a Y spermii, alebo po počatí do narodenia (sekundárny) pohlavne selektívnou mortalitou embryí a plodov. Niektoré zmeny sekundárneho pomeru sa nedajú vysvetliť výlučne pohlavne selektívnou mortalitou a posun musí existovať už na úrovni primárneho pomeru (James a Grech 2017).

Napriek tomu, že spermie X a Y sú produkované v rovnakom množstve, ich mortalita, a teda aj množstvo v ejakuláte, sa môže líšiť. Muži, ktorí majú len dcéry vykazujú v ejakuláte 67,9% X spermii, zatiaľ čo kontrolná vzorka mužov, ktorí majú dcéry aj synov ukazuje 50,7% X spermii (Bibbins et al. 1988) tiež sa ukazuje že sexuálna abstinencia znižuje počet Y spermii v ejakuláte (Schwinger et al. 1976; Hilsenrath et al. 1997)

Hypotézy ukazujú na rozdiel úspešnosti X a Y spermii pri oplodnení. James (1980) tvrdí, že oplodnenia bližšie k ovulácii, kedy hodnoty luteinizačného hormónu dosahujú vrchol, majú nižší pohlavný pomer, zatiaľ čo oplodnenia v skorej a neskorej časti plodného obdobia, kedy sú hladiny luteinizačného hormónu nižšie, majú vyšší pohlavný pomer, teda funkcia pohlavného pomeru v priebehu cyklu má tvar „U“. Druhá hypotéza hovorí o väčšej mortalite Y spermii v cervikálnom hliene, 2 dni pred ovuláciou je prípustnosť vyššia, následne sa znižuje a po ovulácii zase rastie (Roberts 1978). Asynchrónna hypotéza zase kombinuje predpokladaný „U“ tvar oplodnenia

v závislosti na čase v ovulačnom cykle a rozdiel v rýchlosti implantácii blastocýst na základe pohlavia, kde šanca na prežitie blastocýst je ovplyvnená pripravenosťou sliznice maternice (Krackow 1995).

## 4.2 Postkoncepčné zmeny

Za hlavnú príčinu pohlavne selektívnej mortality počas tehotenstva sa považuje stres. Je to pozorované pri vonkajších faktoroch spôsobujúcich stres ako teroristické útoky (Bruckner et al. 2010; Catalano et al. 2006), prírodné katastrofy (Catalano et al. 2013), významné politické udalosti (Grech 2015c) alebo ekonomická kríza (Grech 2015b). Tiež ale stresujúceho životného štýlu matky, ako ťažké životné podmienky pred tehotenstvom (Hansen et al. 1999), dlhé dochádzanie za prácou (Mazumder a Seeskin 2015), samo hlásený stres v skorom tehotenstve (Obel et al. 2007), alebo náboženský pôst v skorej fáze tehotenstva (Almond a Mazumder 2011). Vo všetkých týchto prípadoch sa za proximálnu príčinu týchto zmien pokladá Jamesova (2004) „Teória hormonálnej terminácie“, podľa ktorej pohlavný pomer koreluje s pomerom materského testosterónu, estrogénu, gonadotropínu a progesterónu.

Významným fyziologickým faktorom ovplyvňujúcim pohlavný pomer je hladina glukózy pred implantáciou a v ranej fáze tehotenstva. Matky s vyššou hladinou glukózy, ktorá zlepšuje vývin samčích blastocýst a naopak zhoršuje samičích, rodia viac synov (Cameron 2004; Cameron et al. 2008). Hladina glukózy môže mať súvis aj s už spomínaným stresom a zdravotným stavom. Matky trpiace tehotenskou cukrovkou, teda zvýšenú hladinu glukózy získali počas tehotenstva, rodia viac synov. Matky s cukrovkou pred tehotenstvom rodia menej synov, zrejme ako následok dlhodobého pôsobenia choroby na organizmus (Ehrlich et al. 2012).

## 5. Trivers-Willardova hypotéza

### 5.1. Definícia Trivers-Willardovej hypotézy

Významný predel v skúmaní evolúcie pohlavného pomeru u človeka bola štúdia „Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring“ publikovaná v roku 1973, Robertom Ludlowom Triversom a Danom Edwardom Willardom. Dnes obecná známa ako „Trivers-Willardova hypotéza“. Willard bol v roku 1970 študentom matematiky na Harvarde a navštevoval prednášku o správaní primátov, na ktorej prednášal tiež Trivers. Na prednáške sa okrem iného dozvedel, že ženy majú sklon k hypergamii a socioekonomický status rodičov ho určuje u detí. Na základe toho prišiel s argumentom, že pre rodičov s vyšším socioekonomickým statusom by bolo vhodnejšie mať viac synov, aby využili sklon žien k hypergamii, a komplementárne pre rodičov s nízkym

socioekonomickým statusom viac dcér, aby zvýšili šancu, že sa vydajú. Argument bol Willardov, ale ten na ňom napriek Triversovým výzvam ďalej nepracoval. V texte, ktorý vypracoval na základe argumentu sám, Willarda uviedol ako spoluautora štúdie, sa snaží argument formalizovať dostupnými dátami a zovšeobecniť z človeka na čo najširšiu škálu cicavcov (*Mammalia*). Komentáre Ernsta Mayra k rukopisu ho nasmerovali od postkoncepčnej úpravy pomeru, ku ktorej mal viac vhodných dát, k prekoncepčnej, ktorá by bola z hľadiska investície výhodnejšia (Trivers 2002; 2015; Trivers a Willard 1973).

Trivers a Willard v štúdiu hovoria nasledovné. Fisher (Fisher 1930) a iní uvádzajú, že v prípade, ak je rodičovská investícia, generalizovaná ako súhrn všetkých rodičovských výdajov, ktoré slúžia v prospechu potomka (Trivers 1972), do priemerného syna a dcéry rovnaká, prirodzený výber bude udržiavať pohlavný pomer na 1:1 a zakročí proti akejkoľvek odchýlke. Napriek tomu sa ukazuje, že pri presne definovaných podmienkach prirodzený výber uprednostňuje systematické odchýlky od 1:1, a tieto odchýlky majú tendenciu sa v lokálnych populáciách vyvažovať.

Stav dospelých jedincov v populácii sa líšia v intervale od dobrého po zlý (vyjadrené v zdraví, váhe, sile alebo sociálnom postavení), pričom sme schopní určiť priemerný stav. Prirodzený výber by mal uprednostňovať nasledovnú reprodukčnú stratégiu, čím sa viac podmienky, v ktorých sa jedinec nachádza, líšia od populačného priemeru, tým viac sa má odlišovať od priemeru pohlavný pomer mláďat, ktoré produkuje.

Tento model stojí na troch hlavných predpokladoch. Prvý, stav potomka na konci rodičovskej investície musí korelovať so stavom matky počas rodičovskej investície, čo sa zdá, že platí u mnohých cicavcov s malými vrhmi, občas aj u tých s veľkými a variabilnými vrhmi. Druhý, stav mláďat na konci obdobia rodičovskej investície pretrvávajú do dospelosti. Ukazuje to napríklad na hospodárskych zvieratách, potkanoch alebo ľudských dvojčatách. Tretí, rozdiely v stave dospelých jedincov budú mať väčší dopad na reprodukčný úspech u samcov než u samíc.

Predpokladá, že sekundárny pohlavný pomer je u cicavcov vyjadrením tendencie investovať do jedného pohlavia viac ako do druhého. Nepriaznivé podmienky v dobe počatia a počas tehotenstva môžu ovplyvňovať pohlavný pomer v prospech samíc a prirodzené variácie v pohlavnom pomere môžu byť vysoké. Gény pre vysoký pohlavný pomer sa nemôžu akumulovať u samíc v dobrom stave, a pre nízky u samíc v zlom stave, pretože tie v dobrom stave by ich premnožili, prírodný výber musí uprednostniť gény, ktoré upravujú pohlavný pomer podľa stavu samice počas času rodičovskej investície. U cicavcov, kde pohlavie určujú samci, môžu samice ovplyvňovať pohlavný pomer počas rodičovskej investície. Prirodzený výber bude uprednostňovať samice, ktoré budú schopné ovplyvňovať pomer počas celej doby rodičovskej investície, oproti samiciam schopným ho ovplyvniť len na začiatku. Pozorované rozdiely v samčej mortalite musia byť u cicavcov adaptívne, iné modely zlyhávajú v ich vysvetlení.

U ľudí použitie tohto modelu komplikuje tendencia mužov investovať do starostlivosti o potomkov, ktorá znižuje rozptyl v reprodukčnom úspechu a príbuzenské interakcie medzi dospelými. Model u človeka môže platiť, ak muž s vysokým socioekonomickým statusom prekoná svoju sestru v reprodukčnom úspechu a u žien práve naopak.

Trivers a Willard teda sumarizujú: „Ak je model správny, prirodzený výber zvýhodní odchýlky od 50/50 investície do pohlaví, skôr ako odchýlky v pohlavnom pomere ako takom. U druhov s dlhou dobou rodičovskej investície po narodení mláďaťa, môžeme očakávať odchýlky v rodičovskom správaní k jednotlivým pohlaviam, vzhľadom na stav, v ktorom sa rodič nachádza, rodič v lepšom stave by mal vykázať odchýlku smerom k samčím potomkom“.

Z toho vyplýva, že pôvodná Trivers-Willardova hypotéza je otvorený evolučný argument ponúkajúci len ultimátne príčiny zmeny pohlavného pomeru. Argument je čisto verbálny a jeho ústredným pojmom je stav jedincov. Stav matky počas rodičovskej investície, stav potomkov na konci rodičovskej investície a jej prejav na reprodukčnom úspechu. Aj keď je pojem „dobrý stav“ podoprený príkladmi, nikde nie je presne definovaný. To má za následok značnú nesúrodosť. To čo je dobrý stav sa môže v rozličných životných históriách značne líšiť. Rovnako sa rôzni autori zameriavajú na rôzne aspekty pri hľadaní „Trivers-Willardovho efektu“. Niektorí sa zameriavajú na fyziologickú definíciu, iní na behaviorálnu. Jedni sa zameriavajú na skúmanie primárneho, sekundárneho alebo terciárneho pohlavného pomeru, druhí na rozdielnosť rodičovskej investície podľa pohlavia, čo môže byť dôvodom rozdielnych výsledkov.

Trivers-Willardova hypotéza svojím novátorským prístupom k otázke evolúcie pohlavného pomeru a svojou otvorenosťou, vyvolala za takmer polstoročie od svojej publikácie značný ohlas, z viac než dvetisíc indexovanými citáciami v odbornej literatúre. Pôvodný argument bol zameraný na ľudí, a v článku sa ho Trivers pokúsil generalizovať na cicavce (*Mammalia*) pri čom ako príklad používa soby (*Rangifer*). Ukazuje to na prípade teoretickej samice. Tá vďaka dobrému stavu, v ktorom sa nachádza, prevýši ostatné samice v množstve rodičovskej investície, ktorú poskytne mláďaťu. To vďaka tomu bude zdravšie, silnejšie a väčšie ako ostatné mláďatá. Sobí samci vyrastajúci v týchto podmienkach budú schopnejší vylúčiť iných, horších samcov, z rozmnožovania, spáriť sa s viac samicami a postarať sa svojej matke o viac vnúchat, a tým zvýšiť jej celkový reprodukčný úspech. Samice vyrastajúce v dobrých podmienkach nemajú na svoj fitness zďaleka tak silný vplyv v porovnaní so samcami. Slabá samica investujúca do dcér, bude mať vyšší reprodukčný úspech, ako keby investovala do samcov, ktorí by sa nemuseli vôbec rozmnožiť, pretože by boli vytlačení silnejšími jedincami, potomkami silných samíc.

Prvý, kto tento teoretický predpoklad potvrdil na skutočnej populácii boli Clutton-Brock et al. (1984), ktorí sledovali populáciu jeleňa európskeho (*Cervus elaphus*) na ostrove Rùm v Vnútorých Hebridách počas rokov 1971-1983. Najdominantnejšie lane mali v potomstve signifikantne viac

samcov (60,6%), zatiaľ čo pomer potomstva stredne a málo dominantných laní sa významne neodlišoval od priemeru. Naopak u veku matky, počte predchádzajúcich tehotenstiev, ani veľkosti teritória sa nenašiel vplyv na pohlavný pomer. Poradie dominance laní bolo určené podľa toho, koľko ostatných laní starších ako rok sa pri kontakte s nimi chovalo ohrozené alebo sa stiahlo a následne boli rozdelené na tri rovnako veľké skupiny podľa dominance. Dominantné lane skôr presrštovali a počali, čo svedčí o lepšom stave ich tela. Dominancia laní rovnako korelovala s veľkosťou tela a dominanciou ich matky. U synov sa prejavili rozdiely v reprodukčnom úspechu vzhľadom na dominanciu ich matky a rozdiely pretrvávali počas celého života. U dcér sa tieto rozdiely neprejavovali.

Po nich bola hypotéza uplatnená na mnoho iných druhov, nielen cicavcov (*Mammalia*). Intenzívny výskum nevynechal primátov (Boesch 1997). Mimo placentovcov (*Placentalia*), napríklad u vačice oposum (*Didelphis marsupialis*) (Austad a Sunquist 1986). U vtákov (*Aves*), kde samica môže priamo ovplyvňovať rodičovskú investíciu určením pohlavia alebo veľkosti vajca (Anderson et al. 1997), boli pozorované výsledky v súlade s Trivers-Willardovou hypotézou. Napríklad u amerických poštoliek pestrých (*Falco sparverius paulus*) (Smallwood a Smallwood 1998), kukučky obecnej (*Cuculus canorus*) (Fossøy et al. 2012), alebo vtákov žijúcich v prostredí kontaminovanom ortuťou (Bouland et al. 2012). U parazitoidného hmyzu sa zase hypotéza dočkala aplikácie v súvislosti s veľkosťou hostiteľa, a teda množstvom živín, ktoré môže poskytnúť (Charnov et al. 1981). Menej tradičným je uplatnenie u rastlín (*Plantae*), kde u špenátu (*Spinacia oleracea*) veľké semená rodili viac samcov a malé semená viac samíc (Freeman et al. 1994). Kanazawa (Kanazawa 2005), sa zase pokúsil generalizovať Trivers-Willardovu hypotézu v širšom evolučnom kontexte.

## 5.2 Predpoklady platnosti Trivers-Willardovej hypotézy u človeka

Prvý predpoklad, ktorý Trivers a Willard (Trivers a Willard 1973) uvádzajú je že, stav matky počas rodičovskej investície súvisí so stavom potomka na jej konci. Tam odkazuje na pozorovania v peruánskych horských populáciách. Druhý je, že rozdiely v stave potomkov na konci rodičovskej investície by mali pretrvať do dospelosti. Na tomto mieste odkazuje na rozdiely vo vývoji u dvojčiat.

Tieto dve podmienky u človeka súvisia. Matka je na základe stavu poskytnúť rôznu kvalitu rodičovskej investície, a ak sú na ňu potomkovia citliví mali by sa medzi jedincami prejať rozdiely. A v prípade, že tieto rozdiely pretrvávajú do dospelosti, mali by sa prejať v miere reprodukčného úspechu. Keby ľudia neboli citliví k rodičovskej investícii nevznikol by evolučný tlak na jej extrémnu dĺžku a nákladnosť (Trivers 1972).

Rovnako nie je dôvod nepredpokladať, že rozdiely na jej konci nepretrvávajú do dospelosti. Trivers a Willard poukazujú na možnosť kompenzačného rastu, ktorá by mohla zmenšiť rozdiely v

dospelosti. Ten bol u človeka skúmaný u detí s anorexiou, kde v prípade liečby nastalo obnovenie rastového potenciálu aj zvrátenie hypogonádizmu. Zaujímavé je, že miera kompenzácie bola u dievčat vyššia ako u chlapcov (Pfeiffer et al. 1986; Prabhakaran et al. 2008). Tu však išlo o špeciálne podmienky aktívnej kompenzácie, ktorá nemusí v rôznych životných situáciách nastať. Rovnako experimentálne modely na zebričkách pestrých (*Taeniopygia guttata*), v ktorých bol kompenzačný rast vyvolaný, ukazovali do dospelosti pretrvávajúce kognitívne problémy (Fisher et al. 2006). Rovnako analýza 200 rokov islandských genealogických záznamov ukázala pozitívnu súvislosť medzi mierou rodičovskej investície do potomka a celoživotným reprodukčným úspechom (Lynch a Lynch 2017). Na základe týchto faktov sa dá usudzovať, že tieto predpoklady Trivers-Willardovej hypotézy sú naplnené.

Tretím predpokladom je, že u dospelých jedincov budú z lepšieho stavu viac profitovať samci ako samice. Teda budú môcť na základe toho dosiahnuť väčší reprodukčný úspech. Batemanov princíp (Bateman 1948), na ktorý odkazuje aj Trivers a Willard, hovorí že kvôli rozdielne veľkej investícii do mikrogamét a makrogamét je väčšia variabilita v reprodukčnom úspechu u mužov. To je zreteľné aj na extrémnych prípadoch. Druhá manželka ruského sedliaka Fjodora Vasiljeva, neznámeho mena, z Ivanovskej oblasti, medzi rokmi 1725 až 1765 porodila 69 detí, z čoho 16 dvojčiat, 7 trojčiat a 4 štvorčatá, a je ženou s najvyšším zaznamenaným počtom detí v známej histórii (Guinness World Records 2017). Zato muž s najväčším počtom detí, Mulaj Ismail Ibn Sharif, Marocký sultán žijúci v rokoch 1645-1727, splodil za svoj život s háreмом, viac než 500 žien, do roku 1703 minimálne 868 uznaných detí, z čoho 525 synov a 343 dcér. Celkovo sa počet jeho detí vyšplhal zrejme až k 1171 (Oberzaucher a Grammer 2014). To ukazuje, že aj v prístupe k relatívne neobmedzeným zdrojom bude reprodukčný úspech dcér podstatne nižší. V západných krajinách celková miera plodnosti žien prevyšuje plodnosť mužov, v krajinách kde pretrváva polygýnia naopak muži výrazne prevyšujú plodnosťou žien. Vo všeobecnosti ostáva viac mužov ako žien bezdetných (Ratcliffe et al. 2000; Martinez et al. 2012; Dudel a Klüsener 2016; Schoumaker 2017). Z tohto je možné predpokladať aj naplnenie tejto podmienky pre platnosť Trivers-Willardovej hypotézy u človeka.

Ďalšia podmienka, ktorou sa Trivers a Willard zaoberajú, je rodičovská investícia samcov u človeka. Uvádza že investícia, ktorú muži do potomstva vynaložia, znižuje rozdiely v reprodukčnom úspechu podľa pohlavia, a že pre platnosť hypotézy u človeka by mal muž s vyšším ekonomickým statusom premnožiť svoju sestru a naopak. U človeka je rodičovská investícia značná u oboch pohlaví. V prípade že je by otcovia do potomkov v priemere investovali rovnako veľa ako matky nemohla byť Byť Trivers-Willardova hypotéza u človeka platná, pretože by matka nemohla zväčšiť svoj reprodukčný úspech úpravou pohlavného pomeru. Miera rodičovskej investície u mužov je však silne variabilná a často úplne absentuje (Marlowe 2000). Aj táto podmienka teda u človeka môže platiť.

S tým súvisí aj otázka na koľko sú muži v súlade z Trivers-Willardovou hypotézou schopní ovplyvniť pohlavný pomer. Možnosti mužov ovplyvniť pohlavný pomer sú oproti ženám značne obmedzené. Vyššie sme ukázali abnormálne pomery spermií u niektorých mužov (Schwinger et al. 1976; Hilsenrath et al. 1997). Rovnako môžu ovplyvniť koitálnu frekvenciu. Vyššia koitálna frekvencia je spojovaná z vyšším pohlavným pomerom (James 1995). Proximátne príčiny, ktoré za to môžu byť zodpovedné sme tiež uviedli vyššie (Roberts 1978; James 1980; Krackow 1995). Postnatálne by ho mohli upravovať infanticídou. Tej sa však výrazne viac dopúšťajú matky, dokonca má tradične povest „ženskej kriminality“ (Hatters Friedman a Resnick 2007; Liem a Koenraadt 2008). Rovnako neprítomnosť otcov má len malý efekt na mieru prežitia potomkov (Sear a Mace 2008). Môžu však ovplyvňovať pohlavný pomer nepriamo zlepšením stavu matky, tým že jej poskytnú prístup k zdrojom, postaveniu alebo starostlivosť o potomkov. Bol zistený zvýšený pohlavný pomer u žien vysoko postavených a bohatých mužov (Betzig a Weber 1995; Cameron a Dalerum 2009).

Centrálным pojmom Trivers-Willardovej hypotézy je „matka v dobrom stave“, ktorá by vďaka nemu mala mať možnosť investovať viac do potomkov, a tým zlepšiť ich reprodukčný úspech. Trivers a Willard definujú tento pojem relatívne, ako poradie matiek v danej populácii v nejakom parametri, ktorý by mal mať vplyv na rodičovskú investíciu. Pričom samice v dobrom stave sú v ňom lepšie ako priemer a v zlom stave horšie ako priemer. Na príklade populácie sobov uvádza ako ukazovateľ dobrého stavu váhu, ktorá by sa mala prejavovať silnejšími, väčšími a zdravšími mláďatami. U ľudí považuje za možný ukazovateľ dobrého stavu poradie v socioekonomickom statuse. To, čo je dobrý stav je však definované značne široko a z povahy hypotézy môže byť ukazovateľom dobrého stavu matky akýkoľvek faktor zlepšujúci možnosti rodičovskej investície, prípadne zlepšujúci u potomkov vlastnosti súvisiace s reprodukčným úspechom. Vzhľadom na to sa štúdie zamerané na Trivers-Willardovou hypotézu zaoberajú širokou škálou možných ukazovateľov dobrého stavu matky. Medzi najčastejšie patrí socioekonomický status (Cameron a Dalerum 2009), zdravotný stav (Dama et al. 2016), výživa (Mathews et al. 2008), veľkosť (Kanazawa 2005). Problémom môže byť to, že cena ktorú musí matka do životaschopného potomka investovať je absolútna. Preto vzhľadom na vyššiu náročnosť na rast (De Looze a Kraak 1992) a udržanie (James 2015) samčích embryí nemusí byť relatívne dobrý stav matky dostatočný aby sa u nej prejavil Trivers-Willardov efekt, prípadne ho môžeme len pozorovať na opačnom konci škály u zvýšeného množstva dcér.

## 5.3 Aplikácie Trivers-Willardovej hypotézy u človeka

### 5.3.1 Trivers-Willardova hypotéza a socioekonomický status

Tradične sa výskum Trivers-Willardovej hypotézy u človeka zaoberá socioekonomickým statusom, ktorý by mal byť indikátorom v stave matiek. Výsledky v súlade sú pozorované v populáciách, ktoré neprešli demografickým prechodom, ako historické populácie, sociálne vylúčené skupiny alebo krajiny, kde zatiaľ neprebehla kvôli ekonomickým okolnostiam. V súčasných západných populáciách sú výsledky vzhľadom na socioekonomický status menej jednoznačné, ale výskum sa zaoberá napríklad najvyššími vrstvami spoločnosti.

Medzi prvými sa štúdiom Trivers-Willardovej hypotézy a socioekonomického statusu u historických populácií zaoberal Boone (1986). Skúmal dve storočia genealogických záznamov vysokej šľachty v Portugalskom kráľovstve medzi rokmi 1380-1580, obdobia nástupu absolutistického štátu a silne stratifikovanej a patrilineárnej spoločnosti. Celkovo sa jednalo o záznamy 3700 jedincov z 25 rôznych domov, ich pohlavia, príbuzenstva, sociálneho postavenia a okolností smrti. Celkový pohlavný pomer bol mierne zvýšený v prospech synov, 112:100. Príslušníkov šľachty rozdelil do štyroch kategórií podľa postavenia, 1. kráľovská rodina a vysoká šľachta, 2. kráľovskí úradníci, 3. nižšia šľachta a 4. armádni dôstojníci. U najvyššej šľachty mali muži signifikantne viac potomkov ako ich sestry, a u najnižšej mali naopak ženy signifikantne viac potomkov než ich bratia. U žien s nižším postavením zároveň bola väčšia šanca, že nájdu partnera a budú mať deti. U mužov s postavením negatívne korelovala šanca, že budú poslaní do armády, u žien s postavením pozitívne korelovala šanca, že budú poslané do kláštora. Zároveň aj v prípade armády aj kláštora stúpala šanca s tým, koľké dieťa v poradí boli. Oba tieto scenáre jedincov efektívne vylúčili z reprodukcie a umožnili ich rodičom zvýšiť investíciu do ostatných potomkov. Pozorované zistenia ukazujú na tendenciu vysokej šľachty investovať prednostne do synov a nízkej do dcér.

V celospoločenskej miere sa touto otázkou zaoberali Volland et al. (1997). Testovali záznamy s farských matrík v šiestich Nemeckých regiónoch v 18. a 19. storočí. Štyri z toho vo Východnom Frízsku, jeden v Šlezvicko-Holštajnsku a jeden v Sasku-Anhaltsku. Geografia a úrodnosť v týchto lokalitách sa značne líšia, cez geesty, močiare, slatiniská až po podhorie. Rovnako sa líšili aj ekonomicky, zatiaľ čo vo Východnom Frízsku nastupovala trhová ekonomika o čosi skôr ako vo zvyšku krajiny, Šlezvicko-Holštajnsko naopak bolo stále silne feudálne. Napriek rozdielom obyvateľstvo všetkých týchto regiónov bolo prevažne sedliacke. Záznamy neobsahovali údaje o majetku, ale obsahovali povolanie, čestné funkcie a udelené privilégia, na základe ktorých boli rozdelení na nižšiu a vyššiu triedu. Autori sledovali pomer medzi novorodeneckou mortalitou dcér a synov v oboch triedach, a následne vypočítali „Index Trivers-Willardovho efektu“ ako rozdiel pomeru mortalít



u vyššej a nižšej triedy. Výsledky zo všetkých sledovaných lokalít v celom časovom období ukazujú viac prežívajúcich synov u vyššej triedy. Tento efekt vo všetkých lokalitách až na Šlezvicko-Holštajnsko, kde to vysvetľujú iným ekonomickým modelom, rástol s rastúcim populačným rastom.

Štúdie súčasných populácií umožňujú sledovanie viacerých ukazovateľov investície ako je prostá mortalita. Bereczkei a Dunbar (1997) zaoberali Rómami v Maďarsku, kde tvoria významnú menšinu. Oproti majorite majú Rómovia horšie vzdelanie, menší príjem a vyššiu mieru nezamestnanosti. Viac príležitostí rómskych žien oproti rómskym mužom k hypergamii a väčšie pôrodné váhy, nižšia mortalita a menej vývojových väd u detí zo zmiešaných zväzkov, vytvára predpoklady pre platnosť Trivers-Willardovej hypotézy. V štúdiu boli skúmané štyri malé komunity, všetky v Baranskej župe na juhu Maďarska. Dve vidiecke komunity, 124 respondentov z Rómskej osady Gilvanfa a 102 respondentov z vedľajšej majoritnej obce Magyarmecske. Dve mestské, obidve v zmiešanej chudobnej štvrti Meszes v župnom meste Pátkostolie, z čoho 77 respondentov bolo rómskych a 115 pochádzalo z majority. Prvým testovaným predpokladom bol sekundárny pohlavný pomer. U Rómov na vidieku bol pohlavný pomer 89,3:100 a v meste 89,7:100, u majority bol na vidieku 111,8:100 a v meste 113,8:100, treba poznamenať že autori uvádzajú, že tento trend je u Rómov v Maďarsku dlhodobý. Rozdiely medzi oboma populáciami boli významné, ešte väčší bol rozdiel v prípade prvorođených detí, ale kvôli veľkosti vzorky bol nesignifikantný. Ďalším testovaným predpokladom boli interrupcie. V prípade, že je nejaké pohlavie pre matku cennejšie mala by byť viac náchylná podstúpiť interrupciu po tom ako sa narodí, aby mohla maximalizovať investíciu a menej náchylná ju podstúpiť než sa narodí cennejšie pohlavie. U Rómov bolo percento, v ktorom podstúpili potrat, ak predchádzajúce dieťa bola dcéra 28,6%, na vidieku a 37,5 % v meste, viac než dvojnásobok oproti tomu ak to bol syn. Naopak u majority boli tieto čísla vyššie v prípade, keď sa im narodil syn než dcéra.

V prípade postnatálnej starostlivosti sa zaoberali dĺžkou dojčenia a dĺžkou vzdelania, ktoré deťom poskytli. V dojčení celkovo nebol medzi pohlaviami významný rozdiel, rozdiel bol však na základe etnicity, rómske matky dojčili dlhšie. Ale v prípade, keď sa jednalo o prvorođené deti rozdiely boli silne významné u rómskych žien, ktoré podstatne dlhšie dojčili dcéry. U Rómov bol trend poskytnúť viac vzdelania dcéram a u majority synom, ale významné rozdiely boli len u vidieckej majority a mestských Rómov. Preferencia pre väčšiu investíciu do vzdelania dcér ako synov sa dokonca dostala do rómskych rozprávok, ktoré tvoria podstatnú časť ich kultúrnej identity (Čvorović 2006). Iná štúdia skúmajúca vplyv rôznych faktorov na detskú mortalitu u Rómov v Srbsku, v blízkych geografických aj kultúrnych podmienkach, však vylúčila vplyv vzdelania na detskú mortalitu, našla však pozitívny vplyv IQ (Čvorović et al. 2008). Najdôležitejším výsledkom boli rozdiely v počte vnukov skrze dcéru alebo syna, ktoré by sa mali prejavíť, ak sú tieto rozdielne investície podľa pohlaví adaptívne. Vzhľadom na to, že respondenti boli primladi, aby mali vnukov, boli tieto výsledky určené

pomocou generácie ich rodičov. Podľa predpokladov mali Rómovia viac vnúčať skrze dcéry, vidiecki 2,87 cez syna, oproti 3,29 cez dcéru, mestskí ešte vyšší, 2,63 cez syna oproti 3,76 cez dcéru. Vyšší reprodukčný úspech dcér mestských oproti vidieckym Rómom môže byť spôsobený väčšou príležitosťou na hypergamiiu.

Napriek tomu že táto práca priniesla silnú podporu Trivers-Willardovej hypotézy, Bereczkei a Dunbar (2002) sa vo svojej ďalšej štúdií k tejto populácii vracajú a vyslovujú tvrdenie, že viac dcér v potomstve nemusí byť prejav Trivers-Willardovho efektu, ale že sa jedná o stratégiu, ktorá Rómom pomáha maximalizovať veľkosť rodiny, teda prípad lokálneho navýšenia zdrojov (McNutt a Silk 2008). Dokladajú to celkovou vyššou plodnosťou Rómom, nižšími medzipôrodnými intervalmi žien, ktorých prvé dieťa bola dcéra a najmä vyššia miera, ktorou sa dcéry Rómom, najmä prvorodené, zapájajú do starostlivosti o súrodencov oproti majorite. Táto interpretácia javu má však nedostatky. Úplne opomenuli mestskú populáciu, v ktorej bol tiež pozorovaný signifikantný efekt. Rovnako bola v prvej štúdií pozorovaná vysoká šanca, že Rómka podstúpi po narodení dcéry potrat, čo by bolo v prípade snahy o maximalizovanie množstva potomkov neadaptívne.

V súčasných západných spoločnostiach vykazujú najväčšiu podporu Trivers-Willardovej hypotézy ekonomicky najvyššie vrstvy spoločnosti. Cameron a Delerum (2009) skúmali zoznam dolárových miliardárov časopisu Forbes z roku 2008, ktorý obsahuje zdroje o majetku, jeho pôvode, bydlisku, občianstve a počte detí. Z verejne dostupných informácií sa im podarilo získať kompletne informácie o pohlaví detí len pre 350 mužov a 49 žien z celkového počtu 1046, čo mohlo z rôznych dôvodov skresliť výsledky. Zistili, že medzi mužmi, ktorí mali od 1 do 61 detí, a ženami, ktoré mali od 1 do 7 detí, je značný rozptyl v plodnosti. Pri 14 rodinách, ktorých pôvodné bohatstvo bolo získané pred dvoma generáciami vysledovali, že pôvodný tvorcovia bohatstva mali v súlade s očakávaniami viac vnukov skrze synov, než skrze dcéry. Na celej vzorke miliardárov zistili, že majú signifikantne viac synov (60%) než dcér, rovnako majú signifikantne viac synov než priemerná populácia, porovnávané po kontinentoch. Pôvod bohatstva nemal celkovo vplyv na pohlavný pomer, ale u žien, ktoré získali bohatstvo sami, bolo 52% synov, a tých, ktoré ho zdedili, ale ďalej rozširovali, dokonca iba 39% synov, signifikantne menej ako u žien, ktoré ho len zdedili, tie mali 56% synov.

K otázke Trivers-Willardovej hypotézy u miliardárov sa vrátil Schnettler (2013). Tentokrát ale použil zoznam Forbesu obsahujúci 400 najbohatších ľudí USA z roku 2009, tiež s pôvodom ich majetku. Celkové výsledky však neboli signifikantné, 52,4% synov u miliardárov oproti 51,1-51,4% v populácii USA za posledných 50 rokov. Zo skupín podľa majetku k celkovej populácii boli signifikantné len u mužov, ktorí zdedili majetok, 57,1% synov. Signifikantný rozdiel bol aj medzi dedičmi a dedičkami, tie mali len 42,7% synov, značne menej aj oproti predchádzajúcej štúdií. Schnettler vidí dva hlavné dôvody. Prvý je, že predchádzajúcej štúdií chýbali údaje o viac než polke miliardárov, zatiaľ čo jemu len 4,39%. Pri tom upozorňuje na staršiu štúdiu miliardárov zoznamu

Forbesu z roku 1982, ktorú predchádzajúca štúdia prehliadla, a ktorej tiež chýba viac než polovica údajov a našla nulový efekt (Essock-Vitale 1984). Druhý je podľa neho načasovanie. Rozdiel medzi dobou získania majetku a počatím detí. V prípade lepšej kontroly tohto faktora by sa Trivers-Willardov efekt mohol prejavíť.

Ďalšou skupinou ktorá v západnej spoločnosti viditeľne stojí na vrchole socioekonomického rebríčka sú americký prezidenti, viceprezidenti a členovia kabinetu. Betzig a Weber (1995) zhromaždili tieto údaje pre 40 amerických prezidentov a ich kabinetu a rozdelili ich na dve kohorty, skoršiu od Washingtona po Garfielda, a neskoršiu od Arthura po Reagana. U členov kabinetu bolo v skoršej kohorte 2,39 krát viac synov, v neskoršej už len 1,12 krát. U samotných prezidentov skúmali okrem nich samotných pohlavný pomer aj u ich synov a otcov. Skoršia kohorta podstatne viac synov, 1,77 krát viac. Rovnako aj u otcov prezidentov, 1,45 krát viac a synov prezidentov, 1,38 krát. V neskoršej kohorte boli pomery podstatne nižšie. Priamo prezidenti mali 1,15 krát viac synov, ich otcovia 1,33 krát viac a ich synovia 0,97 krát menej synov. Táto vzorka bola malá ale konzistentná. Možné rozdiely medzi prvou a druhou dvadsiatkou podľa autorov mohli spôsobiť neúplne záznamy, najmä u členov kabinetu, kde časť dcér mohla byť prehliadnutá napríklad kvôli zmene priezviska. Ako ďalšiu podporu existencie Trivers-Willardovho efektu uvádzajú, že podľa záznamov v závetoch preferovali synov. V Betzig (1995) sa neskôr zamýšľa nad tým, že tieto zmeny pohlavného pomeru vysokých vrstiev v čase pozorovateľné v celej západnej civilizácii, sú spojené zmenou ľudskej ekológie, z prechodom od absolutizmu k demokracii a industrializácii, a úpadkom polygynie. To umožnilo aj chudobným mužom získať to po čom túžili, prístup k ženám.

Prítomnosť Trivers-Willardovho efektu v bohatších vrstvách západných spoločností našli aj iné štúdie. V pražských súkromných pôrodných klinikách, medzi rokmi 1996-2004, zaznamenali vyšší počet synov ako v celkovo v Prahe aj celej republiky, kde sa väčšina detí rodila na štátom hradených klinikách (Kaňková et al. 2007b). V celej republiky bolo synov 51,4%, v Prahe 51,9%. V lacnejšej súkromnej klinike, kde sa platilo 500 korún, bolo synov 52,5%. V drahšej, kde sa platilo 5000 korún, až 54,8%. V inej štúdiu analyzovali longitudinálnu štúdiu austrálskej populácie obsahujúcu 5107 detí narodených medzi rokmi 2003 až 2004 (Behie a O'Donnell 2018). V prípade veku, vzdelania, fajčenia alebo rodinného stavu matky, rovnako ako pri použití asistovanej reprodukcie, neboli zistené odchýlky od populačného priemeru v pohlavnom pomere. Tiež neboli zistené pri celkovom príjme domácnosti, ale signifikantne viac synov sa rodilo ženám, ktoré vnímali lepšie veľkosť svojho majetku. Autori uvádzajú, že vnímanie veľkosti majetku je okrem príjmu spojené aj s ďalšími faktormi ako vzdelanie, stabilita zamestnania, zárobkový potenciál a sociálne podporné služby. Vplyv bohatstva na prejav Trivers-Willardovho efektu zrejme treba vnímať v širšom sociálnom, nielen materiálnom kontexte. To by mohlo vysvetliť aj pozorovania na amerických miliardároch, v ktorom tiež zrejme trvalo nejakú dobu, než jedinci začali byť k vplyvu majetku citliví.

### 5.3.2 Trivers-Willardova hypotéza a zdravotný stav

Parazity môžu ovplyvňovať svojich hostiteľov v fyziológii, správaní, ale tiež socioekonomických otázkach. Cieľom tohto konania môže byť podľa takzvanej „manipulačnej hypotézy“ (Moore 1984) zvýšiť šancu na prenos do definitívneho hostiteľa. U niektorých nákaz boli zistené posuny pohlavného pomeru. Možné vysvetlenie môže poskytnúť Trivers-Willardova hypotéza. Dlhodobé pôsobenie choroby na organizmus môže zhoršiť stav matky. Prítomnosť Trivers-Willardovho efektu môžeme predpokladať najmä u veľmi rozšírených a chronických nákaz.

Kaňková et al. (2007b) skúmali vplyv latentnej toxoplazmózy na pohlavný pomer u človeka. Použili záznamy o 1803 pôrodoch z troch pražských súkromných kliník z rokov 1996-2004. Okrem pohlavia dieťaťa a hladín protilátok sledovali aj vek matky a počet predchádzajúcich tehotenstiev vrátane neúspešných. 1349 *Toxoplasma*-negatívnych matiek malo v potomstve 52,7%, 454 *Toxoplasma*-pozitívnych matiek malo v potomstve 60,8% percenta synov, čo bolo signifikantne viac. Hladina protilátok pozitívne korelovala s pohlavným pomerom. Matky s najvyššími hladinami protilátok, ktoré naznačujú nedávnu nákazu, mali v potomstve až 72% synov. S klesajúcim množstvom protilátok klesal aj pohlavný pomer. Matky s najmenšími hodnotami protilátok mali dokonca menej synov ako negatívne matky. Autori zvýšený pohlavný pomer vysvetľujú z evolučného hľadiska tak, že by mohlo ísť o doznievajúci efekt akútnej fázy toxoplazmózy. Pri nových nákazách, kde je šanca na prenos parazita z matky na potomstvo, by mohlo byť pre *Toxoplasma* výhodnejšie, aby samice plodila viac synov, pretože samci sú mobilnejší a môžu tak parazita rozšíriť na dlhšiu vzdialenosť. Naopak viac dcér v potomstve u matiek s nízkymi hladinami protilátok, čo pravdepodobne znamená dlhší čas od nákazy, môže byť následok dlhotrvajúceho negatívneho vplyvu parazita na organizmus, čo je v súlade z Trivers-Willardovou hypotézou.

Pozorovaný efekt neskôr potvrdili pozorovania na modeli u myší domácich (*Mus musculus*) nakazených toxoplazmózou (Kaňková et al. 2007a). Na vzorke 150 samíc autori ukázali, že vo vrhoch do 120 dní od nákazy bolo signifikantne viac samcov. Vo vrhoch 121 a viac dní od nákazy viac samíc.

Dama et al. (2016) skúmali regresnou analýzou vplyv prevalencie toxoplazmózy na sekundárny pohlavný pomer v celosvetovom meradle, pre 94 krajín. Ako závislú premennú použili sekundárny pohlavný pomer. U nezávislých premenných okrem prevalencie toxoplazmózy u matiek, ktoré porodili dieťa, použili ešte celkovú plodnosť, vek matky, výskyt polygynie, preferenciu k synom, parazitárnu záťaž, dostupnosť výživy, zemepisnú šírku, používanie antikoncepcie a zdravotný stav. Uvádzajú, že všetky tieto faktory sú známe vplyvom na pohlavný pomer, rovnako spôsob, ktorým ho môžu ovplyvniť. Ako kontrolné premenné použili priemernú vlhkosť, mieru sanitácie, ročnú

konzumáciu mäsa na osobu a počet mačiek na osobu. Všetky tieto faktory majú vplyv na šírenie toxoplazmózy. Vplyv toxoplazmózy bol zo všetkých premenných tretí najsilnejší, vyššie bola celková plodnosť a preferencia k synom. V populáciách s menšou prevalenciou toxoplazmózy bolo viac synov. Najväčším problémom štúdie je nesignifikantnosť vplyvu toxoplazmózy v sledovaných európskych krajinách, ten vysvetľujú väčší Rh polymorfizmom európskej populácie, ktorý zvyšuje odolnosť proti mnohým chorobám a môže zmenšovať neutrálne vplyv toxoplazmózy. Ďalším problémom analýzy takejto veľkosti je spoľahlivosť a presnosť údajov. Prevalencia toxoplazmózy pochádza z rôznych štúdií, často malých vzoriek a v časovom rozpätí viac než 30 rokov. Rovnako ďalšie údaje pochádzajú z rôznych zdrojov, ako je Svetová banka, Svetová zdravotnícka organizácia, Organizácia pre hospodársku spoluprácu a rozvoj alebo Ústredná spravodajská služba. To značne zvyšuje šancu na možné chyby v dátach. Celkovo však tieto výsledky ukazujú možný vplyv toxoplazmózy na vznik Trivers-Willardovho efektu na úrovni populácie, tak ako ho pozorovali a experimentálne dokázali Kaňková et al. (2007a; 2007b). Zároveň však má toxoplazmóza súvis s ďalšími chronickými ochoreniami a v Európe vysvetľuje prevalencia toxoplazmózy až 23% variability iných chorôb. Preto zatiaľ nie je možné vylúčiť, že existenciu Trivers-Willardovho efektu nespôsobuje iná choroba, ktorej prevalencia súvisí s toxoplazmózou (Flegr et al. 2014).

Iná štúdia sa zameriava na, baktériu *Mycobacterium tuberculosis* je infikovaných asi 1,7 miliardy ľudí na svete, z čoho u asi 5-10% postihnutých sa rozvinie počas života infekcia do tuberkulózy. Najviac rozšírená je v Afrike a Juhovýchodnej Ázii. Často je asociovaná z HIV, asi 9% prípadov tuberkulózy je u HIV pozitívnych (World Health Organisation 2018). Vplyvom prevalencie tuberkulózy a HIV na pohlavný pomer sa zaoberali Shifotoka a Fogarty (2013). Zhromaždili dáta o sekundárnom pohlavnom pomere, prevalencii HIV a prevalencii tuberkulózy pre 184 krajín, z toho 53 afrických. Ako rušivé premenné použili hrubý domáci produkt, zemepisnú šírku a rozšírenie podvýživy. Pokiaľ analyzovali len spoločný vplyv prevalencie tuberkulózy a HIV na sekundárny pohlavný pomer, bol signifikantný na celom svete, pričom väčšia prevalencia korelovala s viac dcérami v potomstve. Po kontrole na rušivé premenné ostal tento efekt signifikantný len v Afrike, čo prisudzujú nižšej prevalencii oboch nákaz v ostatných častiach sveta. Výsledky väčšieho množstva dcér považujú za v súlade Trivers-Willardovou hypotézou a navrhujú možnosť použitia zmien pohlavného pomeru ako indikátor zhoršenie zdravotného stavu populácie.

Dama (2013) vo svojom liste súhlasí so závermi o signifikantnom vplyve tuberkulózy a HIV na pohlavný pomer, ale varuje pred jeho extrapolovaním na ukazovateľ zmien zdravotného stavu populácie. Podľa neho zmeny v pohlavnom pomere nemusia znamenať zhoršenie zdravotného stavu populácie, ale môžu naznačovať zatiaľ neznámu preferenciu pre dcéry v krajinách s vysokou parazitárnou záťažou. Grech a Maskume (2016) poukázal na analýze celkového zdravotného stavu

a pohlavného pomeru v Juhoafrickej republike, že zmeny pohlavného pomeru je možné použiť aj ako ukazovateľ zlepšenia zdravotného stavu populácie.

Jedna zo štúdií (Piazzie et al. 1999) sa zaoberá vplyvom primárnej cytomegalovírusovej infekcie, ktorá je spôsobená DNA vírom s radením medzi herpesvíry (*Herpesviridae*). Podobne ako u toxoplazmózy akútna fáza prechádza do celoživotnej latentnej, ktorá je spájaná s urýchlením imunosenescencie (Pawelec et al. 2009). Zmienená práca obsahuje aj údaje o pohlaví potomkov, obsahuje ale len 11 žien, ktoré porodili 9 dievčat a 2 chlapcov. Lepšie výsledky priniesli Shields et al. (2002), ktorí analyzovali dve štúdie skúmajúce seropozitivitu na cytomegalovírus v pupočníkovej krvi u detí v Severnom Írsku. Z tej sa dá usudzovať, že seropozitívne boli aj ich matky. V prvej štúdií išlo o 123 chlapcov a 113 dievčat, z ktorých bolo pozitívnych 41 %. V druhej 311 chlapcov a 314 dievčat, z ktorých bolo pozitívnych 43%. Pohlavné pomery nakazených autori neuvádzajú, uvádzajú ale, že seropozitívnych dievčat bolo silne signifikantne viac. Tieto výsledky je možné interpretovať v súlade z Trivers-Willardovou hypotézou, vzhľadom na to, že infekcia cytomegalovírusom zhoršuje stav matky. Nie je nám však známe, že by existovala ako v prípade toxoplazmózy štúdia, ktorá by sa zaoberala dĺžkou cytomegalovírusovej nákazy a jej vplyvom na pohlavný pomer.

Sú však aj prípady rozšírených onemocnení s chronickým priebehom, ktoré naopak v rozpore s predpokladmi Trivers-Willardovej hypotézy zvyšujú počet synov v potomstve. Chronickou hepatítidou B, spôsobenou rovnomenným DNA vírusom, je na svete postihnutých 350 miliónov ľudí. Môže viesť k cirhóze alebo karcinómu pečene a asi pätina nakazených umiera (Lok a McMahon 2007). Rodičia s chronickou HBV však majú veľmi vysoké sekundárne pohlavné pomery, až 150 chlapcov na 100 dievčat, je to dokonca kvôli vysokej prevalencii považované za jedno z vysvetlení pohlavných pomerov v Číne a Indii (Chahnazarian a London 1988; Oster 2005). Vírusová hepatitída C, ktorú spôsobuje RNA vírus má oproti hepatitíde B pomalší a menej závažný priebeh, často spočiatku asymptomatický. Na svete trpí jej chronickou formou 123 miliónov ľudí, prevažne v Afrike (Shepard et al. 2005). Aj pri nej je pozorovaných viac synov v potomstve (European Paediatric Hepatitis C Virus Network 2005). Obe hepatitídy zvyšujú hladinu testosterónu, preto môžu byť vysvetlené tieto výsledky Jamesovou teóriou hormonálnej terminácie (James 2004). U neparazitárnych ochorení môžeme naraziť na viac synov napríklad u mužov s rakovinou prostaty (James 2013).

### **5.3.3 Trivers-Willardova hypotéza a výživa**

Ako poukazuje Cameron (2004) výživa matky, a s ňou súvisiaca váha, je vhodný ukazovateľ stavu matky a môže ovplyvňovať sekundárny pohlavný pomer. Mathews et al. (2008) sledovali výživu 740 britských žien v období rok pred počatím, v 16 týždňoch tehotenstva a medzi 16 a 28 týždňom

tehotenstva. Jednotlivé hlásené jedlá rozložili na zloženie a sledovali nutričné hodnoty. V každom sledovanom období rozdelili súbor matiek na tretiny podľa príjmu potravy. V období pred počatím bolo v tretine s najvyšším energetickým príjmom signifikantne viac synov (56%) ako bol priemer u celého súboru, v tretine z najnižším príjmom potravy bolo signifikantne menej synov (45 %) ako priemer. V ďalších dvoch sledovaných obdobiach nebol pozorovaný signifikantný vplyv energetického príjmu na pohlavné pomery. Autori usudzujú, že výživa vplyva na pohlavný pomer len v období okolo počatia. I keď jednotlivé matky vykazovali určitú konzistenciu v energetickom príjme. Štandardné demografické údaje a ani fajčenie nevykazovali vplyv na pohlavný pomer.

Nepriamym ukazovateľom výživy a energetického príjmu matky je jej váha. Navara (2014), skúmala 68 miliónov tehotenstiev v USA medzi rokmi 1990 až 2012. Celkový prírastok váhy počas tehotenstva pozitívne koreloval s pravdepodobnosťou narodenia syna. To však platilo len po 60 libier (27,2 kg), väčší prírastok váhy nemal vplyv na pohlavný pomer. Nižšie prírastky váhy v 6. mesiaci tehotenstva korelovali s väčším množstvom potratov chlapcov. Údaje o skoršom období neboli dostupné, v neskoršom nebol tento vplyv pozorovaný. Matky s nízkym BMI (pod 18,4) pred tehotenstvom mali menej synov. Normálne (18,4 -24,9) a zvýšené (25 a vyššie) BMI pred tehotenstvom vplyv na pohlavný pomer nemalo. Prírastok váhy mal rovnaký efekt u všetkých etníc (určená ako biela, čierna, ázijská alebo americko-indiánska), aj keď sekundárne pohlavné pomery na základe etnicity sa mierne líšili.

Ako podľa predpokladu Trivers-Willardovej hypotézy lepšia výživa zlepšuje stav matiek, a tie majú viac synov, rovnako by podvýživa mala zvyšovať počet dcér. Stein et al. (2004) poskytujú tomuto predpokladu obmedzenú podporu. Skúmali ženy s deťmi pod 5 rokov v Etiópii, a vo vidieckych regiónoch u žien s BMI pod 18,5, čo značilo dlhodobú podvýživu, našli viac dcér.

## 5.4 Zovšeobecnená Trivers-Willardova hypotéza

Satoshi Kanazawa navrhol na základe Trivers-Willardovej hypotézy (1973) jej generalizáciu, ktorú nazval „zovšeobecnená Trivers-Willardova hypotéza“. Predkladá v nej argument, že rodičia, ktorí majú akúkoľvek dedičnú vlastnosť zlepšujúcu samčí reprodukčný úspech viac než samičí (alebo ho aspoň znižuje v menšej miere ako u samíc), budú mať v potomstve viac samcov a rodičia, ktorí majú akékoľvek dedičné vlastnosti zlepšujúce samičí úspech viac než samčí (alebo ho aspoň znižuje menej ako u samcov), budú mať v potomstve viac samíc. Pričom klasická Trivers-Willardova hypotéza je podľa neho len špeciálny prípad zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy (Kanazawa 2005).

„Teória extrémneho mužského mozgu“, (Baron-Cohen 2002) tvrdí že, typicky „mužský“ mozog (tiež „systematizujúci mozog“ alebo „typ S“) bol adaptívny u ancestrálnych mužov a typicky

„ženský“ (tiež „empatizujúci mozog“ alebo „typ E“) mozog bol adaptívny u ancestrálnych žien. Tieto typy mozgov sú dedičné a „mužské“ mozgy sú častejšie u mužov a „ženské“ u žien, aj keď to nie je podmienkou. Kanazawa a Vandermassen (2005) použili údaje z „Obecného sociálneho prieskumu“ v USA z roku 1994, v ktorom respondentov rozdelili podľa typu ich mozgu a skúmali pohlavný pomer ich potomstva. Tento prieskum obsahoval 3000 respondentov tvoriacich reprezentatívnu vzorku populácie USA. Na priradenie typu mozgu respondentom použili ich profesiu, podľa toho, ktorý typ má pre ňu lepšie predpoklady. Profesiám ako sú inžinieri, technici alebo finančníci priradil systematizujúci mozog, a profesiám ako pedagógovia alebo zdravotnícky personál, empatizujúci mozog. Následne ukázali, že ľudia s empatizujúcim mozgom majú v potomstve signifikantne viac dcér a ľudia z systematizujúcim signifikantne viac synov. Čo je vzhľadom na možnosť voľby profesie v trhovej ekonomike, podľa osobných daností a vysokú dedičnosť typu mozgu a jeho adaptívnosť podľa pohlavia, v súlade so zovšeobecnenou Trivers-Willardovou hypotézou.

Ďalšia štúdia, ktorú Kanazawa (2005) publikoval, je zameraná na súvislosť výšky a váhy s pohlavným pomerom. Skúmal dáta z dvoch britských populačných štúdií, ktoré zahŕňali údaje o všetkých deťoch narodených počas jedného týždňa v rokoch 1958 a 1970, ktoré boli sledované počas ich života v ekonomických, zdravotných, vzdelávacích a sociálnych ukazovateľoch. V údajoch z roku 2000, z ktorých čerpal, obsahovali prieskumy 11419 respondentov z roku 1958 a 11261 respondentov z roku 1970. Závislé premenné, ktorými sa zaoberal boli všetky tehotenstvá bez ohľadu na výsledok, a narodené deti. Nezávislé premenné boli výška a váha respondentov. Na všetkých tehotenstvách sa ukázalo, že väčší a vyšší rodičia majú viac synov ako menší a nižší rodičia, ale zároveň nemajú menej dcér. Na narodených deťoch sa ukázalo, že vysokí rodičia majú signifikantne menej dcér ako nízki, zatiaľ čo väčší rodičia majú signifikantne viac synov ako menší. V kontrolných premenných, roky vzdelania, príjem, pohlavie a rodinný stav sa nenašiel signifikantný vplyv na pohlavný pomer.

Tieto výsledky Kanazawa (Kanazawa 2007b) neskôr potvrdil na štúdiu, v ktorej skúmal výšku britských vojakov, ktorí prežili boje prvej svetovej vojny. Ručne písané záznamy archivované na mikrofilmoch obsahovali pôvodne všetkých 6,5 milióna odvedencov, počas druhej svetovej vojny však dve tretiny zhoreli. Kanazawa spracoval prvých 1000 záznamov podľa abecedy. Napriek tomu, že nejde o reprezentatívnu vzorku môžeme predpokladať, že priezvisko neovplyvnilo tak šancu na prežitie v boji, ako šancu na prežitie záznamu. Z tejto vzorky 892 vojakov prežilo. Zistil, že vojaci, ktorí prežili, boli signifikantne vyšší, v priemere o 2,37 cm. Rovnako signifikantne ťažší, v priemere o 3,62 kg. A signifikantne starší, v priemere o 2,3 roka. Signifikantné rozdiely neboli v obvode hrudníka ani v rodinnom stave. Do bojov bola odvedená tretina britských mužov v veku 15 až 40. Tieto rozdiely dajú do súvislosti s pohlavným pomerom vychýleným v prospech synov v Británii počas a krátko po



vojne. Vzhľadom na to, že výška pozitívne ovplyvňuje reprodukčný úspech u mužov (Nettle 2002), považuje tieto výsledky za v súlade so zovšeobecnenou Trivers-Willardovou hypotézou.

Ďalšiu podporu pre svoju hypotézu našiel v prípade týraných žien, ktoré majú deti s agresívnymi mužmi (Kanazawa 2006). Agresivita by mala hypotézou ancestrálnom prostredí viac zvýhodňovať synov ako dcéry (Buss 1989). Použil dve vzorky, Britskú a Americkú. V prípade americkej vzorky použil prieskum, ktorý použil aj v štúdiu o vplyve typov mozgov (Kanazawa a Vandermassen 2005) a porovnával ho s pomerom pohlaví z prieskumov z útulkov pre týrane ženy v Chicagu a San Diegu, kde ukázal viac synov v potomstve týraných žien. V prípade Britskej sa jednalo o tú istú, ktorá bola použitá v štúdiu o vplyve výšky a váhy (Kanazawa 2005), ale ako nezávislú premennú skúmal skúsenosť s domácim násilím. Väčšina žien, 92,6% nemalo skúsenosť s domácim násilím. Ženy so skúsenosťou s domácim násilím mali v potomstve signifikantne viac synov, ako tie ktoré sa s ním nikdy nestretli.

Ďalším predpokladom je fyzická atraktivita, ktorá by mala viac zvýhodňovať reprodukčný úspech u žien. Kanazawa (2007a) analyzoval americkú národnú longitudinálnu štúdiu zdravia adolescentov. Štúdia začala v roku 1994-1995 s 20745 respondentmi. Kanazawa vychádza z tretej vlny tázania v rokoch 2001-2002, v ktorej ostalo z 15197 respondentov, v tom čase vo veku 18-28, z čoho 2972 malo aspoň jedno biologické dieťa. Respondenti boli tázateľmi hodnotení vo fyzickej atraktivite na päť bodovej škále, od veľmi neatraktívnych po veľmi atraktívnych. V prvých štyroch bodoch škály sa pohlavný pomer potomkov neodlišoval od populačného priemeru. Fyzicky najatraktívnejší respondenti mali len 78,6 synov na 100 dcér a mali o 26% menšiu šancu na syna. Čo je v súlade s predpokladmi zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy, rovnako ako to, že medzi respondentami boli celkovo viac fyzicky atraktívne ženy.

Na rovnakom súbore skúmal aj závislosť pohlavného pomeru na sociosexuálnom správaní (Kanazawa a Apari 2009). To hodnotil podľa toho, v akom veku mali respondenti prvý vaginálny pohlavný styk, z koľkými partnermi celkovo mali vaginálny pohlavný styk a koľko z toho za posledných 12 mesiacov, a nakoľko považujú vernosť a sexuálnu exkluzivitu za nutný predpoklad úspešného dlhodobého vzťahu alebo manželstva. Napriek tomu, že respondenti boli relatívne mladí, 18-28 rokov, a nemuseli sa u nich úplne prejaviť ich tendencie v sociosexuálnom správaní, mali sociosexuálne uvoľnenejší rodičia signifikantne viac synov. Vzhľadom na to, že z uvoľneného sociosexuálneho správania by mali viac profitovať muži, považuje tieto výsledky za v súlade so zovšeobecnenou Trivers-Willardovou hypotézou.

Ďalej predpokladá, že autisti by mohli mať v potomstve viac synov a schizofrenici viac dcér (Kanazawa 2008). U schizofrenikov ten predpoklad čisto vychádza z ich menšej priemernej telesnej veľkosti (Kanazawa 2005; 2007b). U autistov ako kvôli ich väčšej priemernej telesnej veľkosti (Kanazawa 2005; 2007b), tak rovnako z ich „extrémne mužských mozgov“ (Baron-Cohen 2002;

Kanazawa a Vandermassen 2005). Tento predpoklad potvrdil aj Brosnan a Walker (Brosnan a Walker 2009), ktorí skúmali súvislosť porúch autistického spektra a preferencie pre „pomer obvodu pásu a bokov“ u žien a pritom zistili, že muži trpiaci poruchou autistického spektra mali v potomstve signifikantne viac synov. Z 343 detí narodených medzi rokmi 1925 až 1964 ženám s diagnostikovanou schizofréniou v šiestich Michiganských štátnych nemocniciach bolo 148 chlapcov a 186 dievčat (Shearer et al. 1967). Dokonca u 14 prípadov tehotenstiev, v ktorých doba počatia korelovala so začiatkom prejavov choroby sa nenarodil žiadny chlapec.

Zo starších štúdií, ktoré potvrdzujú platnosť jeho hypotézy, Kanazawa uvádza štúdiu ukazujúcu, že matky (ale nie otcovia) s vývojovými poruchami reči majú výrazne viac synov, 250 na 100 dcér (Tallal et al. 1989). Ženy majú bežne lepšie jazykové a komunikačné schopnosti ako muži, a teda akékoľvek poruchy tohto typu zhoršujú viac reprodukčný úspech dcér ako synov (Kanazawa 2005).

Kanazawov výskum zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy vzbudil značnú kontroverziu. Mnohý mu vyčítajú štatistické nedostatky a tvrdia, že jeho výsledky nie je možné falzifikovať, rovnako však nie je možné dokázať, že sú štatisticky signifikantné (Gelman 2007; Denny 2008; Helle 2008). Gelman (2015) dokonca označuje jeho prácu na Trivers-Willardovej hypotéze za „okrajovú vedu“. Ďalšia kritika vychádza z jeho údajnej snahy vyvolať týmito výsledkami senzáciu v populárnej tlači, kde vyvolali značný ohlas (Gelman a Weakliem 2009) a na jeho základe Kanazawa vydal popularizačnú knihu (Miller a Kanazawa 2007). Kanazawa sa voči týmto tvrdeniam tvrdo ohradzuje, tvrdí, že ich dostatočne vysvetľuje v neskorších článkoch, prípadne ide len o lingvistické nedorozumenie (Kanazawa a Reyniers 2009).

Napriek oprávnenej kritike predstavuje zovšeobecnená Trivers-Willardova hypotéza zaujímavý príspevok do debaty o evolúcii pohlavného pomeru. Pozorovania, ktorými ju dokladá, vzbudili určitý záujem vo výskume klasickej Trivers-Willardovej hypotézy (James 2009; Fujita et al. 2012; Palmer-Hague a Watson 2016). Ako vo svojom liste poukazuje Helle (Helle 2008), výsledky v súlade z Generalizovanou Trivers-Willardovou hypotézou sa objavovali aj predtým, aj keď nebol pri nich použitý daný myšlienkový rámec. Ďalším krokom v rozvoji tejto hypotézy by mohla byť metaanalýza štúdií o Trivers-Willardova hypotézy, ktoré sú relevantné aj ku zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotéze. Teda takých, ktoré ako príčinu ovplyvňujúcu pohlavný pomer skúmajú vlastnosti majúce vysokú dedičnosť a ovplyvňujúce reprodukčný úspech len u jedného pohlavia. Rovnako, Kanazawa (2005) tvrdí, že Trivers-Willardova hypotézy (1973) je len špeciálnym prípadom zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy. Pritom on, aj jeho kritici riešili aplikáciu zovšeobecnenej Trivers-Willardovej hypotézy len na ľuďoch. Trivers však svoju hypotézu generalizuje na všetkých cicavcov (*Mammalia*), a neskôr bola zovšeobecnená aj na iné skupiny živočíchov. Preto

by bolo vhodné pokúsiť sa ju generalizovať aj na iných živočíchoch, čo by mohlo viesť k zaujímavým výsledkom.

## 5.5 Kritika Trivers-Willardovej hypotézy

Okrem prác podporujúcich predpoklady Trivers-Willardovej hypotézy, alebo ju aspoň považujúcich za zaujímavú evolučnú otázku, sa dočkala aj negatívneho ohlasu. Prvú väčšiu kritiku zniesol Williams (1979). Kritizuje rovnako Fisherovskú teóriu tým, že sa zaoberá výlučne frekvenčne závislým výberom, ale mlčí o rodičovských stratégiách vo vyrovnanej populácii. Rovnako za nedostatočnú považuje Trivers-Willardovu hypotézu, pozorované efekty posunu pohlavného pomeru považuje za nedostatočne silný. Uznáva existenciu drobných rozdielov v pohlavnom pomere na základe rasy, sociálnej triedy alebo veku u človeka. U stavovcov (*Vertebrata*) bez príbuzenského kríženia však odmieta adaptívny význam akýchkoľvek zmien pohlavného pomeru, a to, že by sa rozličná alokácia do pohlaví mohla prejavovať na reprodukčnom úspechu. Pohlavie považuje za klasickú mendelistickú kategóriu, pohlavný pomer podľa neho vykazuje binomické rozdelenie a každé určenie pohlavia je diskrétna udalosť. Otázkou obecnej adaptívnosti pohlavného pomeru sa ďalej zaoberali napríklad Hardy a Krackow (1995) alebo Brown (Brown 2001).

Williamsove predpoklady môžu byť falzifikované prácami podporujúcimi Trivers-Willardovu hypotézu. Ďalším problémom ale je nekonzistentnosť výsledkov, ako ukázalo niekoľko prehľadov a metaanalýz. Lazarus (2002) zhodnotil 54 štúdií zaoberajúcich sa priamo Trivers-Willardovou hypotézou u človeka a podporu našiel u 26. To je jediný publikovaný prehľad hypotézy u človeka. Čiastočne relevantný pohľad nám môžu priniesť metaanalýzy u iných cicavcov (*Mammalia*). Brown a Silk (2002) vytvorili metaanalýzu štúdií týkajúcu sa primátov (*Primates*) mimo človeka zameranú na pohlavný pomer a postavenie samice. Celkom 35 datasetov pre 15 druhov z 23 populácií. Ich výsledky ukázali, že u nich neexistuje stály vzťah medzi postavením samice a sekundárnym pohlavným pomerom. Cameron (2004) analyzovala 422 štúdií týkajúcich sa pohlavného pomeru u cicavcov (*Mammalia*) mimo človeka. Celkovo len 34% štúdií vykazovalo signifikantnú podporu Trivers-Willardovej hypotézy, 5% vykazovalo nesignifikantný trend pre podporu a 8,5% vykazovalo signifikantný výsledok v opačnom smere. Po rozdelení na kritéria, ktorými sa štúdie zaoberali, sa však podpora značne líšila, od zanedbateľnej pre kvalitu pastviny (0%) alebo počet tehotenstiev (8%), až po 74% u telesného stavu, váhy alebo výživy meranej v dobe počatia. Z čoho autorka usudzuje, že úprava pohlavného pomeru prebieha počas alebo blízko uhniesdenia embrya, čo by malo byť pri testovaní Trivers-Willardovej hypotézy zohľadnené. Dve metaanalýzy u kopytníkov (*Ungulata*) našli len slabú podporu pre hypotézu (Hewison a Gaillard 1999; Sheldon a West 2004). Pri metaanalýzach

tiež musíme zohľadniť možnosť publikačného skreslenia, je možné, že publikované sú prednostne výsledky podporujúce Trivers-Willardovu hypotézu (Festa-Bianchet 1996).

Ďalším problémom je tiež systematická neprítomnosť Trivers-Willardovho efektu v súčasných západných spoločnostiach. Houdek et al. (2019) ako prví priniesli celopopulačnú štúdiu Trivers-Willardovej hypotézy v Českej republike. Použili údaje o 1401851 živo a mŕtvo narodených deťoch medzi rokmi 1992 až 2010. Údaje o deťoch a ich rodičoch pochádzali z Českého štatistického úradu. Okrem pohlavia detí sledovali počet detí pri pôrode, váhu dieťaťa, dĺžku tehotenstva, občianstvo, poradie dieťaťa, rodinný stav matky, vzdelanie rodičov, vek matky, rok narodenia a okres narodenia. Premenné, ktorých vplyv na pohlavný pomer sledovali, bolo znečistenie ovzdušia podľa Českého hydrometeorologického ústavu a ceny bytov a domov od Českého štatistického úradu. Tieto boli zahrnuté ako ukazovatele socioekonomického statusu. Autori nenašli žiadnu súvislosť medzi sekundárnym pohlavným pomerom, a teda predpokladajú absenciu Trivers-Willardovho efektu v súčasnej českej populácii. Ako vysvetlenie ponúkajú tri možnosti. Prvou jej absencia biologických a socioekonomických údajov o otcovi. Predpokladajú, že korelujú s matkami, ale v prípade, ak by tento predpoklad neplatil, neboli by dostatočné na otestovanie hypotézy. Druhou je nedostatočný rozdiel v bohatstve, Česká republika bola v roku 2012 štvrtá najegalitárskejšia krajina v Európskom hospodárskom priestore. Treťou je nové prostredie, v ktorom Trivers-Willardova hypotéza nemusí byť adaptívna.

Podobnú štúdiu pre súčasné Švédsko spracovali Kolk a Schnettler (Kolk a Schnettler 2016) (Kolk a Schnettler 2016). Tiež sa zameriava na celú populáciu a je prvou štúdiou takéhoto rozsahu pre Švédsko. Analyzujú v nej tri milióny detí narodených medzi rokmi 1960 a 2017. A veľké množstvo socioekonomických ukazovateľov, príjem, výšku sociálnych dávok, majetok, dosiahnuté vzdelanie a kvalifikovanosť pozície. Ani v tomto prípade autori nenašli žiadne doklady pre platnosť Trivers-Willardovej hypotézy v súčasnej švédskej populácii.

## 6. Záver

Trivers-Willardova hypotéza poskytuje významný a plodný príspevok do debaty o evolúcii pohlavného pomeru nielen u človeka. Aj keď je pohlavný pomer človeka dlhodobo vyrovnaný, existujú značné lokálne posuny. Tie môžu mať dopady nielen populačné, ale aj spoločenské. Feminizácia pohlavného pomeru môže viesť k bludnému kruhu chudoby (Edlund 1999), zatiaľ čo maskulinizácia môže viesť k militarizácii a ohrozeniu bezpečnosti (Grech 2015a).

V ľudských populáciách síce nemôžeme hypotézu aplikovať prakticky ako napríklad v ochrane zvierat (Clout et al. 2002), alebo v živočíšnej produkcii, kde môže priniesť nielen značné ekonomické

výsledky, ale aj vyriešiť etické problémy s nadbytočnými samcami (Willard 2017). Môže nám však pomôcť pochopiť mechanizmy stojace za týmito zmenami a pomôcť zmierniť negatívne následky zmien pohlavného pomeru. Jedna z takýchto praktických deskriptívnych aplikácií je použitie zmien pohlavného pomeru ako varovného signálu zhoršenia úrovne verejného zdravia (Shifotoka a Fogarty 2013; Grech a Masukume 2016).

Formálne predpoklady Trivers-Willardovej hypotézy u človeka sú naplnené a sú známe prípady posunov pohlavného pomeru, ktoré ňou môžeme vysvetliť. Aj keď definícia jej centrálného pojmu „matka v dobrých podmienkach“ je značne voľná. Najdôležitejšie dôkazy jej platnosti nachádzame v presne špecifikovaných skupinách. Na základe socioekonomického postavenia, a to najmä v historických populáciách (Boone 1986; Volland et al. 1997), sociálne vylúčených skupín (Bereczkei a Dunbar 1997; 2002) alebo najbohatších jedincov (Betzig a Weber 1995; Cameron a Dalerum 2009; Schnettler 2013). Ďalej u ľudí trpiacimi chorobami ako toxoplazmóza (Kaňková et al. 2007b; Dama et al. 2016), tuberkulóza, HIV (Dama 2013) alebo cytomegalovírus (Piazze et al. 1999; Shields et al. 2002). Tiež na základe dostupnosti a kvality výživa matiek (Mathews et al. 2008; Navara 2014). Podľa predpokladov hypotézy tu nachádzame viac dcér u matiek v zlých podmienkach, teda s horším socioekonomickým statusom, zdravotným stavom, a naopak u tých v dobrých, viac synov.

Kanazawa (Kanazawa 2005) navrhuje spôsob, ako aplikovať hypotézu v širšom evolučnom kontexte, kde by na pohlavný pomer mala mať vplyv akákoľvek dedičná vlastnosť, ktorá zlepšuje reprodukčný úspech u jedného pohlavia, alebo aspoň zhoršuje menej ako u druhého. Viac dcér pozoroval u rodičov pracujúcich v zdravotníctve alebo školstve (Kanazawa a Vandermassen 2005), s väčšou fyzickou atraktivitou (Miller a Kanazawa 2007) alebo trpiacich schizofréniou (Kanazawa 2008). Viac synov zase pozoroval u rodičov, ktorí pracujú v technických pozíciách (Kanazawa a Vandermassen 2005), s väčšou fyzickou veľkosťou, výškou (Kanazawa 2005; 2007b), násilných (Kanazawa 2006), sociosexuálne (Kanazawa a Apari 2009) neviazaných alebo trpiacich poruchou autistického spektra (Kanazawa 2008). Jeho výsledky sa však stretli s kritikou (Gelman 2007; Denny 2008; Helle 2008), a ich skutočnému zovšeobecneniu by pomohol ďalší výskum a aplikovanie na ďalšie druhy živočíchov.

Rovnako klasická Trivers-Willardova hypotéza čelí kritike. Okrem obecného skepticizmu nad adaptívnosťou zmien pohlavného pomeru (Williams 1979), tiež konkrétnej. Jedným je nekonzistentnosť výsledkov, ako u človeka (Lazarus 2002), tak u ďalších cicavcov (*Mammalia*) (Brown a Silk 2002; Cameron 2004). Tiež v celkových štúdiách súčasných západných civilizácií sa nenachádza prítomnosť Trivers-Willardovho efektu (Kolk a Schnettler 2016; Houdek et al. 2019).

Nie sú dôvody pochybovať, že s určitými obmedzeniami je Trivers-Willardova hypotéza platná (James a Grech 2018). Ďalší výskum by sa mohol zamerať na spresnenie nejednoznačných podmienok platnosti. Výsledky by mohlo priniesť zameranie sa na lepšie určenie podmienok v čase počatia, ktoré

môže mať najväčší vplyv (Cameron 2004). Niektorí autori nezávisle na sebe pozorovali určité oneskorenie medzi zmenou podmienok a prejavom Trivers-Willardovho efektu (Volland et al. 1997; Cameron a Dalerum 2009). Vhodné sa tiež javí preskúmanie dôvodov vymiznutia Trivers-Willardovho efektu v súčasných západných populáciách. Za príčiny sa často pokladá väčšia socioekonomická rovnosť a zlepšenie verejného zdravia (Betzig 1995). Odpovede by mohol priniesť výskum populácií, v ktorých sa Trivers-Willardov efekt vyskytuje, ale prechádzajú zmenou týchto podmienok. V neposlednom rade existuje potreba systematického prehľadu alebo metaanalýzy výsledkov týkajúcich sa Trivers-Willardovej hypotézy u človeka. Jediná známa práca tohto typu je pre svoj rozsah a vek značne nepostačujúca (Lazarus 2002).

## 7. Použitá literatúra

ALMOND, Douglas a Bhashkar MAZUMDER, 2011. Health capital and the prenatal environment: the effect of Ramadan observance during pregnancy. *American Economic Journal: Applied Economics*. **3**(4), 56–85. ISSN 1945-7782.

ANDERSON, D. J., J. REEVE a D. M. BIRD, 1997. Sexually dimorphic eggs, nestling growth and sibling competition in American Kestrels *Falco sparverius*. *Functional Ecology*. **11**(3), 331–335. ISSN 1365-2435.

ANDERSON, Judith L. a Charles B. CRAWFORD, 1993. Trivers-willard rules for sex allocation: When do they maximize expected grandchildren in humans? *Human Nature*. **4**(2), 137–174. ISSN 1045-6767, 1936-4776.

AUSTAD, Steven N. a Mel E. SUNQUIST, 1986. Sex-ratio manipulation in the common opossum. *Nature*. **324**(6092), 58. ISSN 1476-4687.

BARON-COHEN, Simon, 2002. The extreme male brain theory of autism. *Trends in Cognitive Sciences*. **6**(6), 248–254. ISSN 1364-6613.

BATEMAN, A. J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. **2**(3), 349–368. ISSN 1365-2540.

BEHIE, A. M. a M. H. O'DONNELL, 2018. Higher parental perceptions of wealth associated with the birth of more sons in an australian population. *Journal of Biosocial Science*. **50**(4), 569–572. ISSN 0021-9320, 1469-7599.

- BERECZKEI, Tamas a R. I. M. DUNBAR, 1997. Female-biased reproductive strategies in a Hungarian Gypsy population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **264**(1378), 17–22. ISSN 1471-2954.
- BERECZKEI, Tamas a R. I. M. DUNBAR, 2002. Helping-at-the-Nest and Sex-Biased Parental Investment in a Hungarian Gypsy Population. *Current Anthropology*. **43**(5), 804–809. ISSN 0011-3204.
- BETZIG, Laura, 1995. Wanting Women Isn't New; Getting Them Is: Very. *Politics and the Life Sciences*. **14**(1), 24–25. ISSN 0730-9384.
- BETZIG, Laura a Samantha WEBER, 1995. Presidents Preferred Sons. *Politics and the Life Sciences*. **14**(1), 61–64. ISSN 0730-9384, 1471-5457.
- BIBBINS, Paul E., Larry I. LIPSHULTZ, Jonathan B. WARD a Marvin S. LEGATOR, 1988. Fluorescent body distribution in spermatozoa in the male with exclusively female offspring. *Fertility and Sterility*. **49**(4), 670–675. ISSN 00150282.
- BOESCH, Christophe, 1997. Evidence for dominant wild female chimpanzees investing more in sons. *Animal Behaviour*. **54**(4), 811–815. ISSN 0003-3472.
- BOONE, James L., 1986. Parental Investment and Elite Family Structure in Preindustrial States: A Case Study of Late Medieval-Early Modern Portuguese Genealogies. *American Anthropologist*. **88**(4), 859–878. ISSN 0002-7294.
- BOULAND, Andrew J., Ariel E. WHITE, Kevin P. LONABAUGH, Claire W. VARIAN-RAMOS a Daniel A. CRISTOL, 2012. Female-biased offspring sex ratios in birds at a mercury-contaminated river. *Journal of Avian Biology*. **43**(3), 244–251. ISSN 1600-048X.
- BRIAN, Éric a Marie JAISSON, 2007. *The Descent of Human Sex Ratio at Birth A Dialogue between Mathematics, Biology and Sociology*. Dordrecht: Springer Netherlands. ISBN 978-1-4020-6036-6.
- BROSNAN, Mark a Ian WALKER, 2009. A Preliminary Investigation into the Potential Role of Waist Hip Ratio (WHR) Preference within the Assortative Mating Hypothesis of Autistic Spectrum Disorders. *Journal of Autism and Developmental Disorders*. **39**(1), 164–171. ISSN 0162-3257, 1573-3432.
- BROWN, G. R. a J. B. SILK, 2002. Reconsidering the null hypothesis: Is maternal rank associated with birth sex ratios in primate groups? *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **99**(17), 11252–11255. ISSN 0027-8424, 1091-6490.

- BROWN, Gillian R., 2001. Sex-biased investment in nonhuman primates: can Trivers & Willard's theory be tested? *Animal Behaviour*. **61**(4), 683–694. ISSN 00033472.
- BRUCKNER, Tim A., Ralph CATALANO a Jennifer AHERN, 2010. Male fetal loss in the U.S. following the terrorist attacks of September 11, 2001. *BMC Public Health*. **10**(1), 273. ISSN 1471-2458.
- BUSS, David M., 1989. Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*. **12**(1), 1–14. ISSN 1469-1825, 0140-525X.
- CAMERON, Elissa Z., 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **271**(1549), 1723–1728. ISSN 1471-2954.
- CAMERON, Elissa Z. a Fredrik DALERUM, 2009. A Trivers-Willard Effect in Contemporary Humans: Male-Biased Sex Ratios among Billionaires. *PLoS ONE*. **4**(1), e4195. ISSN 1932-6203.
- CAMERON, Elissa Z., Patrick R. LEMONS, Philip W. BATEMAN a Nigel C. BENNETT, 2008. Experimental alteration of litter sex ratios in a mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **275**(1632), 323–327. ISSN 0962-8452.
- CAMPBELL, R. B., 2001. John Graunt, John Arbuthnott, and the human sex ratio. *Human Biology*. **73**(4), 605–610. ISSN 0018-7143.
- CATALANO, R., T. BRUCKNER, A.R. MARKS a B. ESKENAZI, 2006. Exogenous shocks to the human sex ratio: the case of September 11, 2001 in New York City. *Human Reproduction*. **21**(12), 3127–3131. ISSN 1460-2350, 0268-1161.
- CATALANO, R., T. YORIFUJI a I. KAWACHI, 2013. Natural selection In Utero: Evidence from the great East Japan earthquake. *American Journal of Human Biology*. **25**(4), 555–559. ISSN 1520-6300.
- CENTRAL INTELLIGENCE AGENCY, 2018. *The CIA World Factbook 2018-2019*. New York: Skyhorse. ISBN 978-1-5107-4027-3.
- CLARK, Anne Barrett, 1978. Sex Ratio and Local Resource Competition in a Prosimian Primate. *Science*. **201**(4351), 163–165. ISSN 0036-8075, 1095-9203.
- CLOUT, Mick N., Graeme P. ELLIOTT a Bruce C. ROBERTSON, 2002. Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biological Conservation*. **107**(1), 13–18. ISSN 00063207.



CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON a F. E. GUINNESS, 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*. **308**(5957), 358–360. ISSN 0028-0836, 1476-4687.

ČESKÝ STATISTICKÝ ÚŘAD, 2016. *Porodnost a plodnost za období 2011 - 2015* [online]. Praha: Český statistický úřad. Obyvatelstvo [cit. 2019-08-15]. Dostupné

z: <https://www.czso.cz/csu/czso/porodnost-a-plodnost-2011-2015>

ČESKÝ STATISTICKÝ ÚŘAD, 2018. *Demografická ročenka České republiky 2017* [online]. Praha: Český statistický úřad. Lidé a společnost [cit. 2019-08-15]. Dostupné

z: <https://www.czso.cz/csu/czso/demograficka-rocenka-ceske-republiky-x36hy5c4db>

ČVOROVIĆ, Jelena, 2006. Gypsies Drown in Shallow Water: Oral Narratives among Macva Gypsies. *Journal of Folklore Research*. **43**(2), 129–148. ISSN 07377037.

ČVOROVIĆ, Jelena, J. Philippe RUSHTON a Lazar TENJEVIC, 2008. Maternal IQ and child mortality in 222 Serbian Roma (Gypsy) women. *Personality and Individual Differences*. **44**(7), 1604–1609. ISSN 0191-8869.

DAMA, Madhukar S., Lenka MARTINEC NOVÁKOVÁ a Jaroslav FLEGR, 2016. Do differences in *Toxoplasma* prevalence influence global variation in secondary sex ratio? Preliminary ecological regression study. *Parasitology*. **143**(9), 1193–1203. ISSN 0031-1820, 1469-8161.

DAMA, Madhukar Shivajirao, 2013. Human sex ratio at birth, HIV/AIDS and tuberculosis. *Journal of Epidemiology and Community Health*. **67**(4), 378.2-378. ISSN 0143-005X, 1470-2738.

DARWIN, Charles, 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex. By Charles Darwin ... In two volumes...With illustrations*. London: John Murray.

DARWIN, Charles, 1874. *The descent of man, and selection in relation to sex ... Second edition, revised and augmented, with illustrations. Tenth thousand*. London: John Murray.

DE LOOZE, Ellen MA a Sarah BM KRAAK, 1992. A new hypothesis on the evolution of sex determination in vertebrates; big females ZW, big males XY. *Netherlands Journal of Zoology*. **43**(3–4), 260–273. ISSN 1568-542X.

DEGENHARDT, Annette, Paul THOLEY a Hedwig MICHAELIS, 1980. Primary sex ratio of 125 males to 100 females? Analysis of an artifact. *Journal of Human Evolution*. **9**(8), 651–654. ISSN 0047-2484.

DENNY, Kevin, 2008. Big and tall parents do not have more sons. *Journal of Theoretical Biology*. **250**(4), 752–753. ISSN 0022-5193.

- DUDEL, Christian a Dr. KLÜSENER Sebastian, 2016. Estimating male fertility in eastern and western Germany since 1991: A new lowest low? *Demographic Research*. **35**(53), 1549–1560. ISSN 1435-9871.
- EDLUND, Lena, 1999. Son Preference, Sex Ratios, and Marriage Patterns. *Journal of Political Economy*. **107**(6), 1275–1304. ISSN 0022-3808.
- EDWARDS, A. W., 2000. Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theoretical Population Biology*. **58**(3), 255–257. ISSN 0040-5809.
- EDWARDS, A. W. F., 1998. Natural Selection and the Sex Ratio: Fisher's Sources. *The American Naturalist*. **151**(6), 564–569. ISSN 0003-0147.
- EHRlich, S. F., B. ESKENAZI, M. M. HEDDERSON a A. FERRARA, 2012. Sex ratio variations among the offspring of women with diabetes in pregnancy. *Diabetic Medicine*. **29**(9), e273–e278. ISSN 0742-3071.
- EMLEN, Stephen T., 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **1**(3), 283–313. ISSN 1432-0762.
- ESSOCK-VITALE, Susan M., 1984. The reproductive success of wealthy Americans. *Ethology and Sociobiology*. **5**(1), 45–49. ISSN 0162-3095.
- EUROPEAN PAEDIATRIC HEPATITIS C VIRUS NETWORK, 2005. A Significant Sex—but Not Elective Cesarean Section—Effect on Mother-to-Child Transmission of Hepatitis C Virus Infection. *The Journal of Infectious Diseases*. **192**(11), 1872–1879. ISSN 0022-1899.
- FESTA-BIANCHET, Marco, 1996. Offspring sex ratio studies of mammals: Does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Écoscience*. **3**(1), 42–44. ISSN 1195-6860, 2376-7626.
- FISHER, Michael O, Ruedi G NAGER a Pat MONAGHAN, 2006. Compensatory Growth Impairs Adult Cognitive Performance. *PLoS Biology*. **4**(8). ISSN 1544-9173.
- FISHER, Ronald Aylmer, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- FLEGR, Jaroslav, 2007. Effects of Toxoplasma on Human Behavior. *Schizophrenia Bulletin*. **33**(3), 757–760. ISSN 0586-7614.

FLEGR, Jaroslav, Joseph PRANDOTA, Michaela SOVIČKOVÁ a Zafar H. ISRAILI, 2014. Toxoplasmosis – A Global Threat. Correlation of Latent Toxoplasmosis with Specific Disease Burden in a Set of 88 Countries. *PLOS ONE*. **9**(3), e90203. ISSN 1932-6203.

FOSSØY, Frode, Arne MOKSNES, Eivin RØSKAFT, Anton ANTONOV, Andrzej DYRCZ, Csaba MOSKAT, Peter S. RANKE, Jarkko RUTILA, Johan R. VIKAN a Bård G. STOKKE, 2012. Sex Allocation in Relation to Host Races in the Brood-Parasitic Common Cuckoo (*Cuculus canorus*). *PLOS ONE*. **7**(5), e36884. ISSN 1932-6203.

FREEMAN, D. Carl, Barbara A. WACHOCKI, Michael J. STENDER, Dan E. GOLDSCHLAG a Helen J. MICHAELS, 1994. Seed size and sex ratio in spinach: Application of the Trivers-Willard hypothesis to plants. *Écoscience*. **1**(1), 54–63. ISSN 1195-6860.

FUJITA, Masako, Eric A. ROTH, Yun-Jia LO, Carolyn HURST, Jennifer VOLLNER a Ashley KENDELL, 2012. Low serum vitamin A mothers breastfeed daughters more often than sons in drought-ridden northern Kenya: a test of the Trivers–Willard hypothesis. *Evolution and Human Behavior*. **33**(4), 357–364. ISSN 1090-5138.

GELMAN, Andrew, 2007. Letter to the editors regarding some papers of Dr. Satoshi Kanazawa. *Journal of Theoretical Biology*. **245**(3), 597–599. ISSN 00225193.

GELMAN, Andrew, 2015. The Connection Between Varying Treatment Effects and the Crisis of Unreplicable Research: A Bayesian Perspective. *Journal of Management*. **41**(2), 632–643. ISSN 0149-2063.

GELMAN, Andrew a David WEAKLIEM, 2009. Of Beauty, Sex and Power: Too little attention has been paid to the statistical challenges in estimating small effects. *American Scientist*. **97**(4), 310–316. ISSN 0003-0996.

GRECH, Victor, 2015a. Gendercide and femineglect. *Early Human Development*. **91**(12), 851–854. ISSN 03783782.

GRECH, Victor, 2015b. The Great Recession of 2007 in the United States and the male: female ratio at birth. *Journal of the Turkish German Gynecological Association*. **16**(2), 70–73. ISSN 1309-0399.

GRECH, Victor, 2015c. The Secondary Sex Ratio at Birth Was Depressed in Quebec by the Sovereignty Referendums. *Journal of Obstetrics and Gynaecology Canada*. **37**(5), 405–411. ISSN 1701-2163.

GRECH, Victor a Gwinyai MASUKUME, 2016. The sex ratio at birth in South Africa may be a sentinel health indicator. *Early Human Development*. **103**, 225–227. ISSN 0378-3782.

GUINNESS WORLD RECORDS, 2017. *Guinness World Records 2018*. London: Guinness World Records Limited. ISBN 978-1-68412-146-5.

HAMILTON, W. D., 1967. Extraordinary Sex Ratios. *Science*. **156**(3774), 477–488. ISSN 0036-8075, 1095-9203.

HANSEN, Dorthe, Henrik MØLLER a Jørn OLSEN, 1999. Severe periconceptional life events and the sex ratio in offspring: follow up study based on five national registers. *BMJ*. **319**(7209), 548–549. ISSN 0959-8138, 1468-5833.

HARDY, Ian C. W. a Sven KRACKOW, 1995. Does sex appeal to zoos? *Trends in Ecology & Evolution*. **10**(12), 478–479. ISSN 0169-5347.

HASSAN, Mohamed A. M. a Stephen R. KILLICK, 2003. Effect of male age on fertility: evidence for the decline in male fertility with increasing age. *Fertility and Sterility*. **79**(Supplement 3), 1520–1527. ISSN 0015-0282.

HATTERS FRIEDMAN, Susan a Phillip J. RESNICK, 2007. Child murder by mothers: patterns and prevention. *World Psychiatry*. **6**(3), 137–141. ISSN 1723-8617.

HELLE, Samuli, 2008. Height, weight, body mass index and offspring sex at birth in contemporary Finnish women. *Journal of Theoretical Biology*. **252**(4), 773–775. ISSN 0022-5193.

HEWISON, A.J.Mark a Jean-Michel GAILLARD, 1999. Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology & Evolution*. **14**(6), 229–234. ISSN 01695347.

HILSENATH, Robin E., Monte SWARUP, Farideh Z. BISCHOFF, John E. BUSTER a Sandra A. CARSON, 1997. Effect of sexual abstinence on the proportion of X-bearing sperm as assessed by multicolor fluorescent in situ hybridization. *Fertility and Sterility*. **68**(3), 510–513. ISSN 00150282.

HOUDEK, Petr, Ondřej DVOULETÝ a Marek PAŽITKA, 2019. Biological, environmental and socioeconomic determinants of the human birth sex ratio in the Czech Republic. *Journal of Biosocial Science*. 1–20. ISSN 0021-9320, 1469-7599.

CHAHNAZARIAN, A. a W.T. LONDON, 1988. Hepatitis b and the sex ratio at birth: A comparative analysis of four populations. *Journal of Biosocial Science*. **20**(3), 357–370. ISSN 0021-9320.

CHARNOV, E. L., R. L. LOS-DEN HARTOGH, W. T. JONES a J. VAN DEN ASSEM, 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*. **289**(5793), 27–33. ISSN 0028-0836, 1476-4687.

JAMES, W. H., 1980. Gonadotrophin and the human secondary sex ratio. *British Medical Journal*. **281**(6242), 711–712. ISSN 0959-8138, 1468-5833.

JAMES, W. H., 1995. What stabilizes the sex ratio? *Annals of Human Genetics*. **59**(2), 243–249. ISSN 0003-4800, 1469-1809.

JAMES, W. H., 2004. Further evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels around the time of conception. *Human Reproduction*. **19**(6), 1250–1256. ISSN 1460-2350.

JAMES, William H., 2009. The variations of human sex ratio at birth during and after wars, and their potential explanations. *Journal of Theoretical Biology*. **257**(1), 116–123. ISSN 0022-5193.

JAMES, William H., 2013. Studies of Human Sex Ratios at Birth May Lead to the Understanding of Several Forms of Pathology. *Human Biology*. **85**(5), 769–787. ISSN 0018-7143, 1534-6617.

JAMES, William H., 2015. Proximate causes of the variation of the human sex ratio at birth. *Early Human Development*. **91**(12), 795–799. ISSN 03783782.

JAMES, William H. a Victor GRECH, 2017. A review of the established and suspected causes of variations in human sex ratio at birth. *Early Human Development*. **109**, 50–56. ISSN 0378-3782.

JAMES, William H. a Victor GRECH, 2018. Can sex ratios at birth be used in the assessment of public health, and in the identification of causes of selected pathologies? *Early Human Development*. **118**, 15–21. ISSN 0378-3782.

KANAZAWA, Satoshi, 2005. Big and tall parents have more sons: Further generalizations of the Trivers–Willard hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*. **235**(4), 583–590. ISSN 0022-5193.

KANAZAWA, Satoshi, 2006. Violent men have more sons: Further evidence for the generalized Trivers–Willard hypothesis (gTWH). *Journal of Theoretical Biology*. **239**(4), 450–459. ISSN 00225193.

KANAZAWA, Satoshi, 2007a. Beautiful parents have more daughters: A further implication of the generalized Trivers–Willard hypothesis (gTWH). *Journal of Theoretical Biology*. **244**(1), 133–140. ISSN 0022-5193.

KANAZAWA, Satoshi, 2007b. Big and tall soldiers are more likely to survive battle: a possible explanation for the ‘returning soldier effect’ on the secondary sex ratio. *Human Reproduction*. **22**(11), 3002–3008. ISSN 0268-1161.

- KANAZAWA, Satoshi, 2008. Are schizophrenics more religious? Do they have more daughters? *Behavioral and Brain Sciences*. **31**(3), 272–273. ISSN 1469-1825, 0140-525X.
- KANAZAWA, Satoshi a Péter APARI, 2009. Sociosexually unrestricted parents have more sons: A further application of the generalized Trivers–Willard hypothesis (gTWH). *Annals of Human Biology*. **36**(3), 320–330. ISSN 0301-4460, 1464-5033.
- KANAZAWA, Satoshi a Diane J REYNIERS, 2009. The role of height in the sex difference in intelligence. *The American Journal of Psychology*. **122**(4), 527–536. ISSN 0002-9556.
- KANAZAWA, Satoshi a Griet VANDERMASSEN, 2005. Engineers have more sons, nurses have more daughters: an evolutionary psychological extension of Baron–Cohen’s extreme male brain theory of autism. *Journal of Theoretical Biology*. **233**(4), 589–599. ISSN 0022-5193.
- KAŇKOVÁ, Š, P. KODYM, D. FRYNTA, R. VAVŘINOVÁ, A. KUBĚNA a J. FLEGR, 2007a. Influence of latent toxoplasmosis on the secondary sex ratio in mice. *Parasitology*. **134**(12), 1709–1717. ISSN 1469-8161, 0031-1820.
- KAŇKOVÁ, Š., J. ŠULC, K. NOUZOVÁ, K. FAJRLÍK, D. FRYNTA a J. FLEGR, 2007b. Women infected with parasite *Toxoplasma* have more sons. *Naturwissenschaften*. **94**(2), 122–127. ISSN 1432-1904.
- KOLK, Martin a Sebastian SCHNETTLER, 2016. Socioeconomic status and sex ratios at birth in Sweden: No evidence for a Trivers-Willard effect for a wide range of status indicators: Socioeconomic Status and Sex Ratios at Birth in Sweden. *American Journal of Human Biology*. **28**(1), 67–73. ISSN 10420533.
- KRACKOW, Sven, 1995. The developmental asynchrony hypothesis for sex ratio manipulation. *Journal of Theoretical Biology*. **176**(2), 273–280. ISSN 00225193.
- LAZARUS, John, 2002. Human sex ratios: adaptations and mechanisms, problems and prospects. In: Ian C. W HARDY *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-81896-4.
- LIEM, Marieke a Frans KOENRAADT, 2008. Filicide: A comparative study of maternal versus paternal child homicide. *Criminal Behaviour and Mental Health*. **18**(3), 166–176. ISSN 1471-2857.
- LOK, Anna S. F. a Brian J. MCMAHON, 2007. Chronic hepatitis B. *Hepatology*. **45**(2), 507–539. ISSN 1527-3350.
- LYNCH, Robert F. a Emily C. LYNCH, 2017. The impact of parental investment on lifetime reproductive success in Iceland. *PeerJ*. **5**, e2904. ISSN 2167-8359.

- MARLOWE, F., 2000. Paternal investment and the human mating system. *Behavioural Processes*. **51**(1), 45–61. ISSN 0376-6357.
- MARTINEZ, Gladys, Kimberly DANIELS a Anjani CHANDRA, 2012. Fertility of men and women aged 15-44 years in the United States: National Survey of Family Growth, 2006-2010. *National Health Statistics Reports*. (51), 1–28. ISSN 2164-8344.
- MATHEWS, Fiona, Paul J. JOHNSON a Andrew NEIL, 2008. You are what your mother eats: evidence for maternal preconception diet influencing foetal sex in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **275**(1643), 1661–1668. ISSN 1364-5021.
- MAYR, Ernst, 1961. Cause and Effect in Biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science*. **134**(3489), 1501–1506. ISSN 0036-8075, 1095-9203.
- MAZUMDER, Bhashkar a Zachary SEESKIN, 2015. Breakfast Skipping, Extreme Commutes, and the Sex Composition at Birth. *Biodemography and Social Biology*. **61**(2), 187–208. ISSN 1948-5565.
- MCMILLEN, M. M., 1979. Differential mortality by sex in fetal and neonatal deaths. *Science*. **204**(4388), 89–91. ISSN 0036-8075, 1095-9203.
- MCNUTT, J. Weldon a Joan B. SILK, 2008. Pup production, sex ratios, and survivorship in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**(7), 1061–1067. ISSN 1432-0762.
- MILLER, Alan S. a Satoshi KANAZAWA, 2007. *Why beautiful people have more daughters*. New York: Perigee Trade. ISBN 978-0-399-53365-5.
- MOORE, Janice, 1984. Altered Behavioral Responses in Intermediate Hosts -- An Acanthocephalan Parasite Strategy. *The American Naturalist*. **123**(4), 572–577. ISSN 0003-0147.
- MORABIA, A., M. C. COSTANZA a WORLD HEALTH ORGANIZATION COLLABORATIVE STUDY OF NEOPLASIA AND STEROID CONTRACEPTIVES, 1998. International Variability in Ages at Menarche, First Livebirth, and Menopause. *American Journal of Epidemiology*. **148**(12), 1195–1205. ISSN 0002-9262, 1476-6256.
- NAVARA, Kristen J., 2014. Low Gestational Weight Gain Skews Human Sex Ratios towards Females. *PLoS ONE*. **9**(12), e114304. ISSN 1932-6203.
- NETTLE, Daniel, 2002. Height and reproductive success in a cohort of british men. *Human Nature*. **13**(4), 473–491. ISSN 1045-6767, 1936-4776.

OBEL, Carsten, Tine Brink HENRIKSEN, Niels Jørgen SECHER, Brenda ESKENAZI a Morten HEDEGAARD, 2007. Psychological distress during early gestation and offspring sex ratio. *Human Reproduction*. **22**(11), 3009–3012. ISSN 0268-1161.

OBERZAUCHER, Elisabeth a Karl GRAMMER, 2014. The Case of Moulay Ismael - Fact or Fancy? *PLOS ONE*. **9**(2), e85292. ISSN 1932-6203.

ORZACK, Steven Hecht, J. William STUBBLEFIELD, Viatcheslav R. AKMAEV, Pere COLLS, Santiago MUNNÉ, Thomas SCHOLL, David STEINSALTZ a James E. ZUCKERMAN, 2015. The human sex ratio from conception to birth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **112**(16), E2102–E2111. ISSN 0027-8424, 1091-6490.

OSTER, E., 2005. Hepatitis B and the case of the missing women. *Journal of Political Economy*. **113**(6), 1163–1216. ISSN 0022-3808.

PALMER-HAGUE, Jaime L. a Neil V. WATSON, 2016. Effects of Mother and Father Dominance on Offspring Sex in Contemporary Humans. *Adaptive Human Behavior and Physiology*. **2**(1), 57–76. ISSN 2198-7335.

PAWELEC, Graham, Evelyn DERHOVANESSIAN, Anis LARBI, Jan STRINDHALL a Anders WIKBY, 2009. Cytomegalovirus and human immunosenescence. *Reviews in Medical Virology*. **19**(1), 47–56. ISSN 1099-1654.

PFEIFFER, R. J., A. R. LUCAS a D. M. ILSTRUP, 1986. Effect of anorexia nervosa on linear growth. *Clinical Pediatrics*. **25**(1), 7–12. ISSN 0009-9228.

PIAZZE, J, G NIGRO, M MAZZOCCO, E MARCHIANI, V BRANCATO, M. M ANCESCHI a E. V COSMI, 1999. The effect of primary cytomegalovirus infection on fetal lung maturity indices. *Early Human Development*. **54**(2), 137–144. ISSN 0378-3782.

PRABHAKARAN, Rajani, Madhusmita MISRA, Karen K. MILLER, Kimberly KRUCZEK, Shankeertha SUNDARALINGAM, David B. HERZOG, Debra K. KATZMAN a Anne KLIBANSKI, 2008. Determinants of Height in Adolescent Girls With Anorexia Nervosa. *Pediatrics*. **121**(6), e1517–e1523. ISSN 0031-4005, 1098-4275.

RATCLIFFE, Amy A, Allan G. HILL a Gijs WALRAVEN, 2000. Separate lives, different interests: male and female reproduction in the Gambia. *Bulletin of the World Health Organization*. **78**(5), 570–579. ISSN 0042-9686.



- ROBERTS, Alun M., 1978. The origins of fluctuations in the human secondary sex ratio. *Journal of Biosocial Science*. **10**(2). ISSN 0021-9320, 1469-7599.
- SEAR, Rebecca a Ruth MACE, 2008. Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival. *Evolution and Human Behavior*. **29**(1), 1–18. ISSN 1090-5138.
- SHAW, R. F. a J. D. MOHLER, 1953. The Selective Significance of the Sex Ratio. *The American Naturalist*. **87**(837), 337–342. ISSN 0003-0147.
- SHEARER, M. L., R. T. DAVIDSON a S. M. FINCH, 1967. The sex ratio of offspring born to state hospitalized schizophrenic women. *Journal of Psychiatric Research*. **5**(4), 349–350. ISSN 0022-3956.
- SHELDON, Ben C. a Stuart A. WEST, 2004. Maternal Dominance, Maternal Condition, and Offspring Sex Ratio in Ungulate Mammals. *The American Naturalist*. **163**(1), 40–54. ISSN 0003-0147, 1537-5323.
- SHEPARD, Colin W, Lyn FINELLI a Miriam J ALTER, 2005. Global epidemiology of hepatitis C virus infection. *The Lancet Infectious Diseases*. **5**(9), 558–567. ISSN 1473-3099.
- SHIELDS, M. D., B. O'HARE, J. NELSON, M. C. STEWART a P. COYLE, 2002. Different sex ratios at birth in Europe and North America - Maternal cytomegalovirus seropositivity affects sex determination. *BMJ*. **325**(7359), 334–335. ISSN 0959-8138.
- SHIFOTOKA, Anna a Andrew W. FOGARTY, 2013. Is the human sex ratio at birth a sentinel health indicator that is associated with HIV/AIDS and tuberculosis prevalences in the 21st century? *Journal of Epidemiology and Community Health*. **67**(4), 327–331. ISSN 0143-005X, 1470-2738.
- SCHNETTLER, Sebastian, 2013. Revisiting a Sample of U.S. Billionaires: How Sample Selection and Timing of Maternal Condition Influence Findings on the Trivers-Willard Effect. *PLoS ONE*. **8**(2), e57446. ISSN 1932-6203.
- SCHOUMAKER, Bruno, 2017. Measuring male fertility rates in developing countries with Demographic and Health Surveys: An assessment of three methods. *Demographic Research*. **36**, 803–850. ISSN 1435-9871.
- SCHWINGER, E., J. ITES a Bettina KORTE, 1976. Studies on frequency of Y chromatin in human sperm. *Human Genetics*. **34**(3), 265–270. ISSN 0340-6717, 1432-1203.
- SINCLAIR, Andrew H., Philippe BERTA, Mark S. PALMER, J. Ross HAWKINS, Beatrice L. GRIFFITHS, Matthijs J. SMITH, Jamie W. FOSTER, Anna-Maria FRISCHAUF, Robin LOVELL-BADGE a Peter N.

GOODFELLOW, 1990. A gene from the human sex-determining region encodes a protein with homology to a conserved DNA-binding motif. *Nature*. **346**(6281), 240. ISSN 1476-4687.

SMALLWOOD, Peter D. a John A. SMALLWOOD, 1998. Seasonal shifts in sex ratios of fledgling American kestrels (*Falco sparverius paulus*): The Early Bird Hypothesis. *Evolutionary Ecology*. **12**(7), 839–853. ISSN 1573-8477.

SMITH, J. Maynard a G. R. PRICE, 1973. The Logic of Animal Conflict. *Nature*. **246**(5427), 15. ISSN 1476-4687.

STEIN, Aryeh D., Paul G. BARNETT a Daniel W. SELLEN, 2004. Maternal undernutrition and the sex ratio at birth in Ethiopia: evidence from a national sample. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **271**(suppl\_3), S37–S39. ISSN 0962-8452, 1471-2954.

STEIN, James H. a Lynn Whisnant REISER, 1994. A study of white middle-class adolescent boys' responses to „semenarche" (the first ejaculation). *Journal of Youth and Adolescence*. **23**(3), 373–384. ISSN 0047-2891, 1573-6601.

TALLAL, Paula, Randal ROSS a Susan CURTISS, 1989. Unexpected sex-ratios in families of language/learning-impaired children. *Neuropsychologia*. **27**(7), 987–998. ISSN 0028-3932.

TRIVERS, Robert, 2002. *Natural selection and social theory: selected papers of Robert Trivers*. New York: Oxford University Press. Evolution and cognition. ISBN 978-0-19-513061-4.

TRIVERS, Robert, 2015. *Wild Life: Adventures of an Evolutionary Biologist*. New Brunswick: Plympton. ISBN 978-1-938972-12-6.

TRIVERS, Robert L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: Bernard G. CAMPBELL *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Chicago: Aldine-Atherton. ISBN 978-0-202-02005-1.

TRIVERS, Robert L. a Dan E. WILLARD, 1973. Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science*. **179**(4068), 90–92. ISSN 0036-8075, 1095-9203.

VOLAND, Eckart, Claudia ENGEL a Peter STEPHAN, 1997. Population Increase and Sex-Biased Parental Investment in Humans: Evidence from 18th-and 19th-Century Germany. *Current Anthropology*. **38**(1), 129–135. ISSN 0011-3204, 1537-5382.

WILLARD, Dan E., 2017. Implications of the Trivers-Willard Sex Ratio Hypothesis for Avian Species and Poultry Production, And a Summary of the Historic Context of this Research. In: *arXiv:1707.00039 [q-bio]* [online]. [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <http://arxiv.org/abs/1707.00039>

WILLIAMS, G. C., 1979. The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. **205**(1161), 567–580. ISSN 0962-8452.

WORLD HEALTH ORGANISATION, 2018. *Global tuberculosis report 2018*. Geneva: World Health Organization. ISBN 978-92-4-156564-6.