

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Genetika volně žijících živočichů



Bc. Lukáš Pazdera

Reprodukční stárnutí u samic vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*): vliv věku na jednotlivé komponenty reprodukčního úspěchu

Reproductive senescence in female barn swallows (*Hirundo rustica*): age-related changes in components of reproductive success

Diplomová práce

Vedoucí práce: MVDr. Oldřich Tomášek, Ph.D.
Konzultant: Prof. doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2020

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 dne

Lukáš Pazdera

.....

Poděkování

Rád bych poděkovala svému školiteli MVDr. Oldřichu Tomáškoví, Ph.D. za vedení mé práce, za možnost podílet se na výzkumu vlaštovky obecné na Třeboňsku a dále za rady a pomoc během psaní a velkou trpělivost při kontrole textu mé diplomové práce. Dále bych rád poděkoval prof. Mgr. Tomáši Albrechtovi, Ph.D. za konzultace mé práce, a dále celému vlaštovčímu týmu za spolupráci a skvělou atmosféru v terénu. Děkuji také mé rodině a přátelům za nekonečnou podporu.

Abstrakt

Vliv věku na fitness jedince je jedním z klíčových témat evoluční ekologie. V současnosti intenzivně studovaným projevem věku je stárnutí organismu, tedy zhoršování tělesných funkcí a kondice s věkem. Narůstající počet studií ukazuje, že stárnutí je i ve volné přírodě spíše pravidlem než výjimkou, a to i u krátkověkých druhů, u nichž nebylo stárnutí v minulosti vůbec předpokládáno. I přes vzrůstající zájem evolučních ekologů o toto téma, však zůstávají některé důležité aspekty přehlíženy. Stárnutí znaků je studováno většinou odděleně, chybí tak informace, zda mají jednotlivé znaky podobnou nebo odlišnou dynamiku stárnutí. Tato informace je nutná pro zhodnocení toho, zda jednotlivé znaky stárnou synchronně, jak to predikuje Williamsova teorie antagonistické pleiotropie, či naopak asynchronně. Vhodnými znaky ke studiu stárnutí jsou ty, které se zapojují do procesu rozmnožování. Reprodukce je sekvenční proces, skládající se z mnoha komponent, mezi něž patří například exprese pohlavních ornamentů (atraktivita), načasování hnízdění, počet vajec ve snůšce a jejich velikost atd. V současné době se ale ví málo o tom, které z těchto komponent reprodukce jsou stárnutím ovlivněny nejvíce, a které jsou k vlivu věku rezistentní. Dobře není prostudována ani dynamika nebo (a)synchronie stárnutí v jednotlivých reprodukčních znacích.

V této práci jsem využil data z dlouhodobě sledované populace vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) s cílem analyzovat vlivu věku na jednotlivé reprodukční znaky samic (například načasování snůšky, počet vyvedených mláďat a další). Ve své analýze jsem sledoval, zda jednotlivé znaky vykazují stárnutí a pokud ano, zda je jeho průběh u různých znaků podobný (synchronie) či odlišný (asynchronie). Výsledky ukázaly vliv věku u všech studovaných znaků, avšak se značnými rozdíly. Některé znaky vykazovaly pouze maturaci (tzn. zlepšování s věkem) bez jasného stárnutí, zatímco u jiných bylo patrné jasné stárnutí. Také průběh stárnutí se u různých znaků lišil, neboť některé znaky vykazovaly lineární pokles po celou dobu života, zatímco u jiných bylo stárnutí pozorovatelné až v pozdním věku po předchozím období maturace. Z mých výsledků je patrné, že srovnáme-li různé znaky mezi sebou, pozorujeme značnou asynchronii stárnutí. To naznačuje, že koncept synchronie stárnutí navržený na základě teorie antagonistické pleiotropie bude třeba přehodnotit.

Klíčová slova:

Vlaštovka obecná, senescence, reprodukční stárnutí, synchronie stárnutí, asynchronie stárnutí, reprodukční úspěch, pohlavní ornamenty

Abstract

The effect of age on an individual's fitness is one of the key topics of evolution ecology. Currently intensively studied manifestation of age is an aging of organism, thus a deterioration of metabolic functions and condition with age. An increasing count of studies shows that aging in the wild is rather a rule than exception, even with short-lived species of which the aging has not been previously presumed at all. Despite an increasing interest of evolution ecologists in this matter, some important aspects remain overlooked. Senescence of the traits are usually studied separately, therefore, an information whether an individual traits show similar or different aging dynamics is missing. The information is needed to assess if the signs are aging synchronously, as predicted by the William's antagonistic pleiotropy theory, or rather asynchronously. The suitable traits for study are these, which are involved in a reproduction activity. The reproduction is a sequential process consisting of many components, e.g. an expression of sexual ornaments (attractivity), nesting timing, amount of eggs laid and their size, etc. There is currently a little knowledge of which of these reproduction components are affected by the aging the most, and which are resistant to the the effect of age. Well studied is neither dynamics nor aging (a)synchrony in individual reproductions signs.

For this work, I have used a data from a long-term observation on barn swallow (*Hirundo rustica*) population, with a goal of analyzing an influence of age on individual female reproduction traits (e.g. laying eggs timing, hatchlings amount and so on). In my analysis, I have observed whether a separate traits show aging and if so, whether is its process similar (synchrony) or different (asynchrony). The results illustrated the effect of age on all studied traits, although with a highly distinct results. Some characteristics showed only maturation (i.e. improvement with age) without an evident aging, while others displayed a clear aging. A course of aging had differed for separate traits as well, since some of the traits linearly declined for the whole life span, while next had the aging observable only at a late age after a previous maturation period.

From my results is evident, that if we compare a different characteristics with each other, we observe a distinct asynchrony of aging. This indicates, that the concept of aging synchrony based on the antagonistic pleiotropy theory will need to be reconsidered.

Key words:

Barn swallow senescence, reproductive senescence, synchrony of ageing, asynchrony of ageing, reproductiv succes, sexual ornaments

Obsah

1	Úvod	7
2	Stárnutí	9
2.1	Stárnutí sledovaných znaků	10
2.1.1	Ornamentální pohlavní znaky	10
2.1.2	Načasování 1. snůšky	12
2.1.3	Pravděpodobnost rozmnožení a jeho úspěchu	13
2.1.4	Počet a velikost vajec a vrhu	14
2.1.5	Roční reprodukční úspěch	15
3	Teorie stárnutí	17
3.1	Reprodukční stárnutí	18
3.2	(A)synchronie stárnutí	18
4	Metodika	21
4.1	Odchyty dospělců	21
4.2	Hnízdní data	22
4.3	Genetické určení rodičovství	22
4.4	Statistické vyhodnocení	23
5	Výsledky	25
5.1	Změna délky ocasu s věkem	25
5.2	Založení snůšky (kladení prvního vejce)	26
5.3	Velikost snůšky	28
5.4	Počet úspěšných hnízdění	30
5.5	Úspěšnost první snůšky v sezóně	33
5.6	Celkový roční reprodukční úspěch	35
6	Diskuse	38
6.1	Změna délky ocasu s věkem	38
6.2	Zahájení první snůšky v sezóně	38
6.3	Velikost snůšky	39
6.4	Počet úspěšných hnízdění v sezóně	40
6.5	Úspěšnost první snůšky	40
6.6	Počet vyvedených mláďat	41
6.7	Asynchronie stárnutí	42
7	Závěr	44
8	Seznam použité literatury	45

1 Úvod

Vliv věku na fitness jedince je jedním z klíčových témat evoluční ekologie. V současnosti intenzivně studovaným projevem věku je stárnutí organismu, tedy zhoršování tělesných funkcí a kondice s věkem. Narůstající počet studií ukazuje, že stárnutí je i ve volné přírodě spíše pravidlem než výjimkou, a že jeho následky jsou pozorovatelné i u krátkověkých druhů, u kterých nebylo stárnutí v minulosti vůbec předpokládáno (Kirkwood and Austad, 2000; Medawar, 1952). I přes vzrůstající zájem evolučních ekologů o toto téma, zůstávají některé důležité aspekty přehlíženy. Málo je také v současnosti známo o tom, zda jednotlivé znaky a orgánové systémy vykazují podobný nástup a dynamiku stárnutí (tzv. synchronie stárnutí), či zda jsou některé znaky a systémy stárnutím ovlivněny více než jiné (Nussey et al., 2008). Synchronie stárnutí byla predikována Georgem C. Williamsem, autorem široce přijímané evoluční teorie stárnutí zvané teorie antagonistické pleiotropie (Williams, 1957). Tato predikce vychází z předpokladu, že selekce proti stárnutí bude nejsilnější v případě znaků či funkčních jednotek organismu, které budou stárnout nejrychleji, čímž by mělo dojít k synchronizaci stárnutí v různých znacích.

Reprodukce je k takovému studiu vhodná, neboť se jedná o sekvenční proces, skládající se z mnoha komponent. Mezi tyto komponenty patří například exprese pohlavních ornamentů (atraktivita), načasování hnízdění, počet vajec ve snůšce a jejich velikost a další. Několik málo studií, které se zaměřily na více reprodukčních znaků, naznačuje, že reprodukční stárnutí vykazuje velkou míru asynchronie (Nussey et al., 2013). To by mohlo naznačovat, že síla selekce proti stárnutí mezi různými znaky se liší, například v závislosti na intenzitě dopadu stárnutí konkrétního znaku na fitness (Lemaître and Gaillard, 2017).

Diplomová práce je zaměřena na studium vlivu věku na jednotlivé komponenty reprodukčního úspěchu samic u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Vlaštovka obecná je krátkověký dálkový migrant z řádu pěvců, hnízdící semi-koloniálním způsobem nejčastěji v hospodářských objektech. Vysoká věrnost dospělců hnízdišti činí z vlaštovek velmi vhodný modelový druh pro studium stárnutí.

Práce byla zpracovávána na hnízdní populaci vlaštovky obecné na Třeboňsku, která je dlouhodobě sledována od roku 2010. V rámci práce byla zaznamenávána data o věku dospělých samic, expresi jejich pohlavních ornamentů, začátku hnízdění, počtu hnízdění za rok, počtu a velikosti vajec ve snůšce a počtu mláďat, jejich růstu a přežívání. Součástí výzkumu je i

molekulární analýza rodičovství, jež umožňuje přesně určit reprodukční investici jednotlivých samic navzdory výskytu vnitrodruhového hnízdního parazitizmu.

V rámci práce byl studován vliv věku na změny v reprodukčních znacích samic. Cíle práce byly následující:

1. Zjistit, které komponenty reprodukčního úspěchu samic vykazují známky stárnutí a které nikoliv;
2. Posoudit, zda dochází k synchronnímu stárnutí nebo zda je průběh stárnutí ve sledovaných znacích asynchronní;
3. V případě výskytu asynchronního stárnutí zhodnotit, které reprodukční znaky determinují výsledné stárnutí v celkovém ročním reprodukčním úspěchu (tzn. v počtu mláďat vyvedených za sezónu)

2 Stárnutí

Věk představuje jeden z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících reprodukční úspěšnost a přežívání. S rostoucím věkem dochází u živočichů ke zhoršování tělesných funkcí a kondice, což zvyšuje citlivost pro různé vnější a vnitřní vlivy a vede ke stárnutí organismu. Jak organismus stárne, zvyšuje se v důsledku jeho zhoršené funkčnosti pravděpodobnost úhynu jedince (Maynard-Smith, 1962).

Stárnutí lze považovat za zvyšování entropie, přičemž evoluce života je udržována přírodním výběrem (tzn. přednostním odstraňováním hůře fungujících jedinců). Vystává však otázka, proč selekce nevede u organismů k vyvinutí odolnějších tkání, které by entropii nepodléhaly. Vysvětlení bylo předloženo mnoho, a to na různých biologických úrovních. Uspořádání některých tkání může být například natolik komplexní, že v dospělosti nedochází k množení (například nervová tkáň v mozku) a může zde docházet pouze k dílčím opravám, ale nelze tkáň kompletně regenerovat. V dalších tkáních selekce preferuje buňky, které rychle rostou a nikoliv takové, které budou mít výhodu v možném budoucím životě. (Maynard-Smith, 1962).

Až donedávna převažoval názor, že stárnutí, tedy zhoršování tělesné kondice s věkem, se ve volně žijících populacích nevyskytuje, neboť jedinci dříve uhynou v důsledku predace či jiných externích zdrojů mortality (Kirkwood and Austad, 2000; Medawar, 1952). V posledních letech však přibývá studií, sledujících stárnutí, během kterého dochází ke snižování efektivity a účinnosti fungování organismu, například Balboltín et al., (2011); Robertson a Rendell (2001); Copper et al., (2019) a další. Současně dochází ke kumulaci defektů, které je pro stárnoucí organismus stále těžší opravovat. Tento postup stárnutí zvyšuje pravděpodobnost úmrtí organismu na následky oněch poškození (selhání orgánů), predace nebo třeba parazitace (Kirkwood, 1977). Lze tedy předpokládat, že stárnutí je i ve volné přírodě spíše pravidlem než výjimkou, a že jeho následky jsou pozorovatelné i u krátkověkých druhů, například Liu et al., (2008), u kterých nebylo stárnutí v minulosti vůbec předpokládáno.

Dnes převažuje názor, že stárnutí nemá jedinou příčinu, ale podílí se na něm společně větší množství faktorů. Jedním z vnitřních faktorů, který hraje důležitou roli v rychlosti stárnutí, jsou volné kyslíkové radikály a další vysoce reaktivní sloučeniny kyslíku, dusíku a uhlíku (známé jako *reactive species* – RS). Tyto reaktivní částice reagují s buněčnou výbavou organismu, čímž vzniká jeho oxidační poškození, které nelze vždy zcela opravit. Dochází tak k oxidačnímu stresu, který je považován za jeden z důležitých faktorů účastnících se procesu stárnutí

(Pamplona and Costantini, 2011), byť byla jeho role jako hlavní příčiny stárnutí v nedávné době zpochybněna (Lapointe and Hekimi, 2010; Speakman and Selman, 2011).

Dalším významným faktorem ovlivňujícím stárnutí je zkracování a následný rozpad koncových struktur chromozomu – telomer. Tyto struktury jsou tvořeny repetitivními sekvencemi DNA, jež jsou nezbytné pro proces buněčného dělení a chrání chromozomy před možným poškozením nebo fúzí s jinými chromozomy. Během každého buněčného dělení dochází ke zkracování telomer. K zahájení replikace DNA je zapotřebí počáteční sekvence z RNA, ta nasedá na začátek replikovaného úseku DNA. Po proběhlé replikaci je zničena, čímž dochází k tzv. koncovému replikačnímu problému (*end replication problem*). Zkrátí-li se telomery v somatických buňkách příliš, ztrácí tyto buňky schopnost dělení a umírají. Zkracování telomer může být jakousi pojistkou proti rakovinnému bujení, ke kterému by mohlo dojít v důsledku kumulace mutací v DNA somatických buněk (Pauliny et al., 2006).

Intenzita metabolismu je zásadním faktorem pro jednotlivé navzájem si konkurující tělesné funkce. V minulém století začal výzkum sledovat možné souvislosti mezi metabolickým výdejem, velikostí těla a délkou života. Původní hypotéza, známá jako *rate-of-living theory*, založena na pozorování negativní korelace mezi hmotnostně specifickým BMR (bazální metabolický obrat) a délkou života. Tato hypotéza vychází z pozorování, že velká zvířata žijí déle než ta malá a zároveň mají nižší intenzitu metabolismu na jednotku hmotnosti. Tato hypotéza předpokládala, že každý organismus vydá na jednotku hmotnosti za svůj život stejné množství energie, čímž dojde k jeho nevratnému poškození a rozdíl je jen v rychlosti výdeje (Rubner, 1908). Produktem metabolismu jsou již zmíněné kyslíkové radikály, které dle oxidační teorie stárnutí propojují intenzitu metabolismu a stárnutí. K produkci kyslíkových radikálů dochází více při vyšší intenzitě metabolismu (Horum et al., 1987).

2.1 Stárnutí sledovaných znaků

2.1.1 Ornamentální pohlavní znaky

Variabilita mnoha fenotypických znaků má důležitou roli v signalizaci v rámci druhu (Boul et al., 2007). U mnoha druhů jsou pohlavní znaky (například skvrny, zbarvení, parohy apod.) vybírány opačným pohlavím na základě jejich vyšší exprese (například velikost, intenzita zbarvení apod.). Takové ornamenty mohou fungovat jako signály tělesné kondice a genetické kvality jedince, který je nese (Bro-Jørgensen, 2010). Møller například sledoval vliv délky ocasu na čas přiletu vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) ze zimoviště. První přilétají jedinci

s dlouhými pery. Nejdřív samci následováni dlouhoocasými samicemi a následně dalšími jedinci (Møller, 1994).

Délka prodloužených krajních rýdovacích per u vlaštovek obecných je učebnicovým příkladem pohlavně selektovaného kondičně závislého znaku. Samčí krajní rýdovací pera jsou v průměru o 5-20% delší než samičí (Møller, 1994). Délku ocasu jako samičího znaku signalizujícího plodnost své nositelky sledovala studie populace vlaštovek poddruhu *gutturalis* v Číně. Samice vlaštovek s delšími ocasními pery kladly v jedné hnízdní sezoně více vajec. Tyto samice byli také v párech s výrazněji zbarvenými samci a takto složené páry měly v daném roce nejvyšší reprodukční úspěch. To naznačuje, že délka ocasu může být i u samic znak signalizující kvalitu a kondici své nositelky (Liu et al., 2018).

Během stárnutí dochází ke změnám v délce u obou pohlaví. Při sledování délky rýdovacích per u samic vlaštovek obecných bylo pozorováno postupné prodlužování těchto per až do věku tří let s mírným poklesem v dalších letech (Balbontín et al., 2011). Zjištění této studie potvrzují také studie Pap et al., (2019), Møller (1994), Liu et al., (2018) a Møller a de Lope (1999), které též pozorovaly prodlužování rýdovacích per s postupujícím věkem jedince. U samic vlaštovek takové prodlužování sledovala i studie Balbontín et al. (2011), zpočátku se ocas prodlužoval až do třetího roku života, v pozdějším věku se změny neprojeví (Balbontín et al., 2011). Nicméně k tomuto výsledku autoři došli pomocí kvadratického efektu, přičemž vyšší polynomy testovány nebyly a vykázané stárnutí by tedy mohlo být matematickým artefaktem (Bouwhuis et al., 2009).

Ornamenty (konkrétně bílé skvrny) samic lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*) se během života zvětšovaly (Evans et al., 2011). Vyšší intenzitu ornamentů, sytosti barvy zobáku, pozorována také u zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*). Obě pohlaví zebříček měly s vyšším věkem červenější (sytější) zobáky. Toto pozorování však není z divoké populace, ale od ptáků držených v zajetí (Simons et al., 2016).

Výsledky výše uvedených studií naznačují, že výrazné atraktivní znaky mají význam i u samic a nejsou jen samčí doménou. Jednotlivé kondičně závislé znaky mohou u samic signalizovat jejich kvality a mít pozitivní vliv na jejich fitness (Balbontín et al., 2011; Liu et al., 2018; Møller, 1994; Pap et al., 2019). Ve většině uvedených studií se ornamentální znaky do určitého věku zlepšují a další změny nebyly zaznamenány (Evans et al., 2011; Liu et al., 2018; Møller, 1994; Møller and Lope, 1999; Pap et al., 2019), v některých případech by ale absence stárnutí ve vyšším věku mohla být matematickým artefaktem (Bouwhuis et al., 2009).

2.1.2 Načasování 1. snůšky

Stáří jedince hraje významnou roli také v načasování rozmnožování v dané sezóně. Dřívější založení snůšky (nebo vrhu) bylo častěji pozorováno u starších samic než u mladších. V případě dvou druhů vlaštovek (vlaštovka obecná a vlaštovka stromová, *Tachycineta bicolor*) zakládaly starší samice snůšku dříve. V případě vlaštovky obecné tomu tak bylo do třetího až čtvrtého roku života. Starší samice se pak začaly se zakládáním snůšek opožďovat (Balbontín et al., 2007). Dřívější zahníždění u starších samic, bez následného zpoždění, bylo u vlaštovek obecných pozorováno i v dalším případě (Balbontín et al., 2012). U stromových vlaštovek tomu bylo podobně s tím rozdílem, že se po čtvrtém roce tento trend přestal projevovat (Robertson and Rendell, 2001). S datem zahníždění úzce koreluje datum přiletu vlaštovek na hnízdiště. Jedinci, kteří dříve přiletí, logicky mohou zakládat hnízda dříve, což může mít určité výhody (například snadné obsazení vhodných hnízd). Datum přiletu se s věkem mění podobně jako datum založení první snůšky. Zpočátku přilétají vlaštovky dříve, po třetím roce života se ale začínají opožďovat. Pětileté samice v dané studii přiletěly až jako poslední (Møller and Lope, 1999). Podobně tomu bylo také u modropláštníků nádherných (*Malurus cyaneus*) jejichž samice, starší dvou let, začínají hnízdit dříve, u výrazně starých samic lze pozorovat zpoždění oproti předešlým rokům (Cooper et al., 2019).

Čas započítání hnízdění, se kterým souvisí i jeho ukončení neovlivňuje jen reprodukční úspěch v dané sezóně. Celková doba hnízdění a jeho protažení může kolidovat s obdobím pelichání. Daná samice pak řeší kompromis mezi investicí do potomstva (reprodukčního úspěchu) a investicí do vlastní kvality (přepeřování). Snížená investice do kvality opeření zvyšuje náklady na termoregulaci a letové schopnosti což může ovlivnit další komponenty fitness, jako jsou shánění potravy, únik před predátorem, migrace a v důsledku pak přežívání (Nielsson and Svensson, 1996; Vágási et al., 2012).

Na založení snůšky má také vliv kondice samice. Se snižováním tělesné kondice se posouvá i doba snesení prvního vejce u rybáků obecných (*Sterna hirundo*). Stejná práce odhalila také nelineární vztah věku samice na začátek hnízdění. Zhruba do sedmého roku života, začínaly samice hnízdit každý rok o tři a půl dne dříve. Za dobu mezi osmým a dvacátým pátým rokem života se datum založení hnízda posunulo jen o tři dny za celou tuto dobu (Nisbet et al., 2020).

V počátcích reprodukce mnoho studií sledovalo menší úspěšnost reprodukce, což mohlo být způsobeno nezkušeností samic nebo jejich nedostatečnou zralostí. Velká část autorů se shoduje, že starší samice zakládají snůšky dříve než ty mladší. Ve vysokém věku lze u samic pozorovat

pokles (Balbontín et al., 2007; Cooper et al., 2019), který ale nemusí být vždy průkazný (Balbontín et al., 2012; Nisbet et al., 2020; Robertson and Rendell, 2001).

2.1.3 Pravděpodobnost rozmnožení a jeho úspěchu

Pravděpodobnost zahníždění nebo zabřeznutí je také kondičně závislým znakem. Některé druhy mohou samovolně potratit v případě, že jsou ve špatné kondici. Případně opustit snůšku v případě, že by bylo významně ohroženo jejich přežití (Williams, 1957).

Napříč taxony byly pozorovány změny v pravděpodobnosti zabřeznutí či zahníždění. Pravděpodobnost úspěšnosti hnízdění u stromových vlaštovek se zvyšovala až do čtvrtého roku života. Stejný trend vykazovaly i jiné znaky (úspěšnost líhnutí a vylétnutí mláďat). U všech znaků bylo nejvyššího úspěchu dosaženo mezi třetím a čtvrtým rokem života, následně se pravděpodobnost úspěchu začala snižovat (Robertson and Rendell, 2001). Velmi staré samice alkounů úzkozobých vykazují nejintenzivnější stárnutí tři roky před smrtí. Nejspíš proto mají nejvyšší úspěšnost a plodnost v počátcích pohlavního (reprodukčního) života (Reed et al., 2008).

Změny v přežívání potomků můžeme pozorovat také u savců. Například u netopýrů, netopýra řasnatého (*Myotis sattereri*) a netopýra vodního (*Myotis daubentonii*), bylo sledována vyšší pravděpodobnost zabřeznutí u samic. Konkrétně se tato pravděpodobnost zvyšovala u netopýra vodního do dvou let a dál už pak ne. U netopýra řasnatého se pravděpodobnost zvyšovala do čtyř let a dále také stagnovala až do smrti (Culina et al., 2019). Samice slonů afrických (*Loxodonta africana*) byly s vyšším věkem úspěšnější, co se týká přežívání jejich mláďat do věku kdy se osamostatňovala (Lee et al., 2016). Podobně vycházela pozorování i ve studii paviánů anubi (*Papio anubis*). Mortalita mláďat paviánů do desátého roku života samice mírně klesala, po desátém roce života samice se mortalita mláďat opět začínala zvyšovat (Packer et al., 1998). Stejná studie sledovala také lvy (*Panthera leo*). U lvích samic začala růst mortalita potomků po šestém roce života (Packer et al., 1998).

Absence období zrání byla pozorována u delfinů skákavých (*Tursiops truncatus*). V této studii se s vyšším věkem samice zvyšovala mortalita mláďat lineárně, konkrétně pravděpodobnost dožití mláděte do třetího roku života. Věk samice byl v této studii robustnějším prediktorem mortality mláděte než pořadí mláděte. S vyšším věkem samice se také prodlužovala doba odstavení mláděte. Autoři sami připouští, že odlišnost jejich výsledků od výsledků jiných studií by mohl být způsoben vnějšími faktory, například vlivem prostředí na sledované jedince (znečištění, lidská činnost apod.) (Karniski et al., 2018).

Většina studií se v kontextu reprodukce a jeho stárnutí zabývá hlavně znaky, které mají přímý vliv na fitness, jako jsou počet odchovaných mláďat, počet vajec, případně místo celkového reprodukčního úspěchu sledují roční reprodukční úspěch. Studie netopýrů naznačuje, že plodnost se po počátečním zvýšení dále nemění (Culina et al., 2019). U savců se s věkem různě mění přežívání mláďat. V případě slonů se s věkem samice šance přežití slůněte zvyšuje (Lee et al., 2016), u paviánů a lvů se přežívání mláďat zpočátku zvyšovalo, po dosažení určité hranice ale začalo znatelně klesat (Packer et al., 1998). Přežívání mláďat delfínů se oproti předchozím případům lineárně snižovalo s vyšším věkem matky (Karniski et al., 2018). V případě ptáků byla pozorována rostoucí úspěšnost rozmnožovacího pokusu a plodnosti samice (Robertson and Rendell, 2001). Podobný trend lze sledovat i u dlouhověkých ptáků, jejichž samice jsou nejvíce plodné právě v počátcích rozmnožovacího života (Reed et al., 2008).

2.1.4 Počet a velikost vajec a vrhu

Velikost snůšky nebo vrhu je dobře sledovatelný kondičně závislý znak. Lze ho dobře sledovat u druhů v zajetí, ale také v divokých populacích, i když toto nemusí být pravidlem. U ptáků byla pozorována změna počtu a velikosti vajec s věkem. U vlaštovky obecné během života velikost snůšky prokazatelně rostla až do věku tří let, poté následoval pokles počtu vajec (Balbontín et al., 2012; Møller et al., 2005). Podobně tomu bylo také v případě stromových vlaštovek, v dlouhodobé studii byl pozorován rostoucí počet vajíček ve snůšce s vyšším věkem samice. Nejstarší samice vykazovaly mírný pokles ve velikosti snůšky, který však nebyl signifikantní (Robertson and Rendell, 2001). Signifikantní růst snůšky s věkem byl pozorován u modropláštníků, velikost jejich snůšky rostla do třetího roku věku a poté následoval postupný pokles (Cooper et al., 2019). Samicím lejsků bělokrkých se počet vajec ve snůšce příliš neměnil, i když výsledná křivka nebyla příliš konstantní. Zpočátku se projevoval mírný pokles až do věku šesti let, poté následoval nárůst. Po sedmém roce života však počet vajec ve snůšce prudce klesnul (Evans et al., 2011). U rybáků byla do zhruba dvanáctého roku života pozorována zvyšující se pravděpodobnost, že snůška bude čítat tři a více vajec. Následný pokles, který by indikoval stárnutí v tomto znaku, pozorován nebyl (Nisbet et al., 2020).

Změny ve velikosti snůšky nebo vrhu byly sledované i v jiných taxonech. Sledované samice paviánů mívaly obvykle jedno mláďe, v případě velmi starých samic byl ale pozorován výrazný pokles v porodnosti. Počet mláďat ve vrhu se sice snížil z jednoho na nulu, přesto se dá přesvědčivě hovořit o stárnutí. Současně byl ve studii sledován počet koťat ve vrhu lvů (*Panthera leo*). Lvíci mívaly zpočátku ve vrhu dvě koťata, zhruba od šestého roku života měly

některé kořata i tři. Po desátém roce života začal počet narozených mlád'at klesat. Od čtrnácti let se pak rodilo jediné kotě ve vrhu (Packer et al., 1998).

U plazů, přesněji u mongolských ještěrek čeledi *Lacertidae* (*Eremias argus*), byla velikost snůšky pozitivně spjatá s délkou samice. Průměrná velikost snůšky a vejce, byla ale nezávislá na hmotnosti samice. Zde neuvažujeme o stárnutí, ale spíše o maturaci, lze tak předpokládat podle toho že mladší samice kladly méně vajec než starší samice (Ma et al., 2019). U ještěrek živorodých (*Lacerta vivipara*) se s věkem samice zvětšoval počet mlád'at ve vrhu. Největší vrhy měli samice kolem čtvrtého roku života (Massot et al., 2011).

Nižší plodnost s rostoucím věkem nebyla pozorována u krátce žijících ryb, halančičů tyrkysových (*Nothobranchius furzeri*). Počet jiker nemá tendenci se s věkem snižovat. Mírný pokles byl pozorován u relativní plodnosti samic halančičů, tento efekt ale nebyl statisticky významný (Vrtílek et al., 2018).

Z uvedených studií můžeme usuzovat, že počet vajec ve snůšce (mlád'at ve vrhu) a jejich velikost není během života samice konstantní. Většina citovaných studií pozorovala zrání v tomto znaku, tedy s věkem rostoucí počty vajec ve snůškách a mlád'at ve vrzích. Většina studií též zaznamenala postupné zmenšování snůšek v pozdním věku (Balbontín et al., 2007; Cooper et al., 2019; Evans et al., 2011; Ma et al., 2019; Massot et al., 2011; Packer et al., 1998). V některých studiích však pokles nebyl signifikantní (Robertson and Rendell, 2001; Vrtílek et al., 2018), či nebyl zaznamenán vůbec (Nisbet et al., 2020), což naznačuje, že výskyt stárnutí a jeho síla mohou být závislé na konkrétním druhu či vnějších podmínkách.

2.1.5 Roční reprodukční úspěch

Přežití a vyvedení potomků je jedním z faktorů determinujících celkový reprodukční úspěch. Závisí na schopnostech rodičů o potomstvo pečovat, obstarávat dostatek kvalitní potravy, obhájit teritorium, vybrat vhodné místo pro hnízdo atd. (Murgatroyd et al., 2018).

U mnoha druhů ptáků byly pozorovány změny v ročním reprodukčním úspěchu s věkem. Například u stromových vlaštovek byl sledován vyšší počet vyvedených mlád'at u starších samic. Roční počet vyvedených mlád'at se zvyšoval do čtvrtého roku života, v dalších letech se naopak snižoval (Robertson and Rendell, 2001). Také u skotské populace orlů mořských (*Haeliaetus albicilla*) bylo pozorován rostoucí roční počet vyvedených mlád'at. U obou pohlaví bylo dosaženo vrcholu okolo devatenáctého roku života a stejně jako v předchozím případě následoval pokles (Murgatroyd et al., 2018). Stejný trend byl pozorován také u tří druhů

albatrosů. Konkrétně u samic albatrose černohlavého (*Thalassarche melanophris*) rostl roční reprodukční úspěch do zhruba dvaceti tří let. Maximální roční reprodukční úspěch u samic albatrose šedohlavého (*Thalassarche chrysosotma*) byl ve dvaceti šesti letech a u albatrose stěhovavého (*Diomedea exulans*) ve čtrnácti letech. Ve všech případech začal po dosažení daného věku anuální reprodukční úspěch klesat (Froy et al., 2017). Podobný průběh ve změně plodnosti s věkem u albatrosů stěhovavých sledovala také studie Lecomte et al. (2010). Podobný trend v ročním reprodukčním úspěchu byl pozorovaný také u alkounů úzkozobých (*Uria aalge*). U těchto mořských ptáků rostl až do věku deseti let a stejně jako v předchozích případech následně klesal (Reed et al., 2008). Nejinak tomu bylo také u racků bouřních (*Larus canus*). Nejvyššího ročního reprodukčního úspěchu dosáhli v šestém roce života, dále byl výrazný pokles (Brommer et al., 2010). Dalším druhem, u kterého lze pozorovat stárnutí v ročním reprodukčním úspěchu je již zmiňovaný lejsk bělokrký. Zde se roční reprodukční úspěch příliš neměnil až do věku pěti let, kdy začal klesat (Evans et al., 2011). V jiném případě byl u lejsků bělokrkých sledován pokles v ročním reprodukčním úspěchu už od prvního roku (Brommer et al., 2007). Na rozdíl od předchozích studií byl u rybáků obecných pozorován lineární růst v počtu vyvedených mláďat v sezóně. (Nisbet et al., 2020).

Z výše uvedených studií je patrné stárnutí ročního reprodukčním úspěchu. Nicméně průběh stárnutí se u jednotlivých druhů může lišit. Většina studií ptáků zaznamenala polynomický tvar křivky stárnutí. V počáteční fázi života byla zaznamenána určitá maturace a po dosažení jejího maxima byl viditelný pokles (Brommer et al., 2010; Evans et al., 2011; Froy et al., 2017; Lecomte et al., 2010; Lee et al., 2016; Murgatroyd et al., 2018; Reed et al., 2008; Robertson and Rendell, 2001). Přesto se vyskytnul případ, kde bylo pozorováno lineární stárnutí (Brommer et al., 2007) nebo se roční reprodukční úspěch s věkem lineárně zvyšoval, jako tomu bylo u rybáků obecných ve studii Nisbet et al., (2020). V převážné většině uvedených studií je patrné že u živočichů dochází ke stárnutí ročního reprodukčního úspěchu, byť ne vždy má stárnutí stejný průběh.

3 Teorie stárnutí

Vůbec první hypotézu stárnutí formuloval August Weismann (1891). Původně se domníval, že jedinec hyne po vyprodukování určitého množství potomků, což by mělo být výhodné pro druh tím, že dojde k uvolnění místa a zdrojů pro nové jedince (Kirkwood and Cremer, 1982). Později však od tohoto vysvětlení upustil a jako příčinu stárnutí navrhl omezenou replikační schopnost somatických buněk. Weismann byl prvním biologem, který definoval rozdělení tělních buněk na somatickou a germinální linii a zároveň si všiml rozdílu v jejich životnosti. Zatímco germinální linie se projevuje jako „nesmrtelná“ a není omezena v reprodukci, tak somatické buňky jsou omezeny počtem dělení. Navrhl tedy, že ke stárnutí a smrti vede neschopnost poškozené somatické tkáně se neustále obnovovat. Toto tvrzení zdůvodnil právě omezeným počtem dělení buněk somatických linií (Kirkwood and Cremer, 1982).

Weismannova teorie byla svého času hodně kritizována, například pro nedostatek pozorovaných jedinců tak starých, aby zemřeli přirozenou smrtí. Tehdejší přírodovědci si nedovedli představit, jak by takový mechanismus mohl být vytvořen přirozenou selekcí.

První evoluční teorii stárnutí formuloval Medawar (1952). Stárnutí představoval jako proces, jehož příčinou je kumulace škodlivých mutací během evoluce daného druhu. Tato teorie je známa jako *mutation accumulation theory*. Podle Medawara se vysokého věku v přírodě dožívá jen velmi malé množství jedinců. Selekcční tlak proti mutacím, které jsou škodlivé ve vysokém věku, je proto slabý (tzv. selekcční stín). V důsledku toho nedochází k dostatečnému odstraňování těchto mutací a ty působí stárnutí (Medawar, 1952).

Druhou významnou teorii stárnutí predikoval Georg C. Williams, jedná se o široce přijímanou evoluční teorii stárnutí zvanou teorie antagonistické pleiotropie (*antagonistic pleiotropy theory*). Tato teorie vychází z předpokladu, že organismus bude ve všech znacích stárnout stejnou rychlostí. V takovém případě bude selekce proti stárnutí nejsilnější v případě znaků či funkčních jednotek organismu, které budou stárnout nejrychleji (Williams 1957).

Třetí významnou evoluční teorií je teorie „těla na jedno použití“ (*disposable soma theory*) formulovaná Thomasem B. Kirkwoodem. Hlavním předpokladem této teorie je, že tělo alokuje omezené zdroje mezi reprodukci a opravné mechanismy, které zpomalují stárnutí (dochází k tzv. alokačnímu *trade-off*, „něco za něco“). V případě že dochází k vysoké externí mortalitě dospělců, selektuje evoluce jedince s rychlejšími životními strategiemi, tzn. s rychlejším dospíváním a velkou produkcí potomků, kteří však méně investují do opravných mechanismů, a tudíž rychleji stárnou (Kirkwood, 1977). Při nízké externí mortalitě jsou naopak selektovány

pomalé životní strategie, charakterizované nižší intenzitou růstu a rozmnožování, což umožňuje vyšší alokaci zdrojů do opravných mechanismů zpomalujících stárnutí. Toto *trade-off* mezi intenzitou růstu a reprodukce na straně jedné a rychlostí stárnutím a délkou života na straně druhé tak usměrňuje evoluci životních strategií podél kontinua od rychlých po pomalé (Montiglio et al., 2018; Stearns, 1992).

3.1 Reprodukční stárnutí

Navzdory rostoucímu zájmu ekologů o reprodukční stárnutí, zůstávají některé důležité aspekty přehlíženy. Většinou je studován pouze jeden reprodukční znak, například velikost snůšky, vrhu nebo počet odchovaných mláďat za sezónu. Reprodukční úspěch ovšem zahrnuje mnohem více komponent, mezi něž patří exprese sekundárních pohlavních znaků (ornamentů), načasování hnízdění, počet vajec ve snůšce a jejich velikost, přežívání mláďat, jejich velikost při vzletnosti atd. (Lemaître and Gaillard, 2017). Málo je však v současnosti známo o tom, zda jednotlivé komponenty reprodukčního úspěchu vykazují podobný nástup a dynamiku stárnutí (tzv. synchronie stárnutí), či zda jsou některé z nich stárnutím ovlivněny více než jiné, tedy vykazují asynchronní stárnutí (Nussey et al., 2008).

Vliv věku na reprodukční parametry nemusí být, a často opravdu není, lineární. S postupujícím věkem dochází k postupnému zrání organismu, a to především a první části života. Během tohoto zrání dochází ke zlepšení vlastností organismu, ať už fyzickým, kdy je organismus například plně schopen se rozmnožovat a přežít. Během této doby také získává jedinec důležité zkušenosti, které mu v jeho úsilí se rozmnožit pomáhají. Po dosažení určité věkové hranice pozorovaly mnohé empirické studie různě intenzivní pokles kvality jednotlivých znaků (Clutton-Brock, 1988).

Některé studie pozorovaly nejen změny v reprodukčním úspěchu a plodnosti během života samice, u starších samic byl pozorován pokles v plodnosti ve vysokém věku, ale také větší úsilí se rozmnožit u mladých samic, které se dožily nízkého věku (Keller et al., 2008; Tarwater and Arcese, 2017).

3.2 (A)synchronie stárnutí

Původně se uvažovalo, že stárnutí je ve všech znacích synchronní. Podle široce uznávané teorie antagonistické pleiotropie, tlačí selekce nejvíce proti znakům či funkčním jednotkám organismu, které budou stárnout nejrychleji. Williams a Maynard-Smith předpokládali, že kvůli nevyhnutelnosti smrti bude selekce odstraňovat přednostně jedince, kteří v daném znaku

dosáhnou dříve zhoršení. Například budou-li nejrychleji stárnou plíce, pak ti jedinci, u kterých stárnou nejrychleji z populace postupně vymizí (Maynard-Smith, 1962; Williams, 1966).

S postupujícím věkem pozorujeme u volně žijících živočichů snižování kvality u řady znaků, například v reprodukci nebo přežívání. Zpočátku se studie zaměřovaly na znaky jednotlivě. V současné době se objevuje více studií, které se soustřeďují i na další fenotypové znaky (například na velikost těla, druhotné pohlavní znaky, ornamenty, rodičovskou péči, chování v prostředí atd.) a znaky fyziologické (například: funkci endokrinních systémů, oxidativní stres, délku telomer a další). V současné literatuře existují důkazy o rozdílech v rychlosti stárnutí mezi pohlavími, ale také mezi jednotlivými fenotypovými znaky v rámci jednoho pohlaví (jak se mění s postupujícím věkem) (Nussey et al., 2013).

U některých obratlovců dochází k asynchronnímu stárnutí mateřských vlastností, které jsou spojeny s úspěchem reprodukce (získané zkušenosti mohou snížit náklady na reprodukci a péči o potomstvo). V případě druhotných pohlavních znaků dochází často u samců k jejich zhoršení a tím ke snížení reprodukčního úspěchu (nižší atraktivita pro samice a tím snížená šance na spáření) (Nussey et al., 2008).

Během života se kvalita jednotlivých znaků pouze neklesá, ale může se různě měnit. Takové změny mohou přijít náhle, pozvolna, případně se zhoršovat postupně s následným větším poklesem. Tyto postupné změny naznačují, že fyziologický systém stárnutí má za úkol udržet organismus v kondici po určitou dobu. (Nussey et al., 2011). Několik málo studií, které se zaměřily na více reprodukčních znaků, však naznačuje, že reprodukční stárnutí skutečně vykazuje velkou míru asynchronie (Nussey et al., 2013). To by mohlo naznačovat, že síla selekce proti stárnutí mezi různými znaky se liší, například v závislosti na intenzitě dopadu stárnutí konkrétního znaku na fitness (Lemaître and Gaillard, 2017).

Studie u soayských ovcí (*Ovis aries*) sledovala množství znaků spojených nejen s rozmnožováním. Celkem byl sledován vliv věku na dvacet znaků s rozdílnými průběhy křivek. Bez výrazných změn byl pozorován průběh například u datumu porodu, který se během života významně neměnil, až po dvanáctém roce života rodily samice výrazně dříve než v předchozích letech. Také délka nohy se výrazně neměnila a průběh její křivky byl téměř rovnoběžný s osou x. Lineární pokles byl pozorován například u přežívání jehňat, přežívání samic a jejich plodnosti. Mírný pokles se projevil u tvaru křivky grafu kvality domácího prostředí, která se zhruba v polovině života začala zhoršovat. Z těchto výsledků autoři dospěli k závěru, že stárnutí není zcela synchronní proces, jak předpokládá teorie antagonistické

pleiotropie (Hayward et al., 2015). Věk samic ovlivňoval u lemuru vari (*Varecia variegata*) a vari červených (*Varecia rubra*) počet mlád'at a jejich přežívání. Nejvíce mlád'at ve vrhu měly samice v devíti letech, ve vyšším věku už nebyly vrhy tolik početné. Přežívání mlád'at se také zvyšovalo, a to do věku asi jedenáct a půl roku, následně klesalo. Přestože počet mlád'at a jejich přežívání vykazují podobný průběh, nástup stárnutí v těchto znacích nastává v jinou dobu, což by mohlo naznačovat jistou asynchronii ve stárnutí (Tidière et al., 2018).

Studie modropláštníků také sledovala rozdíly ve stárnutí. Některé znaky vykazovaly mírný pokles s vyšším věkem jako například přežívání dospělců, které u obou pohlaví lineárně klesalo už od prvního roku života. Křivka jiných je téměř kvadratická, velikost snůšky se do třetího roku života samice zvětšovala a následně začala klesat. Současně se do tří let věku začínaly samice hnízdit dříve, mezi třetím a sedmým rokem se tento datum příliš neměnil, až po sedmi letech života se samice začali zpožďovat (Cooper et al., 2019). Asynchronní stárnutí lze pozorovat také u lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*). Zatímco velikost snůšky a počet potomků klesá v pozdějším věku (byla zde kvadratická závislost), kvalita či intenzita jejich ornamentů, jako signálů kvality jedince, naopak téměř lineárně stoupá. Také zde bylo sledováno dřívější zahníždění v prvních třech letech života. Později se začali samice se zakládáním hnízd zpožďovat (Evans et al., 2011). Asynchronní změny dílčích znaků byly pozorovány také u rybáků. Hmotnost jejich vajec se s věkem téměř neměnila, při čemž počet vajec zpočátku rostl a ke konci života už se neměnil. Zde ale nelze hovořit přímo o stárnutí, protože zde nebylo přímo pozorováno (Nisbet et al., 2020).

Již zmíněná dlouhodobá studie ještěrek živorodých sledovala asynchronní změny několika znaků. Samice ještěrek živorodých od druhého roku života hůře přežívaly, velikost jejich vrhů ale rostla až do pátého roku života, pak až byl pozorován pokles. Také velikost potomků byla s vyšším věkem matky větší (Massot et al., 2011).

Dostupné empirické studie naznačují, že stárnutí nemusí být synchronní proces, jak postulovali Williams a Maynard-Smith. Přesto že lze pozorovat znaky, které synchronní jsou (Nisbet et al., 2020), uvedené studie předkládají množství důkazů, které svědčí o opaku (Evans et al., 2011; Hayward et al., 2015; Massot et al., 2011; Tidière et al., 2018). Přesto je nutno říct, že těchto studií je poskrovnu a k silnějším závěrům o obecnosti asynchronie stárnutí je potřeba dalšího výzkumu. Tyto rozdíly by nicméně mohly být vysvětleny důležitostí jednotlivých znaků pro fitness (Cooper et al., 2019; Lemaître and Gaillard, 2017).

4 Metodika

4.1 Odchyty dospělců

Data pro mou diplomovou práci byla sbírána v populaci vlaštovky obecné v okolí Třeboně v jižních Čechách. Konkrétně se jedná o objekty statku v Břilicích (49°01'15.1"N 14°44'14.7"E), rodinné farmy Dvůr Hamr nedaleko Lužnice (49°03'23.9"N 14°46'11.4"E) a několika hospodářských budov na sádkách Šaloun (49°04'07.8"N 14°42'36.5"E) nedaleko Lomnice nad Lužnicí. Díky dlouhodobému sledování těchto lokalit jsem mohl využít data sbíraná od roku 2011. Kroužkování vlaštovek zde navíc probíhá už od roku 2003, což přispělo k navýšení počtu jedinců známého stáří v prvních letech detailního výzkumu. Odchyty dospělců probíhají během celé hnízdní sezony od května do července, v některých případech až do srpna. Těchto odchyťových akcí jsem se aktivně účastnil v letech 2018, 2019 a 2020.



Obrázek 1. Mapa třeboňské pánve s vyznačenými hnízdními lokalitami. Generováno Mapy.cz

Ptáci jsou odchyťováni do nárazových sítí rozmístěných u dveří a oken hospodářských budov. Odchyt probíhá od časného rána. Při východu slunce začínají vlaštovky aktivovat a postupně

opouštějí budovy. Během několika odchytů v průběhu sezóny jsme schopni odchytit prakticky všechny dospělé ptáky vyskytující se na lokalitách.

Odchycené jedince umísťujeme do čistých papírových sáčků, které jsou označeny potřebnými údaji. Každý jedinec je označen hliníkovým ornitologickým kroužkem Kroužkovací stanice Národního muzea v Praze s unikátním číslem. Navíc je každý dospělý jedinec označen plastovými kroužky s unikátní barevnou kombinací pro pozdější odečítání sociálních rodičů na hnízdech během inkubace snůšky a krmení mlád'at. Odchycení ptáci byli váženi na digitální váze (Pesola, MS500, rozsah váhy 0 - 500 g s přesností na 0,1g). Každému jedinci byla změřena délka křídla a prodloužených ocasních per s přesností na 1 mm.

4.2 Hnízdní data

Během celé hnízdní sezóny jsou denně kontrolována hnízda na lokalitách. Na hnízdech je v době snášení zjišťováno datum zahájení snůšky (datum prvního sneseného vejce), počet vajec ve snůšce (velikost snůšky) a po dokončení snášení jsou všechna vejce změřena (délka a šířka), zvážena a vyfocena. Nově vylíhnutá mlád'ata jsou označována obarvením nožky a to nultý a první den života. Druhý den života jsou mlád'ata rozlišena zastřížením jednoho dráčku (každé mlád'ě má zastřížen jeden konkrétní drápek). Při označování jsou mlád'ata vždy vážena. Devátý den od vylíhnutí prvního ptáčete jsou všechna okroužkována ornitologickým kroužkem. Vzhledem k tomu, že se v populaci vyskytují jak mimopárové paternity (Michálková et al., 2019), tak vnitrodruhový hnízdní parasitismus (Petrželková et al., 2015), je mlád'atům odebrán vzorek krve pro genetické určení rodičovství. Mlád'ata jsou dále zvážena a je jim změřena délka tarsu. Dále se hnízdo kontroluje pouze pohledem, zda již mlád'ata vyletěla. V této fázi však již nemáme možnost kontrolovat přežívání a výlet jednotlivých mlád'at, pouze celých hnízd, jelikož rušení na hnízdech v období okolo výletu by mohlo způsobit předčasné vyskočení mlád'at z hnízda. Hnízdo mlád'ata opouští nejdříve šestnáctý den od vylíhnutí, většinou však až po dvacátém dnu. Během celého hnízdního pokusu jsou hnízda systematicky pozorována a během inkubace nebo krmení jsou odpozorováni či odfoceni sociální rodiče.

4.3 Genetické určení rodičovství

Genetické rodiče jsme určovali z krve odebrané jak od mlád'at, tak od rodičů a skladované v ethanolu. Analýza byla provedena pomocí fragmentační analýzy PCR a vyhodnocena pomocí programu Cervus verze 3.0.3 a Colony 2.0 (Michálková et al., 2019). V analýze bylo využito polymorfních mikrosatelitových lokusů (fluorescenčně značené lokusy Hir6, Hir10, Hir15, Hir 20, Hir 22 (Primmer et al., 1995) a HrU10 (Tsyusko et al., 2007)). Markery, které byly využity,

nevykazovaly vysokou frekvenci alel. Kombinovaná pravděpodobnost vyloučení nesprávného rodiče jako genetického otce nebo genetické matky dosahovala 99,99 % pro celý set.

4.4 Statistické vyhodnocení

Veškeré analýzy byly prováděny v programu R 4.0.2 (R Core team, 2020) s využitím mixovaných modelů implementovaných v balíku glmmTMB (Brooks et al., 2019). Studovanými závislými proměnnými byly následující reprodukční parametry: délka prodloužených ocasních per (mm), datum prvního hnízdění v sezóně (pořadový den v roce), velikost první snůšky v sezóně, úspěšnost první snůšky (počet okroužkovaných mlád'at, v modelu kontrolováno na velikost snůšky; viz níže), počet úspěšných snůšek za sezónu a roční reprodukční úspěch (počet mlád'at za sezónu). Vzhledem k tomu, že sledování výletu jednotlivých mlád'at je velmi obtížné a rušení hnízd kolem doby výletu by mohlo způsobit předčasné vyskočení mlád'at z hnízda, považovali jsme za úspěšně vyvedená mlád'ata ta, jež se dožila 9. dne věku. V tomto věku jsou mlád'ata v naší populaci kroužkována a mají již podobnou hmotnost jako dospělí jedinci. Jelikož se v naší populaci vyskytuje vnitrodruhový parazitizmus, byl od celkového počtu vajec v první snůšce a od počtu vyvedených mlád'at z první snůšky odečten počet přítomných parazitických mlád'at (typicky žádné či jedno na snůšku).

Model pro délku ocasu a načasování prvního hnízdění předpokládal Gaussovské rozložení reziduálů. Data početních proměnných (velikost snůšky, úspěšnost první snůšky, počet úspěšných hnízdění za sezónu a celkový roční reprodukční úspěch) měla nižší varianci, než předpokládá klasické Poissonovo rozložení (underdisperze) a proto bylo použito Conway-Maxwell-Poissonovo (CMP) rozložení, které je pro tento typ dat vhodnější (Brooks et al., 2019). Kromě velikosti snůšky měly navíc početní proměnné nadbytečné nuly (*zero inflation*) a CMP model byl doplněn o *zero-inflation* model. Tato složka modelovala pravděpodobnost výskytu dané události (tedy alespoň jednoho vyvedeného mláděte z první snůšky, alespoň jednoho úspěšného hnízdění v sezóně či alespoň jednoho vyvedeného mláděte v sezóně), kdežto CMP složka modelovala konkrétní počty.

Pro každý studovaný znak byl sestaven globální mixovaný model s velmi podobnou strukturou prediktorů. Hlavním testovaným prediktorem byl věk, který byl v globálním modelu přítomen jako lineární, kvadratický (polynom druhého řádu) a kubický (polynom třetího řádu) efekt. Analýza vlivu věku na jakýkoliv znak je komplikována možným vlivem selektivního přežívání. Pokud by například méně kvalitní samice snášely menší snůšky a zároveň se dožívaly kratšího

věku, mohlo by toto selektivní přežívání kvalitnějších samic v důsledku způsobit větší snůšky ve starších věkových kategoriích, a to i v případě, že by se velikost snůšky v rámci jednotlivých samic s věkem neměnila. Z toho důvodu obsahoval každý model také věk dožití jako kovariátu kontrolující na možné selektivní přežívání (van de Pol and Verhulst, 2006). Model počtu mláďat z první snůšky navíc obsahoval jako kovariátu velikost dané snůšky, takže výsledky lze interpretovat jako vliv věku na úspěšnost první snůšky (konkrétně jako počet mláďat vyvedených z průměrně velké snůšky). Každý mixovaný model dále obsahoval efekt jedince (kromě modelu počtu úspěšných hnízdění za sezónu) a roku (kromě modelu úspěšnosti první snůšky) vložené jako náhodné proměnné. V závorkách uvedené výjimky z tohoto pravidla byly aplikovány z důvodu absence konvergence modelu v přítomnosti uvedených proměnných. V případě, že byly modelovány i nadbytečné nuly, měl globální model pro tuto složku stejnou strukturu jako pro CMP složku.

Z globálního modelu byly poté vytvořeny zjednodušené alternativy postupným odebráním jednotlivých efektů věku (tzn. kubického, kvadratického a lineárního). Ostatní prediktory byly v modelu vždy ponechány jako pozadí. V případě, že model obsahoval jak CMP složku, tak složku s nadbytečnými nulami, byly vytvořeny všechny možné kombinace modelů obou složek. Modely byly následně vybírány podle Akaikeho informačního kritéria (AICc; *Akaike information criterium*) pomocí funkce *model.sel* z balíku MuMIn (Bartoň, 2020). Jako nejlepší byl vybrán model s nejnižším AICc, a ten byl následně použit pro finální vyhodnocení koeficientů, signifikance a tvorbu grafů. Ve srovnávacích tabulkách jsou navíc uvedeny koeficienty u všech porovnávaných modelů, byť bez jejich středních chyb a signifikance.

5 Výsledky

5.1 Změna délky ocasu s věkem

Prvním kondičně závislým znakem sledovaným v mé práci byla délka ocasu samice a změna jeho délky během života. Do cca 4. roku věku se ocas s věkem postupně prodlužoval (Tabulka 1 a 2, Graf 1). Nejlepší model obsahoval též kvadratický efekt věku s negativním koeficientem, což by mohlo naznačovat senescenci v tomto znaku. Druhý nejlepší byl však model s pozitivním kubickým koeficientem, přičemž tento model se od prvního lišil v AICc pouze o 0.58. Tyto dva modely lze tedy považovat za víceméně rovnocenné. Tento fakt i průběh kvadratické křivky v Grafu 1 naznačují, že kolem 4. roku dochází k zástavě dalšího prodlužování ocasu, spíše než k jeho zkracování. To naznačuje absenci stárnutí v tomto znaku. Model neindikoval existenci selektivního přežívání jedinců související s délkou ocasu.

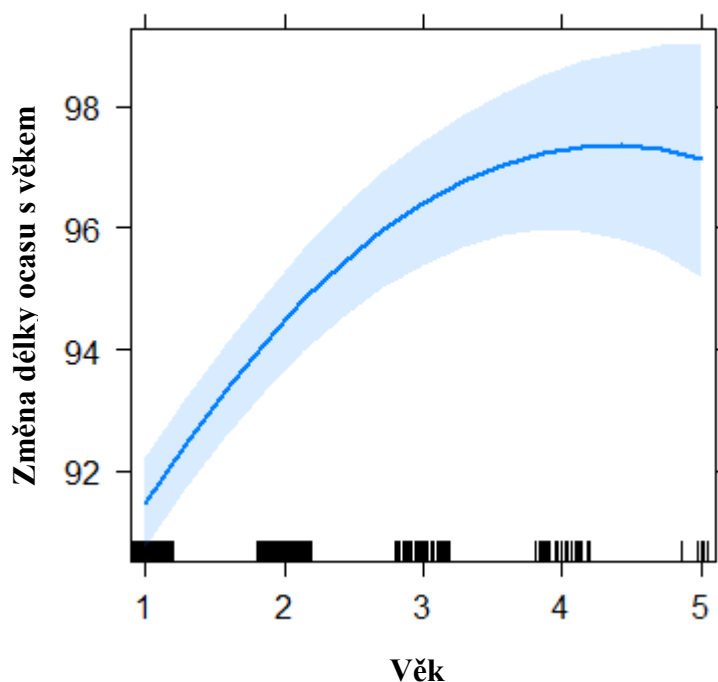
Tabulka 1: Srovnání modelů vlivu věku na délku ocasu. Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejvíce podpořeného modelu. Každý model obsahoval navíc délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty.

	věk	věk ²	věk ³	df	logLik	AICc	delta
m1	4,58	-0,53		7	1822,89	3660,0	0,00
m2	6,60	-1,40	0,11	8	1822,15	3660,5	0,58
m3	2,04			6	1836,52	3685,2	25,22
m4				5	1887,41	3785,6	125,63

Tabulka 2: Model vlivu věku na délku ocasu. Uvedeny jsou koeficienty a statistika z nejlépe podpořeného modelu.

	Koeficient	SE	z	P
intercept	88,11	0,66	133,25	<0,001
věk	4,58	0,53	8,72	<0,001
věk²	-0,53	0,10	-5,42	<0,001
věk dožití	-0,36	0,33	-1,07	0,29

Vliv věku na délku ocasu



Graf 1. Vliv věku na délku ocasu. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

5.2 Založení snůšky (kladení prvního vejce)

Druhým reprodukčním znakem sledovaným v mé práci bylo načasování hnízdění a jeho změna s vyšším věkem. Analýza ukázala, že do cca 4. roku věku zakládaly samice první snůšky s každým rokem dříve (Tabulka 3 a 4, Graf 2). V nejlepším modelu byl též kvadratický efekt věku s kladným koeficientem, což naznačuje senescenci v tomto znaku. Druhý nejlepší model obsahoval negativní kubický koeficient a od prvního se lišil v AICc pouze o 0.99. Oba lze tedy považovat za víceméně rovnocenné. Tento fakt spolu s kvadratickým průběhem křivky v Grafu 2 naznačují, že od 4. roku se datum založení prvního hnízda přestává posouvat, a tudíž dochází ke stárnutí v tomto znaku. Model neindikoval existenci selektivního přežívání jedinců souvisejícího s načasováním první snůšky (Tabulka 4).

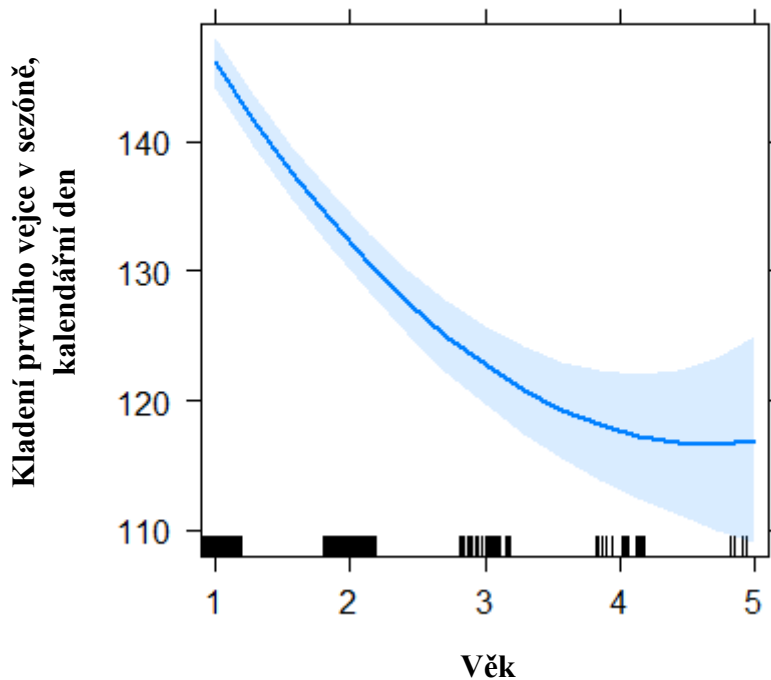
Tabulka 3. Srovnání modelů vlivu věku na načasování prvního hnízdění v sezóně. Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejlépe podpořeného modelu. Každý model obsahoval délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty.

	věk	věk²	věk³	df	logLik	AICc	delta
m1	-20,45	2,19		7	-1656,48	3327,2	0,00
m2	-29,53	6,15	-0,49	8	-1655,93	3328,2	0,99
m3	-9,878			6	-1665,81	3343,8	16,60
m4				5	-1713,67	3437,5	110,27

Tabulka 4. Model vlivu věku na načasování prvního hnízdění v sezóně. Uvedeny jsou koeficienty a statistika z nejlépe podpořeného modelu.

	Koeficient	SE	z	P
intercept	162,29	2,44	66,57	<0,001
věk	-20,46	2,61	-7,82	<0,001
věk²	2,19	0,51	4,27	<0,001
věk dožití	0,96	0,80	1,19	0,23

Vliv věku na načasování prvního hnízdění



Graf 2. Vliv věku na načasování hnízdění. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

5.3 Velikost snůšky

Dalším reprodukčním znakem sledovaným v mé práci byla velikost snůšky a její změna během života. Pro tuto analýzu byl z důvodu underdisperze využit model s CMP rozložením. Model indikoval, že cca 3. roku věku kladly samice více vajíček (Tabulka 5 a 6, Graf 3). Nejlepší model obsahoval též kvadratický efekt věku se záporným koeficientem, což naznačuje existenci senescence v tomto znaku. Model s kubickým efektem byl od nejlepšího signifikantně méně podpořený ($\Delta AICc = 2,08$). Kubický efekt měl navíc negativní koeficient. Tento fakt i průběh kvadratické křivky z nejlépe podpořeného modelu v Grafu 3 naznačují existenci stárnutí v tomto znaku. Graf 3 ukazuje, že od 3. až 4. roku života se velikost snůšky přestává zvětšovat a po 4. roce dochází ke zmenšování. Model neindikoval existenci selektivního přežívání jedinců související s délkou ocasu.

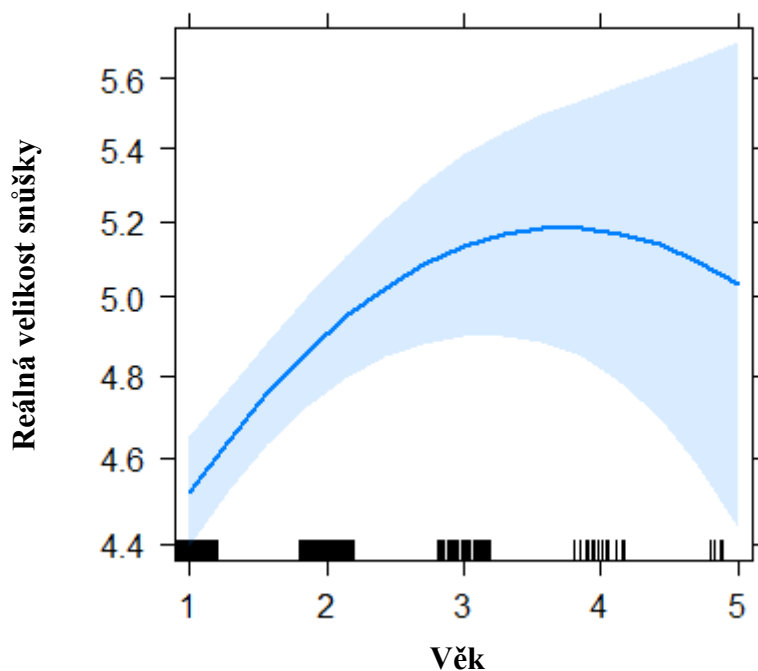
Tabulka 5. Srovnání modelů vlivu věku na velikost snůšky. Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejvíce podpořeného modelu. Každý model obsahoval délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty. Modely byly založeny na Conway-Maxwell-Poissonově rozložení. Nulový model, tedy model neobsahující věk mezi fixními efekty, nebylo možno stanovit kvůli problémům s jeho konvergencí a do srovnání proto nebyl zahrnut.

	věk	věk ²	věk ³	df	logLik	AICc	delta
m1	0,137	-0,018		7	-492,139	998,6	0,00
m2	0,123	-0,012	-0,001	8	-492,135	1000,6	2,08
m3	0,046			6	-492,672	1001,6	2,99

Tabulka 6. Model vlivu věku na velikost snůšky. Uvedeny jsou koeficienty a statistika z nejlépe podpořeného modelu.

	Koeficient	SE	z	P
intercept	1,377	0,039	34,87	<0,001
věk	0,137	0,043	3,19	0,001
věk²	-0,018	0,008	-2,24	0,025
věk dožití	0,006	0,012	0,5	0,615

Vliv věku na velikost snůšky



Graf 3. Vliv věku na velikost snůšky. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

5.4 Počet úspěšných hnízdění

Pro analýzu počtu úspěšných hnízdění za sezónu byl z důvodu underdisperze využit model s CMP rozložením reziduálů. Analýza byla dále komplikována výskytem nadbytečných nul, tedy samic, které za sezónu úspěšně nedokončily jediné hnízdění. K analýze, bylo tedy nutné doplnit CMP model modelem s nadbytečnými nulami (*zero-inflated model*).

Nejlépe podpořený model obsahoval kvadratický efekt věku jak v CMP části, tak v části modelující nadbytečné nuly (Tabulka 7 a 8). Záporný koeficient lineárního efektu věku v modelu nadbytečných nul indikuje, že se z počátku s věkem snižuje pravděpodobnost, že samice úspěšně nedokončí ani jedno hnízdo za sezónu. Jinými slovy, pravděpodobnost alespoň jednoho úspěšného hnízdění za sezónu se s věkem zvyšuje. Všechny tři nejlépe podpořené modely ($\Delta AICc < 2$) navíc obsahovaly pozitivní kvadratický efekt s naznačující, že ve vyšším věku se naopak pravděpodobnost nevyvedení žádné snůšky za sezónu může zvyšovat. Druhý nejlépe podpořený model však navíc obsahoval kubický efekt s negativním koeficientem, což indikuje ustálení pravděpodobnosti nevyvedení snůšky ve vyšším věku, spíše než senescenci v tomto znaku. U CMP modelu vyšel signifikantní polynom druhého řádu s negativním

koeficientem, který spolu s taktéž negativním polynomem třetího řádu v třetím nejlépe podpořeném modelu ($\Delta AICc = 1,90$) naznačuje růst počtu vyvedených mláďat do třetího roku života a následnou senescenci (Tabulka 7 a 8; Graf 4).

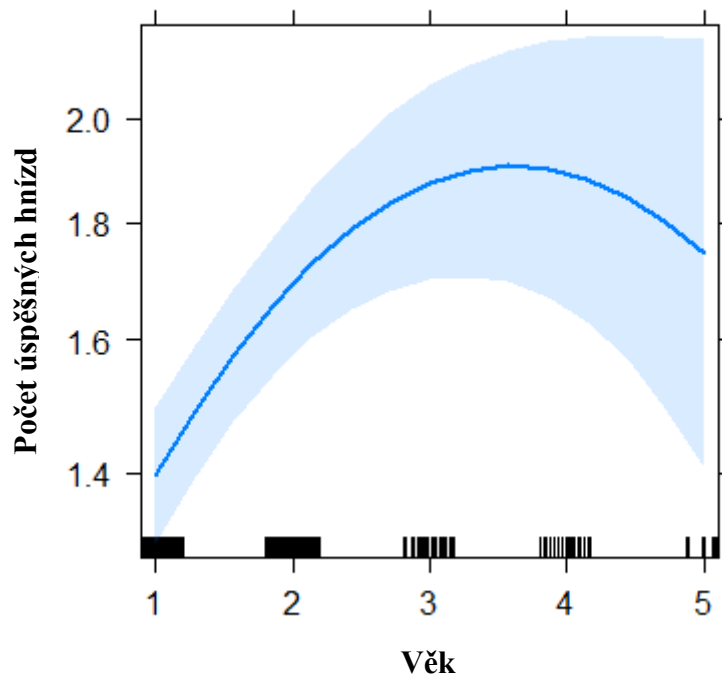
Tabulka 7. Srovnání modelů vlivu věku na počet úspěšných hnízdění. Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejvíce podpořeného modelu. Každý model obsahoval délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty. Modely byly založeny na Conway-Maxwell-Poissonově rozložení.

pořadí	CMP model			Model nadbytečných nul			df	logLik	AICc	$\Delta AICc$
	věk	věk ²	věk ³	věk	věk ²	věk ³				
m 1	0,33	-0,05		-2,05	0,36		11	-664,24	1350,9	0,00
m 2	0,33	-0,05		-5,19	1,74	-0,17	12	-663,43	1351,3	0,45
m 3	0,24	-0,01	0,00	-2,05	0,36		12	-664,15	1352,8	1,90
m 4	0,24	-0,01	0,00	-5,19	1,74	-0,17	13	-663,34	1353,3	2,35
m 5	0,33	-0,05		-0,43			10	-668,10	1356,5	5,64
m 6	0,24	-0,05					9	-669,91	1358,1	7,20
m 7	0,24	-0,01	0,00	-0,43			11	-668,01	1358,4	7,54
m 8	0,09	-0,01	0,00				10	-669,82	1360,0	9,08
m 9	0,09			-2,05	0,36		10	-672,05	1364,4	13,54
m 10	0,09			-5,19	1,74	-0,17	11	-671,23	1364,9	13,98
m 11	0,09			-0,43			9	-675,91	1370,1	19,20
m 12							8	-677,71	1371,7	20,75
m 13				-2,05	0,36		9	-679,27	1376,8	25,92
m 14				-5,20	1,74	-0,17	10	-678,46	1377,3	26,36
m 15				-0,44			8	-683,13	1382,5	31,59
m 16							7	-684,95	1384,1	33,18

Tabulka 8: Modely vztahu věku a změny počtu úspěšných hnízd za rok s postupujícím věkem. První část ukazuje změnu v počtu úspěšných hnízdění za sezónu. Druhá pak pravděpodobnost nevyvedení ani jedné snůšky za sezónu. Záporný koeficient v modelu s nadbytečnými nulami znamená vyšší pravděpodobnost, že bude mít samice alespoň jednu úspěšnou snůšku za sezónu.

CMP model				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	0,053	0,067	0,799	0,424
věk	0,330	0,065	5,067	<0,001
věk ²	-0,046	0,012	-3,732	0,000
věk dožití	-0,002	0,020	-0,107	0,914
Model nadbytečných nul				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	1,479	0,536	2,761	0,0058
věk	-2,047	0,622	-3,291	0,0010
věk ²	0,361	0,120	3,000	0,0027
věk dožití	-0,368	0,143	-2,570	0,0102

Vliv věku na počet úspěšných hnízd za rok



Graf 4. Vliv věku na počet úspěšných hnízd za rok s postupujícím věkem. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

5.5 Úspěšnost první snůšky v sezóně

Pro analýzu úspěšnosti první snůšky v sezóně byl z důvodu underdisperze a výskytu nadbytečných nul opět využit model s CMP se složkou modelující nadbytečné nuly. Závislá proměnná byl počet vyvedených mlád'at (bez parazitických) v první snůšce a jako kovariáta byl vložen počet snesených vajec (též bez parazitických). Výsledky lze tedy interpretovat jako úspěšnost první snůšky, konkrétně jako počet mlád'at vyvedených z průměrné velké snůšky.

Tabulka 9. Srovnání modelů vlivu věku na úspěšnost první snůšky v sezóně. Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejvíce podpořeného modelu. Každý model obsahoval délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty. Modely byly založeny na Conway-Maxwell-Poissonově rozložení.

pořadí	CMP model			Model nadbytečných nul			df	logLik	AICc	Δ AICc
	věk	věk ²	věk ³	věk	věk ²	věk ³				
m 1	-0,057						10	-578,54	1177,7	0,00
m 2	-0,057			-0,192			11	-587,51	1179,7	2,07
m 3	0,245	-0,120	0,014				12	-577,52	1179,9	2,20
m 4	-0,002	-0,011		-0,192			12	-578,14	1181,1	3,40
m 5	-0,057			1,121	-0,237		12	-578,34	1181,5	3,85
m 6	-0,057			14,180	-5,641	0,622	13	-577,50	1181,9	4,21
m 7	0,245	-0,120	0,014	-0,192			13	-577,49	1181,9	4,29
m 8							9	-582,00	1182,5	4,82
m 9	-0,002	-0,011		1,215	-0,237		13	-577,94	1182,8	5,20
m 10	-0,002	-0,011		14,180	-5,642	0,622	14	-577,05	1183,2	5,57
m 11	0,245	-0,120	0,014	1,214	-0,237		14	-577,32	1183,8	6,10
m 12	0,245	-0,120	0,014	14,180	-5,642	0,622	15	-576,43	1184,1	6,48
m 13				-0,192			10	-581,98	1186,3	6,88
m 14				1,215	-0,238		11	-581,81	1186,3	8,65
m 15				14,180	-5,642	0,622	12	-580,91	1186,6	9,00
m 16	-0,057						7	-609,66	1233,6	55,95
m 17	-0,002	-0,011					8	-609,26	1234,9	57,24
m 18	0,246	-0,121	0,014				9	-608,64	1235,7	58,09
m 19							6	-613,12	1238,5	60,81

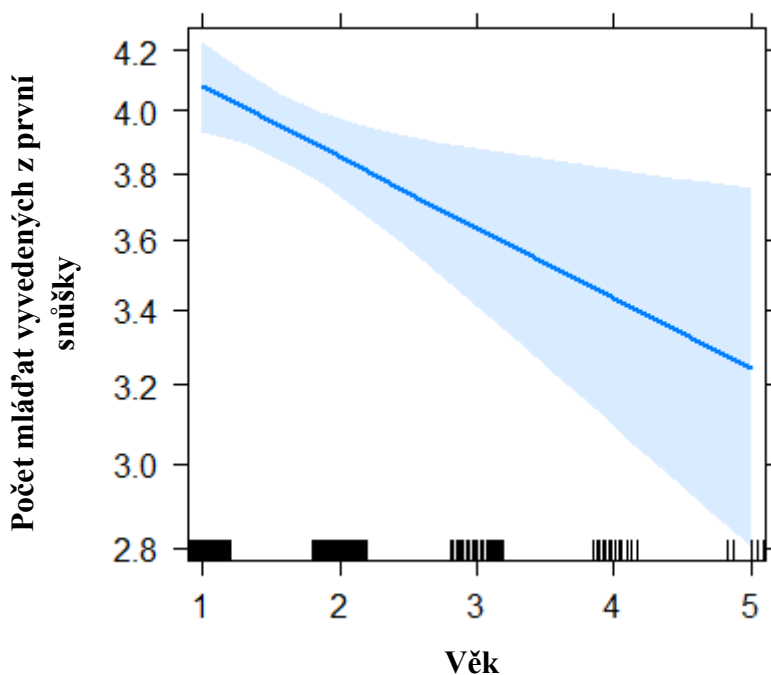
V *zero-inflated* části nejlépe podpořeného modelu byl signifikantní pouze absolutní člen (*intercept*), což indikuje opodstatněnost části modelující nadbytečné nuly (Tabulka 9 a 10). Absence signifikantního efektu věku v této části modelu naznačuje, že pravděpodobnost úspěšného vyvedení první snůšky (tedy vyvedení alespoň jednoho mláděte) se s věkem nemění.

V CMP části nejlépe podpořeného modelu byl signifikantní lineární efekt věku indikující, že s věkem klesá počet mláďat vyvedených v prvním hnízdění, což naznačuje stárnutí v tomto znaku (Tabulka 9 a 10; Graf 5).

Tabulka 10: Modely vztahu věku na úspěšnost prvního hnízdění v sezóně s postupujícím věkem. První část ukazuje změnu v počtu vyvedených mláďat z první snůšky. Druhá pak pravděpodobnost nevyvedení ani jednoho mláděte z prvního hnízdění v sezóně s vyšším věkem. V modelu s nadbytečnými nulami, kde je signifikantní pouze absolutní člen, pravděpodobnost vyvedení alespoň jednoho mláděte z první snůšky v sezóně se s věkem nemění.

CMP model				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	0,356	0,083	4,286	<0,001
věk	-0,057	0,022	-2,649	0,00808
reálná velikost snůšky	0,225	0,018	12,783	<0,001
věk dožití	0,022	0,017	1,34	0,18009
Model nadbytečných nul				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	-9,137	3,727	-2,452	0,0142
reálná velikost snůšky	-0,349	0,750	-0,466	0,6413
věk dožití	-0,090	0,882	-0,102	0,9185

Vliv věku na úspěšnost prvního hnízdění v roce



Graf 5. Vliv věku na úspěšnost prvního hnízdění v sezóně s postupujícím věkem. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

5.6 Celkový roční reprodukční úspěch

Pro analýzu počtu odchovaných mláďat za sezónu byl z důvodu underdisperze a výskytu nadbytečných nul využit model s CMP kombinovaný se složkou modelující nadbytečné nuly.

Nejlépe podpořený model obsahoval kvadratický efekt věku v CMP části a lineární efekt věku v části modelující nadbytečné nuly (Tabulka 11). Záporný koeficient u modelu s nadbytečnými nulami indikuje, že se s věkem snižuje pravděpodobnost, že samice nevyvede ani jedno mládě za sezónu (Tabulka 12). Jinými slovy, pravděpodobnost vyvedení alespoň jednoho mládě se s věkem lineárně zvyšuje. Ani zde však nelze senescenci úplně vyloučit, neboť dva ze čtyř nejlépe podpořených modelů ($\Delta AICc < 2$) obsahovaly pozitivní kvadratický efekt věku v *zero-inflated* složce. Tato dynamika pravděpodobnosti vyvedení alespoň jednoho mládě za sezónu kvalitativně odpovídá dynamice analyzující tuto pravděpodobnost s použitím počtu úspěšných hnízdění za sezónu (viz sekce 5.4).

Signifikantní polynom druhého řádu u CMP modelu a absence polynomu třetího řádu mezi nejlépe podpořenými modely naznačují, že počet vyvedených mláďat za sezónu se do třetího roku života zvyšuje, zatímco od čtvrtého roku dochází k senescenci (Tabulka 12; Graf 6).

Tabulka 11. Srovnání modelů vlivu věku na celkový reprodukční úspěch v sezóně.

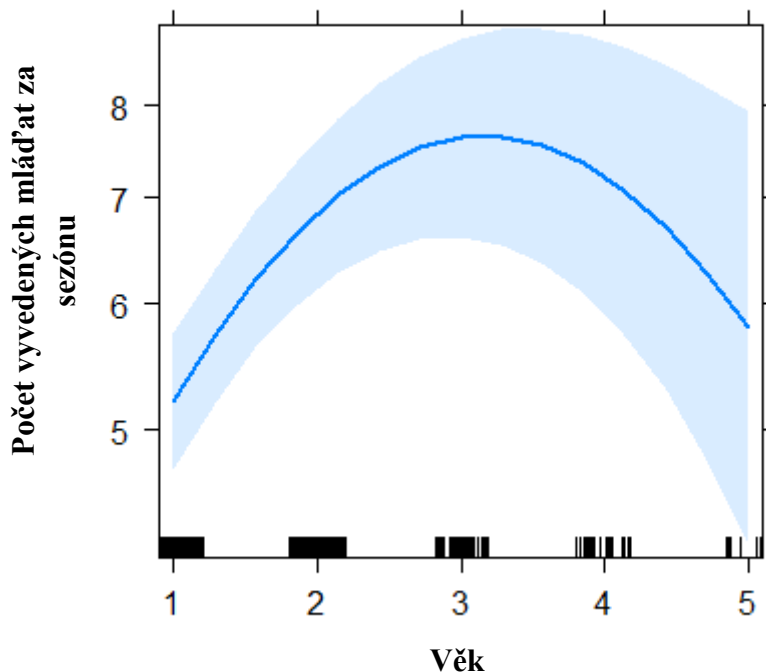
Uvedeny jsou koeficienty lineárního, kvadratického a kubického efektu věku, stupně volnosti, logaritmus věrohodnosti modelu, AICc a rozdíl v AICc od nejlépe podpořeného modelu. Každý model obsahoval délku dožití jedince jako fixní efekt a rok a identitu jedince jako náhodné efekty. Modely byly založeny na Conway-Maxwell-Poissonově rozložení. Model zahrnující kvadratický efekt v CMP části a kubický v ZI části nekonvergoval, a tudíž nebyl do výsledků zahrnut.

pořadí	CMP model			Model nadbytečných nul			df	logLik	AICc	Δ AICc
	věk	věk ²	věk ³	věk	věk ²	věk ³				
m 1	0,52	-0,08		-0,67			12	-1522,81	3070,10	0,00
m 2	0,52	-0,08		-1,72	0,26		13	-1521,98	3070,50	0,43
m 3	0,78	-0,19	0,01	-0,68			13	-1522,50	3071,60	1,46
m 4	0,76	-0,19	0,01	-1,71	0,25		14	-1521,71	3072,10	1,97
m 5	0,53	-0,08					11	-1525,22	3072,80	2,74
m 6	0,75	-0,18	0,01	-4,01	1,29	-0,13	15	-1521,50	3073,80	3,65
m 7	0,78	-0,19	0,01				12	-1524,93	3074,40	4,25
m 8	0,11			-0,68	0,27		11	-1532,93	3088,30	18,16
m 9	0,11			-1,81	1,46	-0,15	12	-1531,98	3088,50	18,35
m 10	0,11			-4,45			13	-1531,71	3090,00	19,89
m 11	0,12						10	-1535,47	3091,30	21,17
m 12				-0,75	0,27		10	-1537,62	3095,60	25,48
m 13				-1,85	1,41	-0,14	11	-1536,75	3095,90	25,81
m 14				-4,38			12	-1536,51	3097,50	27,41
m 15							9	-1540,67	3099,60	29,51

Tabulka 12: Modely vztahu věku a změny celkového reprodukčního úspěchu s postupujícím věkem. První část ukazuje změnu v celkovém reprodukčním úspěchu za sezónu. Druhá pak pravděpodobnost nevyvedení ani jednoho mláděte za sezónu s vyšším věkem. Negativní koeficient v modelu s nadbytečnými nulami znamená že s věkem se snižuje pravděpodobnost, že samice nevyvede za sezónu ani jedno mládě za sezónu.

CMP model				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	1,169	0,097	12,051	<0,001
věk	0,520	0,098	5,284	<0,001
věk ²	-0,082	0,019	-4,427	<0,001
věk dožití	0,023	0,029	0,778	0.437
Model nadbytečných nul				
	Koeficient	SE	z	P
intercept	-0,021	0,381	-0,056	0,956
věk	-0,672	0,320	-2,096	0,036
věk dožití	-0,407	0,179	-2,274	0,023

Vliv věku na počet mlád'at vyvedených za sezónu



Graf 6. Vliv věku na počet mlád'at vyvedených samičí v sezóně. Křivka představuje parciální efekt věku z nejlépe podpořeného modelu s 95 % konfidenčními intervaly.

6 Diskuse

6.1 Změna délky ocasu s věkem

Délka ocasu je považována za kondičně závislý znak, který by mohly své nositelce poskytovat určité výhody, a to jako signály tělesné kondice a genetické kvality (Bro-Jørgensen, 2010).

V mé diplomové práci jsem detekoval nelineární průběh změn v délce ocasu. Podle nejlepšího modelu dochází s věkem k prodlužování ocasu až do čtvrtého roku života. Další změny po dosažení tohoto věku model nenaznačoval, nic méně druhý nejlepší model obsahoval navíc kubický efekt, který by mohl znamenat jistou senescenci. Druhý model se od prvního v AICc lišil jen o 0,58 ($\Delta AICc = 0,58$) a lze ho tedy považovat za rovnocenný. Podobný výsledek jako v druhém modelu zaznamenala i studie Balbontín et al., (2011), ve které byl analyzován kvadratický efekt a detekované stárnutí (Balbontín et al., 2011). Nicméně v případě této studie by mohlo jít o matematický artefakt, protože nebyly testovány vyšší polynomy (Bouwhuis et al., 2009). Naše data stárnutí v tomto pohlavním ornamentálním znaku u samic nepodporují a naznačují, že detekované stárnutí ve studii Balbontín et al. (2011) může být opravdu pouhým artefaktem, způsobených interpretací kvadratického efektu bez testování vyšších polynomů (Bouwhuis et al., 2009). K podobnému závěru jako naše práce došla také studie Møller & de Lope (1999), kde bylo prodlužování pozorováno až do věku tří let a změny v délce v pozdějším věku autoři nepovažovali za statisticky významné. V naší analýze bylo prodlužování ocasních per pozorováno až do věku čtyř let. Obecně lze tedy usuzovat, že délka ocasu samice prochází do věku cca 4 let maturací a tento znak může fungovat jako signál věku, tzn. prokázané schopnosti dožít se vysokého věku (Kokko, 1997; Manning, 1985). Výsledky dále ukázaly, že ke zkracování ocasních per v pozdějším věku pravděpodobně nedochází. Vzhledem k tomu, že naše data prokázala stárnutí v několika dalších reprodukčních parametrech, může absence zkracování ocasních per naznačovat, že navzdory fyziologickému stárnutí organismu dochází ke zvyšování investice do pohlavní signalizace s věkem, tedy se snižujícím se počtem potenciálně zbývajících reprodukčních pokusů (Evans et al., 2011).

6.2 Zahájení první snůšky v sezóně

U mnoha druhů, zvláště v sezónním prostředí, je správné načasování hnízdění velmi důležité. Případné zpoždění může mít vážné negativní důsledky pro přežití mláďat či samotného rodiče do dalšího rozmnožovacího období (Nielsson and Svensson, 1996). Dosavadní empirické studie pozorovaly vcelku shodně, že samice vlaštovek začínaly hnízdní sezónu s každým dalším

rokem dříve než předchozí rok (Balbontín et al., 2007; Balbontín et al., 2012; Robertson and Rendell, 2001).

V mé diplomové práci byl do analýzy kromě polynomu druhého řádu (kvadratický efekt) zařazen také polynom třetího řádu (kubický efekt – tedy věk na třetí). Ačkoliv model s nejnižším AICc obsahoval pouze kvadratický efekt, což by opravdu mohlo naznačovat zpoždování snůšky ve vysokém věku, model s kubickým efektem se od tohoto modelu víceméně nelišil ($\Delta\text{AICc} = 0,99$). Negativní koeficient kubického efektu i průběh křivky z nejlépe podpořeného kvadratického modelu naznačují, že ve vyšším věku datum založení první snůšky stagnuje a dál se nemění. Naše data tedy stárnutí v tomto znaku u samic nepodporují.

Stárnutí v tomto znaku ale podporují dvě studie Balbontín et al., (2007 a 2012). V obou případech bylo detekováno stárnutí, kdy zpočátku samice zakládaly snůšky dříve a ve vyšším věku se začaly zpožďovat.

Naopak stejný trend, který sledovala má diplomová práce, zaznamenala i studie vlaštovek stromových, kde bylo též pozorování dřívější zahníždění u starších samic. K tomuto trendu docházelo do věku čtyř let a u starších samice se další změny neprojeví (Robertson and Rendell, 2001). Studie jiného ptačího druhu, která sledovala načasování hnízdění u modropláštníků (Cooper et al., 2019), zaznamenala podobný průběh, konkrétně dřívější zahníždění dvouletých samic oproti jednoletým, bez dalších signifikantních změn ve vyšším věku. Vzhledem k tomu, že naše data prokázala stárnutí v několika dalších reprodukčních parametrech, může absence zpoždování časování hnízdění v pozdějším věku naznačovat, že tento znak je více než fyziologickým stárnutím ovlivněn zkušenostmi.

6.3 Velikost snůšky

Analýzou vlivu věku na velikost snůšky byl jako nejlepší model vybrán model s polynomem druhého řádu, který naznačuje počáteční růst velikosti snůšky až do tří až čtyř let věku samice. Stárnutí v tomto znaku vyjadřuje pokles křivky grafu po překročení dané věkové hranice. Stárnutí v tomto znaku je dále podpořeno absencí kubického efektu věku v nejlépe podpořeném modelu a jeho negativním koeficientem v druhém nejlepším modelu ($\Delta\text{AICc} = 2,08$).

Variabilitu ve velikosti snůšky s postupujícím věkem sledovalo také několik studií, které se víceméně shodují na podobném trendu. Dvě studie na vlaštovce obecné sledovaly pokles po dosažení stejné věkové hranice tří let (Balbontín et al., 2012; Møller et al., 2005). Studie

různých druhů ptáků a savců sledovaly růst velikosti snůšky nebo vrhu do určitého věku, přičemž po jeho dosažení následoval mírný pokles (Balbontín et al., 2007; Cooper et al., 2019; Evans et al., 2011; Packer et al., 1998). U vlaštovek stromových velikost snůšky rostla až do věku tří let, od dalšího roku začala mírně klesat. V tomto případě nebyla změna po třetím roce života signifikantní (Robertson and Rendell, 2001). Také samice modropláštníků kladly menší snůšky po dosažení věku tří let (Cooper et al., 2019). Vliv věku na počet jiker nebyl pozorován u halančíků tyrkysových, i když pokles v relativní plodnosti detekován byl, ale nesignifikantní (Vrtílek et al., 2018). Většina dostupných studií včetně mé práce tedy shodně ukazuje nelineární vliv věku na velikost snůšky s maturací v rané dospělosti a senescencí ve vyšším věku.

6.4 Počet úspěšných hnízdění v sezóně

Úspěšnost hnízděních pokusů za rok je dosud celkem opomíjeným znakem. Studie se převážně věnují celkové roční fitness, či celkovou plodností. Místo snůšky jako jednotky počítají odchovaná mláďata, tomuto tématu jsem se věnoval v předchozí kapitole. Pro celkový reprodukční úspěch samice je důležité kolik úspěšných snůšek má, právě z toho důvodu je můj výsledek jedinečný.

Počet úspěšných snůšek za rok vykazuje podobný vztah jako počet mláďat vyvedených za rok. Nejvyšší počet úspěšných hnízdění v sezóně vykazují samice mezi třetím a čtvrtým rokem života. Do této doby počet úspěšných hnízdění za sezónu stoupá a po dosažení věku čtyř let začíná klesat. Záporný koeficient lineárního efektu věku v modelu nadbytečných nul indikuje, že se z počátku s věkem snižuje pravděpodobnost, že samice úspěšně nedokončí ani jedno hnízdo za sezónu. Současně všechny tři nejlépe podpořené modely obsahovaly pozitivní kvadratický efekt, který naznačuje že ve vyšším věku se pravděpodobnost úspěšného vyvedení alespoň jedné snůšky začne snižovat. Můj třetí nejlepší model navíc obsahoval ještě kubický efekt, který indikuje ustálení ve vyšším věku spíše než stárnutí.

6.5 Úspěšnost první snůšky

Samice vlaštovek obvykle zahnízdí každý rok alespoň jednou, z toho důvodu jsem toto hnízdění hodnotil samostatně. Pravděpodobnost vyvedení alespoň jednoho ptáčete z první snůšky se s věkem neměnila. V CMP části analýzy byl jasně pozorovatelný lineární pokles úspěšnosti, tedy snižující se počet mláďat vyvedených z první snůšky (Graf 5). Jinými slovy průměrné snůšky čítající 4,5 vejce vyvede mladá samice 4,1 mláděte, zatímco starší samice vyvedou jen kolem 3,3 mláděte.

Podobný pokles v úspěšnosti odstavení mláděte byl pozorován u delfínů skákavých. Během života se lineárně snižovala pravděpodobnost, že samice mládě odstaví. Jak ale autoři uvádí, tento jev by mohl být způsoben vlivem vnějšího prostředí (Karniski et al., 2018).

Opačný trend byl pozorován u slonů afrických, u kterých se naopak s vyšším věkem pravděpodobnost úspěšného odstavení slůněte zvyšovala lineárně s vyšším věkem (Lee et al., 2016). Celkem jasná senescence byla sledována u paviánů anubi a u lvů. Samice paviánů do desátého roku života úspěšně odchovávaly více mlád'at a podobně tomu bylo i lvů, kde se počet úspěšně odchovaných koťat zvyšoval do šestého roku života. Po dosažení dané věkové hranice byl u obou druhů sledována vyšší mortalita mlád'at (Packer et al., 1998).

6.6 Počet vyvedených mlád'at

Počet vyvedených mlád'at je hlavní znak určující celkovou roční fitness samice. Empirické studie, které se zabývaly vlivem věku na celkovou roční fitness, pozorovaly celkem jasné stárnutí tohoto znaku (Balbontín et al., 2012, 2007; Møller and Lope, 1999). Výsledky mé diplomové práce stárnutí potvrzují, neboť jako nejlepší byl podpořen model s polynomem druhého řádu. Průběh závislosti ukazuje, že se roční reprodukční úspěch zvyšuje do třetího roku života samice a následně dochází k celkem výraznému poklesu. Tento následný pokles indikuje celkem jasné stárnutí v tomto významném reprodukčním znaku. Podobný výsledek byl pozorován na rozsáhlém data setu, studie Balbontín et al., (2007), vlaštovky obecné, kde byl pozorovaný vrchol mezi třetím a čtvrtým rokem života s následným poklesem. Ke stejným výsledkům došlo také několik studií jiných druhů ptáků, například bouřních racků (Brommer et al., 2010), albatrosů šedohlavých, černobrvých (Froy et al., 2017) a albatrosů stěhovavých (Froy et al., 2017; Lecomte et al., 2010), orlů mořských (Murgatroyd et al., 2018), alkounů úzkozobých (Reed et al., 2008) a stromových vlaštovek. Ve všech uvedených studiích dosáhl roční reprodukční úspěch maxima v určitém věku a následně došlo k jeho poklesu. Stárnutí, avšak bez předchozí maturace, bylo pozorováno i u lejsků bělokrkých. Celkový roční reprodukční úspěch se u nich do věku pěti let výrazně neměnil a až po uplynutí této věkové hranice začal klesat (Evans et al., 2011). Stárnutí naopak nebylo pozorováno u rybáků obecných, u nichž byl pozorován lineární nárůst v ročním reprodukčním úspěchu v průběhu celého života (Nisbet et al., 2020).

Na pozorovanou nelineární dynamiku ročního reprodukčního úspěchu s věkem má podle mých výsledků pravděpodobně největší vliv počet úspěšných snůšek, případně velikost snůšky. Oba

tyto znaky přímo ovlivňují potenciálně možný počet vyvedených mlád'at. Oba tyto znaky měly v mé analýze podobný kvadratický efekt.

V rané dospělosti se na zvyšování reprodukčního úspěchu podílejí i další znaky, jejichž křivky v analýze vykazují počáteční nárůst. Mezi ně patří délka ocasu, která má vliv na přilet na hnízdiště – viz studie Møllera a Lope (1999). Dále je to načasování prvního hnízdění sezóny, které je zde výjimkou, protože s rostoucím věkem hnízdí samice dříve (křivka v grafu padá dolů, Graf 2), tedy by mohla v sezóně stihnout zahrnout více než jednou (Møller and Lope, 1999).

Naopak ve vysokém věku dochází ke zhoršení ve většině jmenovaných znaků (například počet vajec nebo počet úspěšných snůšek za rok) čímž je ovlivněn nejen roční reprodukční úspěch ale i celková fitness jedince. S vyšším věkem se také snižuje pravděpodobnost, že samice vyvede alespoň jedno mládě ve snůšce a také pravděpodobnost, že bude mít alespoň jednu úspěšnou snůšku. Všechny tyto znaky pravděpodobně přispívají k výraznému poklesu celkového počtu mlád'at vyvedených za rok.

6.7 Asynchronie stárnutí

Jedním z cílů mé diplomové práce bylo otestovat, zda jednotlivé kondičně závislé reprodukční znaky u vlaštovek vykazují synchronní stárnutí, tak jak na základě teorie antagonistické pleiotropie postulovali Williams a Maynard-Smith (Maynard-Smith, 1962; Williams, 1966). Na toto téma bylo dosud provedeno pouze několik málo studií (Hayward et al., 2015; Lemaître and Gaillard, 2017; Nussey et al., 2011, 2008), které jsou často zaměřené jen na jeden znak, konkrétně především přežívání a celkový roční reprodukční úspěch.

V mé diplomové práci byl sledován vliv věku na změny v několika reprodukčních znacích. Znaky sledované v mé diplomové práci u samic vlaštovky vykazovaly různé, někdy odlišné, trendy. Zatímco některé znaky vykazovaly téměř lineární průběh s následnou stagnací (délka ocasu, časování prvního hnízdění), tak u jiných znaků byl pozorován kvadratický efekt věku, tedy bylo zde pozorováno stárnutí. Nejlépe to lze v mých výsledcích sledovat u počtu vyvedených mlád'at za sezónu, ale také v počtu úspěšných snůšek za rok a velikosti snůšky. Lineární stárnutí už od prvního roku života vykazovaly úspěšnost prvního hnízdění a pravděpodobnost vyvedení alespoň jednoho mláděte za sezónu a pravděpodobnost alespoň jednoho úspěšného hnízdění za sezónu. Tyto výsledky ukazují na nejen různý průběh stárnutí a maturace mezi znaky ale také na úplnou absenci stárnutí v některých znacích.

Některé studie na podobné téma zaznamenaly podobné rozdíly v jednotlivých studovaných znacích u různých taxonů. Například u soayských ovcí (*Ovis aries*) se u některých znaků stárnutí vůbec neprojevovalo (například u délky přední a zadní nohy), v některých případech došlo s vyšším věkem ke zhoršení. Lineární pokles byl pozorován například u přežívání jehňat nebo plodnosti samice. Počáteční nárůst s následným poklesem byl pozorován například u hmotnosti samice nebo hmotnosti jehněte, dále také v kvalitě domácího prostředí. (Hayward et al., 2015).

Asynchronní změny s postupujícím věkem byly pozorovány i u jiných druhů ptáků. Modropláštníci například vykazovali menší míru přežívání, čím byli starší. Navzdory tomu velikost jejich snůšek rostla do třetího roku života. Podobně tomu bylo i u zakládání hnízdění, do tří let začínaly samice hnízdit dříve, ke zpoždění docházelo až po sedmi letech života (Cooper et al., 2019). Lejscí bělokrcí vykazovali také značnou míru asynchronie, když jejich velikost snůšky ve vyšším věku klesala, ale intenzita jejich pohlavních ornamentů se zvyšovala s věkem lineárně (Evans et al., 2011), což je průběh velmi podobný našemu pozorování. Také u rybáků docházelo k asynchronním změnám. Zatímco velikost jejich vajec se téměř neměnila, počet jejich vajec ve snůšce rostl a začal se opět snižovat až ke konci života (Nisbet et al., 2020)

Z dostupných studií a mých analýz vyplývá, že stárnutí není zcela synchronní proces, tak jak ho na základě teorie antagonistické pleiotropie definovali Maynard-Smith (1962) a Williams (1966). Je zjevné, že tento koncept bude nutné přehodnotit. Pozorovaná asynchronie stárnutí je většinou interpretována jako důkaz svědčící proti samotné teorii antagonistické pleiotropie (Hayward et al., 2015). Objevila se však též interpretace, podle které asynchronie tuto evoluční teorii nepodkopává. Podle ní může významnou roli hrát to, jak důležitý je daný znak pro fitness. Lze očekávat, že znaky, které budou pro fitness důležité, budou stárnout pomaleji anebo začnou stárnout výrazně později než znaky méně významné (Lemaître and Gaillard, 2017).

7 Závěr

Ve své diplomové práci jsem analyzoval vliv věku na reprodukční znaky u samic vlaštovky obecné. K tomu jsem využil unikátní data získaná v rámci dlouhodobého výzkumu populace tohoto pěvce na Třeboňsku. Díky této dlouhodobé datové řadě sbírané od roku 2011 jsem měl k dispozici dostatečný počet starých jedinců, umožňující analýzu stárnutí. Mým záměrem bylo mimo zjistit, zda u studovaných znaků v naší populaci vlaštovek dochází ke stárnutí a pokud ano, zda má synchronní nebo asynchronní povahu a jak jednotlivé dílčí reprodukční znaky determinují na věku závislé změny v celkovém ročním reprodukčním úspěchu. Z výsledků mé diplomové práce lze vyvodit následující závěry:

- 1) Téměř všechny studované znaky vykazovaly změny s věkem. Jediný znak, který se s věkem neměnil, byla pravděpodobnost selhání první snůšky v sezóně.
- 2) Většina znaků vykazovala zrání v rané dospělosti s následnou senescencí po čtvrtém roce života (velikost snůšky, počet úspěšných hnízdění za rok, pravděpodobnost alespoň jednoho úspěšného hnízdění [tzn. alespoň jednoho vyvedeného mláděte] za rok, celkový roční reprodukční úspěch).
- 3) Mezi znaky, které vykazovaly zrání (zlepšování s věkem) bez následného stárnutí patřila délka ocasu a načasování první snůšky v sezóně.
- 4) Pouze úspěšnost vyvedení první snůšky (tzn. počet z ní vyvedených mláďat) vykazovala lineární pokles po celou dobu života.
- 5) Vliv věku na jednotlivé reprodukční znaky tedy vykazoval velkou variability. Tímto srovnáním má diplomová práce předkládá důkaz o asynchronii reprodukčního stárnutí u vlaštovky obecné.

Má práce těmito zjištěními přispívá k rostoucímu počtu prací potvrzujících existenci stárnutí ve volné přírodě, včetně relativně krátkověkých druhů, jakým je vlaštovka obecná. Pozorováním asynchronie stárnutí má práce navíc přispívá k dosud nevelkému počtu prací zaměřených na tuto problematiku a ve spojení s výsledky zmíněných studií naznačuje, že výskyt tohoto fenoménu ve volně žijících populacích je pravděpodobně poměrně běžný. Koncept synchronie predikovaný na základě teorie antagonistické pleiotropie bude tedy zřejmě nutné přehodnotit.

8 Seznam použité literatury

- Balbontín, J., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F., Møller, A.P., 2007. Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory barn swallow *Hirundo rustica*. *J. Anim. Ecol.* 76, 915–925.
- Balbontín, J., Lope, F.D., Hermosell, I.G., Mousseau, T.A., Møller, A.P., 2011. Determinants of age-dependent change in a secondary sexual character. *J. Evol. Biol.* 24, 440–448.
- Balbontín, J., Møller, A.P., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M., de Lope, F., 2012. Geographical variation in reproductive ageing patterns and life-history strategy of a short-lived passerine bird. *J. Evol. Biol.* 25, 2298–2309.
- Balbontín, J., Møller, A.P., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M., Lope, F. de, 2012. Geographical variation in reproductive ageing patterns and life-history strategy of a short-lived passerine bird. *J. Evol. Biol.* 25, 2298–2309.
- Bartoń, K., 2020. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Boul, K., Funk, W.C., Darst, C., Cannatella, D., Ryan, M., 2007. Sexual Selection Drives Speciation in an Amazonian Frog. *Proc. Biol. Sci.* 274, 399–406.
- Bouwhuis, S., Sheldon, B. c., Verhulst, S., Charmantier, A., 2009. Great tits growing old: selective disappearance and the partitioning of senescence to stages within the breeding cycle. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 2769–2777.
- Bro-Jørgensen, J., 2010. Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends Ecol. Evol.* 25, 292–300.
- Brommer, J., Wilson, A., Gustafsson, L., 2007. Exploring the Genetics of Aging in a Wild Passerine Bird. *Am. Nat.* 170, 643–50.
- Brommer, J.E., Rattiste, K., Wilson, A., 2010. The rate of ageing in a long-lived bird is not heritable. *Heredity* 104, 363–370.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., Darrigo, M.R., Rubim, P., Uriarte, M., Bruna, E., Bolker, B.M., 2019. Statistical modeling of patterns in annual reproductive rates. *Ecology* 100, e02706.
- Clutton-Brock, T.H., 1988. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press.
- Cooper, E., Bonnet, T., Osmond, H., Cockburn, A., Kruuk, L.E.B., 2019. Ageing and senescence across reproductive traits and survival in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*) (preprint). *EcoEvoRxiv*.

- Culina, A., Linton, D.M., Pradel, R., Bouwhuis, S., Macdonald, D.W., 2019. Live fast, don't die young: Survival–reproduction trade-offs in long-lived income breeders. *J. Anim. Ecol.* 88, 746–756.
- Evans, S.R., Gustafsson, L., Sheldon, B.C., 2011. Divergent Patterns of Age-Dependence in Ornamental and Reproductive Traits in the Collared Flycatcher. *Evolution* 65, 1623–1636.
- Froy, H., Lewis, S., Nussey, D.H., Wood, A.G., Phillips, R.A., 2017. Contrasting drivers of reproductive ageing in albatrosses. *J. Anim. Ecol.* 86, 1022–1032.
- Hayward, A.D., Moorad, J., Regan, C.E., Berenos, C., Pilkington, J.G., Pemberton, J.M., Nussey, D.H., 2015. Asynchrony of senescence among phenotypic traits in a wild mammal population. *Exp. Gerontol.* 71, 56–68.
- Horum, M.A., Herman, D., Tobin, R.B., 1987. Free radical theory of aging: Effects of antioxidants on mitochondrial function. *AGE* 10, 58–61.
- Karniski, C., Krzyszczyk, E., Mann, J., 2018. Senescence impacts reproduction and maternal investment in bottlenose dolphins. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20181123.
- Keller, L. f, Reid, J. m, Arcese, P., 2008. Testing evolutionary models of senescence in a natural population: age and inbreeding effects on fitness components in song sparrows. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 597–604.
- Kirkwood, T.B., 1977. Evolution of ageing. *Nature* 270, 301–304.
- Kirkwood, T.B., Austad, S.N., 2000. Why do we age? *Nature* 408, 233–238.
- Kirkwood, T.B.L., Cremer, T., 1982. Cyto gerontology since 1881: A reappraisal of August Weismann and a review of modern progress. *Hum. Genet.* 60, 101–121.
- Kokko, H., 1997. Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 99–107.
- Lapointe, J., Hekimi, S., 2010. When a theory of aging ages badly. *Cell. Mol. Life Sci.* 67, 1–8.
- Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouve, C., Besson, D., Chastel, O., Weimerskirch, H., 2010. Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 6370–6375.
- Lee, P.C., Fishlock, V., Webber, C.E., Moss, C.J., 2016. The reproductive advantages of a long life: longevity and senescence in wild female African elephants. *Behav Ecol Sociobiol* 9.
- Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., 2017. Reproductive senescence: new perspectives in the wild: Reproductive senescence in the wild. *Biol. Rev.* 92, 2182–2199.

- Liu, Y., Scordato, E.S.C., Safran, R., Evans, M., 2018. Ventral colour, not tail streamer length, is associated with seasonal reproductive performance in a Chinese population of Barn Swallows (*Hirundo rustica gutturalis*). *J. Ornithol.* 159, 675–685.
- Ma, L., Guo, K., Su, S., Lin, L.-H., Xia, Y., Ji, X., 2019. Age-related reproduction of female Mongolian racerunners (*Eremias argus*; Lacertidae): Evidence of reproductive senescence. *J. Exp. Zool. Part Ecol. Integr. Physiol.* 331, 290–298.
- Manning, J.T., 1985. Choosy females and correlates of male age. *J. Theor. Biol.* 116, 349–354.
- Massot, M., Clobert, J., Montes-Poloni, L., Haussy, C., Cubo, J., Meylan, S., 2011. An integrative study of ageing in a wild population of common lizards: Integrative study of ageing. *Funct. Ecol.* 25, 848–858.
- Maynard-Smith, J., 1962. Review Lectures on Senescence - I. The causes of ageing. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 157, 115–127.
- Medawar, P.B., 1952. *An Unsolved Problem of Biology: An Inaugural Lecture Delivered at University College, London, 6 December, 1951.* H.K. Lewis and Company.
- Micháľková, R., Tomášek, O., Adámková, M., Kreisinger, J., Albrecht, T., 2019. Extra-pair paternity patterns in European barn swallows *Hirundo rustica* are best explained by male and female age rather than male ornamentation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73, 119.
- Møller, A.P., 1994. Sexual Selection and the Barn Swallow - Møller, ap. *Nature* 371, 295–295.
- Møller, A.P., de Lope, F., Saino, N., 2005. Reproduction and migration in relation to senescence in the barn swallow *Hirundo rustica*: A study of avian ‘centenarians.’ *AGE* 27, 307–318.
- Møller, A.P., Lope, F.D., 1999. Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *J. Anim. Ecol.* 68, 163–171.
- Montiglio, P.-O., Dammhahn, M., Messier, G.D., Reale, D., 2018. The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72, UNSP 116.
- Murgatroyd, M., Roos, S., Evans, R., Sansom, A., Whitfield, D.P., Sexton, D., Reid, R., Grant, J., Amar, A., 2018. Sex-specific patterns of reproductive senescence in a long-lived reintroduced raptor. *J. Anim. Ecol.* 87, 1587–1599.
- Nielsson, J., Svensson, E., 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 263, 711–714.

- Nisbet, I.C.T., Iles, D., Kaneb, A., Mostello, C.S., Jenouvrier, S., 2020. Breeding performance of Common Terns (*Sterna hirundo*) does not decline among older age classes. *The Auk* ukaa022.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Delorme, D., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., 2011. Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology* 92, 1936–1947.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., 2008. Measuring senescence in wild animal populations: Towards a longitudinal approach. *Funct. Ecol.* 22, 393–406.
- Nussey, D.H., Froy, H., Lemaitre, J.-F., Gaillard, J.-M., Austad, S.N., 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for biogerontology. *Ageing Res. Rev.* 12, 214–225.
- Packer, C., Tatar, M., Collins, A., 1998. Reproductive cessation in female mammals. *Nature* 392, 807–811.
- Pap, P.L., Fulop, A., Adamkova, M., Cepak, J., Michalkova, R., Safran, R.J., Stermin, A.N., Tomasek, O., Vagasi, C.I., Vincze, O., Wilkins, M.R., Albrecht, T., 2019. Selection on multiple sexual signals in two Central and Eastern European populations of the barn swallow. *Ecol. Evol.* 9, 11277–11287.
- Pauliny, A., Wagner, R.H., Augustin, J., Szép, T., Blomqvist, D., 2006. Age-independent telomere length predicts fitness in two bird Species: age-independent telomere length and fitness. *Mol. Ecol.* 15, 1681–1687.
- Petrželková, A., Micháľková, R., Albrechtová, J., Cepák, J., Honza, M., Kreisinger, J., Munclinger, P., Soudková, M., Tomášek, O., Albrecht, T., 2015. Brood parasitism and quasi-parasitism in the European barn swallow *Hirundo rustica rustica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69, 1405–1414.
- Primmer, C.R., Møller, A.P., Ellegren, H., 1995. Resolving genetic relationships with microsatellite markers: a parentage testing system for the swallow *Hirundo rustica*. *Mol. Ecol.* 4, 493–498.
- Reed, T.E., Kruuk, L.E.B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E.J.A., Harris, M.P., 2008. Reproductive Senescence in a Long-Lived Seabird: Rates of Decline in Late-Life Performance Are Associated with Varying Costs of Early Reproduction. *Am. Nat.* 171, E89–E101.

- Robertson, R., Rendell, W., 2001. A long-term study of reproductive performance in Tree Swallows: the influence of age and senescence on output. *J. Anim. Ecol.* 70, 1014–1031.
- Rubner, M., 1908. Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung.
- Simons, M.J.P., Briga, M., Verhulst, S., 2016. Stabilizing survival selection on presenescent expression of a sexual ornament followed by a terminal decline. *J. Evol. Biol.* 29, 1368–1378.
- Speakman, J.R., Selman, C., 2011. The free-radical damage theory: Accumulating evidence against a simple link of oxidative stress to ageing and lifespan. *BioEssays* 33, 255–259.
- Stearns, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. OUP Oxford.
- Tarwater, C.E., Arcese, P., 2017. Age and years to death disparately influence reproductive allocation in a short-lived bird. *Ecology* 98, 2248–2254.
- Tidière, M., Thevenot, X., Deligiannopoulou, A., Douay, G., Whipple, M., Siberchicot, A., Gaillard, J.-M., Lemaître, J.-F., 2018. Maternal reproductive senescence shapes the fitness consequences of the parental age difference in ruffed lemurs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20181479.
- Tsyusko, O.V., Peters, M.B., Hagen, C., Tuberville, T.D., Mousseau, T.A., Møller, A.P., Glenn, T.C., 2007. Microsatellite markers isolated from barn swallows (*Hirundo rustica*). *Mol. Ecol. Notes* 7, 833–835.
- Vágási, C.I., Pap, P.L., Vincze, O., Benkő, Z., Marton, A., Barta, Z., 2012. Haste Makes Waste but Condition Matters: Molt Rate–Feather Quality Trade-Off in a Sedentary Songbird. *PLOS ONE* 7, e40651.
- van de Pol, M., Verhulst, S., 2006. Age-Dependent Traits: A New Statistical Model to Separate Within- and Between-Individual Effects. *Am. Nat.* 167, 766–773.
- Vrtílek, M., Žák, J., Blažek, R., Polačik, M., Cellerino, A., Reichard, M., 2018. Limited scope for reproductive senescence in wild populations of a short-lived fish. *Sci. Nat.* 105, 68.
- Williams, G.C., 1966. Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *Am. Nat.* 100, 687–690.
- Williams, G.C., 1957. Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution* 11, 398.