

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie (B1501)

Studijní obor: BBI (1501R001)



**Martin Kuba**

**Evidence pro přímé a nepřímé výhody plynoucí samicím ze sexuální  
promiskuity u obratlovců**

**Evidence for direct and indirect benefits of female promiscuity in  
vertebrates**

Bakalářská práce

Školitel: prof. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha 2022

**Prohlášení:** Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovával 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 6.1.2022

Martin Kuba

**Poděkování:** Tímto bych rád poděkoval školiteli prof. Tomáši Albrechtovi za odborné vedení a užitečné rady v průběhu zpracování tématu. Dále také Peteru Mikulovi, Ph.D. a Romaně Micháلكové, Ph.D. za ochotnou pomoc ve chvílích, kdy jsem beznadějně planul.

**Abstrakt:** Promiskuitní chování samic je pozorováno u mnoha skupin obratlovců ovšem vysvětlení tohoto jevu včetně výhod, které z něj plynou samicím, zůstávají nejasné. Hypotézy, které by tento jev měly vysvětlovat, lze rozdělit na adaptivní a neadaptivní. Dle adaptivních hypotéz jsou samice promiskuitní, protože jim z kopulací s více samci plynou výhody, ať už přímé, které ovlivňují samici, její přežívání a zdroje, které má k dispozici, či nepřímé (genetické), které zvyšují fitness samice prostřednictvím kvalitnějších mláďat. Dle neadaptivních hypotéz samici z promiskuitního chování naopak žádné benefity neplynou a promiskuita je důsledkem samčích ofenzivních strategií k získávání paternit. Adaptivní hypotézy, zejména pak genetické výhody, jsou velmi diskutované a studie se ve svých závěrech částečně rozcházejí. Cílem práce je podat přehled přímých a nepřímých hypotéz a zhodnotit jejich validitu u druhů napříč hlavními skupinami obratlovců.

**Klíčová slova:** Promiskuita, sexuální konflikt, kompetice spermií, dobré geny, komplementární geny, mimopárová mláďata, adaptivní hypotéza, přímé výhody, nepřímé výhody

**Abstract:** Female promiscuous behaviour has been observed in many vertebrate groups but its evolution and potential benefits to promiscuous females remain unclear. To explain female promiscuous behaviour, both adaptive and non-adaptive hypotheses have been proposed. According to adaptive hypotheses, females are promiscuous, because they gain benefits through multiple male copulations. These can further be divided into direct benefits hypotheses, where females are assumed to benefit directly from promiscuity by gaining more resources to themselves and improving their own survival, and indirect (genetic) benefits hypotheses where fitness gains to promiscuous females are through improved quality of their offspring. In contrast, according to non-adaptive hypotheses, females do not gain any benefits from promiscuous behaviour and female promiscuous behaviour is a result of male offensive strategies to gain paternity. Adaptive hypotheses, especially those concerning genetic benefits, are highly debated and existing studies often differ in their conclusions. The aim of this thesis is to provide a review of studies evaluating adaptive and non-adaptive hypotheses to explain female promiscuous behaviour in vertebrates.

**Key words:** Promiscuity, sexual conflict, sperm competition, good genes, genetic complementarity, extra-pair offsprings, adaptive hypotheses, direct benefits, indirect benefits

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Výběr partnera .....	2
2.1. Prekopulační výběr .....	2
2.2. Postkopulační výběr .....	2
3. Promiskuitní chování samic .....	5
3.1. Přímé výhody samičí promiskuity .....	6
3.2. Nepřímé výhody samičí promiskuity .....	7
4. Přehled samičí promiskuity napříč obratlovci .....	10
4.1. Paryby ( <i>Chondrichthyes</i> ) .....	10
4.2. Ryby ( <i>Osteichthyes</i> ) .....	11
4.3. Obojživelníci ( <i>Lissamphibia</i> ) .....	13
4.4. Plazi ( <i>Reptilia</i> ) .....	14
4.5. Ptáci ( <i>Aves</i> ) .....	15
4.6. Savci ( <i>Mammalia</i> ) .....	18
5. Závěr .....	21
6. Seznam použité literatury .....	22

# 1. Úvod

Pohlavní výběr byl definován jako součást přírodního výběru již Charlesem Darwinem (Darwin 1871,1956). Na rozdíl od klasického přírodního výběru předpokládá pohlavní výběr, že fitness jedince je determinováno jeho úspěchem v zisku sexuálních partnerů a v počtu zplozených potomků, tedy že v populaci se páří a plodí potomky především ti nejzdatnější jedinci. Bateman posléze studoval pohlavní výběr a dědičnost u octomilek (Bateman, 1948) a definoval myšlenky či principy, které znovuobjevil a rozvedl Trivers (1972), aby se později staly předmětem diskusí a bádání. Obecně však oba předpokládají, že vyšší počet sexuálních partnerů zvyšuje reprodukční úspěch především samců, nikoliv však samic (Simmons, 2005) a zároveň zvyšuje variabilitu reprodukčního úspěchu samců (Wade and Shuster, 2010). V době Batemanových pokusů nebyly k dispozici molekulární analytické metody. Až s jejich rozvojem došlo k revoluci v posunu zkoumání sexuality objevením výskytu mimopárových kopulací a mlád'at, a obecně k tzv. polyandrické revoluci (Parker and Birkhead, 2013), tedy poznatku, že jev, kdy se samice páří s více než jedním samcem je celkem běžný. Zatímco samčí promiskuitu lze snadno vysvětlit pomocí Batemanova principu (viz výše), vysvětlení samičí promiskuity není vůbec triviální (počet sexuálních partnerů nemusí souviset s počtem mlád'at vyprodukovaných samicí). Samotné rozmnožování je velkou energetickou investicí, která se mezi pohlavími liší a nese rizika, jako např. predaci. Ideální by bylo mít nejvíce potomků, předat co nejvíce genů a nejméně investovat. Tento fakt má za následek permanentní sexuální konflikt mezi pohlavími (*male-female competition*) a je poměrem ztrát a benefitů vyplývajících ze snahy maximalizovat reprodukční úspěch (Chapman et al., 2003) Pohlavní výběr partnera z pohledu samice je řízen preferencí pro přímé (zvyšující fitness samice) nebo nepřímé (zvyšující fitness potomků) výhody páření (Kirkpatrick, 1987). Promiskuitní chování je doloženo u čím dál více druhů napříč taxony, ačkoliv ho obecně doprovází větší riziko ztrát fitness, viz dále (Forstmeier et al., 2014). Tato bakalářská práce si klade za cíl podat přehled hypotéz, kterými se vědci snaží objasnit promiskuitní chování samic v obecné rovině a podává konkrétní příklady v taxonu obratlovců

## 2. Výběr partnera

### 2.1. Prekopulační výběr

První fází v rámci mezigeneračního předávání genů je prekopulační výběr partnera čili výběr odehrávající se před vlastním aktem kopulace. Důležitou roli tu plní především různé vnější znaky samců, podle kterých si samice vybírají sexuálního partnera, ale které mohou také souviset s kompeticí mezi samci (*male-male competition*) a jejich schopností si zajistit přístup k samicím. Může jít například o velikost samce (zejména u polygammích a teritoriálních druhů) a jeho celkovou prezentaci či dominanci a atraktivitou (Owens and Hartley, 1998). U ptáků se jedná například o ornamentaci peří, tedy barevnost a velikost ornamentů, roli u obratlovců hrají kromě zbarvení také akustické a olfaktorické znaky či různé behaviorální projevy související s tokem a předváděním se (Andersson, 2019). Samec takto může dávat najevo svou kondici, zdatnost a genetickou kvalitu (Freeman-Gallant et al., 2010). Uvažuje se, že míra pohlavního dimorfismu pozitivně koreluje mírou samičí promiskuity (Dunn et al., 2001). Nicméně prekopulační pohlavní výběr nemusí souviset přímo s ornamentací či velikostí samců, ale kritéria výběru partnera mohou být relativní, souviset s vícero znaky a jejich kombinacemi (viz např. tzv. výběr podle genetické kompatibility, Mays a Hill 2004).

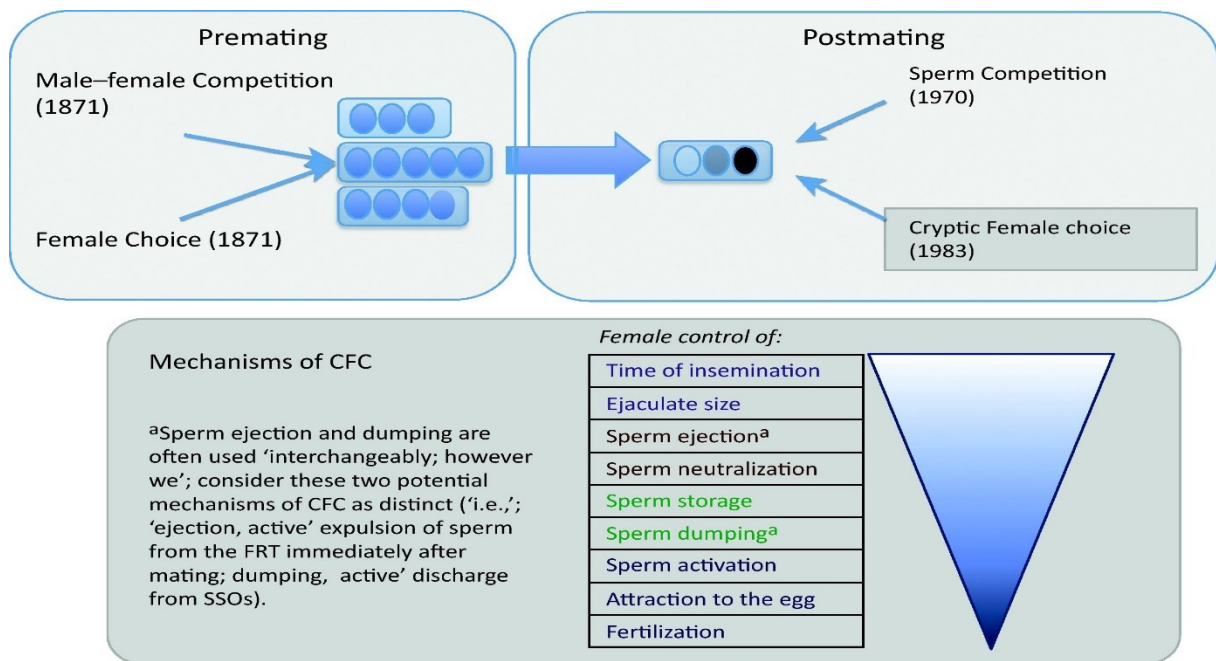
### 2.2. Postkopulační výběr

Pokrok v poznání této problematiky přišel po roce 1970, kdy se začalo uvažovat, že postkopulační pohlavní výběr je důležitý pro evoluci na molekulární úrovni. Studie byly prováděny jak na bezobratlých (zejména *Drosophila*), ale také na ptácích a hlodavcích (Simmons and Wedell, 2020). Spáří-li se samice vícekrát s různými samci, může v jejich rozmnožovacích orgánech probíhat boj i mezi spermii samotnými (některé jsou pohyblivější), neb vajíček k oplození je omezený počet. Tato část postkopulačního výběru se nazývá kompetice spermií. Tento fenomén byl poprvé popsán v roce 1970 (Parker 1970).

Postkopulační pohlavní výběr selektuje na optimální tvar spermií, přičemž ale spermie patří mezi napříč taxony k nejvariabilnějšímu typu buňky (Pitnick et al., 2009). V průběhu evoluce se spermie zmenšují a jsou co nejpohyblivější (Lessells et al., 2009).

Druhým známým mechanismem je tzv. skrytá samičí volba. Samice si sama volí, čí sperma oplodní vajíčka. Dochází k tomu několika způsoby. Prvním je ukládání spermií samců do speciálních částí pohlavního ústrojí. Jiná situace může nastat při vynucovaných kopulacích, kdy samice vypudí nechtěné sperma z útrobu svalovými stahy (Firman et al., 2017). Studie prováděná na užovkách proužkovaných (*Thamnophis sirtalis*) ukázala, že samice může vstup spermatu do rozmnožovacího traktu ovlivnit stahy vaginálního vaku a rozhoduje, zda sperma pustí dále či nikoliv (Friesen et al., 2016). Jiným příkladem jsou samice kura domácího (*Gallus gallus domesticus*), které vypuzovaly sperma nedominantních samců (Pizzari and Birkhead, 2000). Také u samic pěvušek modrých (*Prunella modularis*) bylo pozorováno vypuzování spermatu (Davies, 1983). Popřípadě, jako je tomu u řádu vrubozobých (*Anseriformes*), jehož samčí příslušníci disponují penisem, mají samice vyvinuté slepé části vagíny, kam nechtěné samce nechají ejakulovat. Navíc mají samice spirálovitě stočenou vagínu (samci mají penis spirálovitě stočený ve směru hodinových ručiček, samice opačně), což také znesnadňuje přístup a následné oplození (Brennan et al., 2007). Sic se může zdát, že se skrytá samičí volba uplatňuje pouze u vnitřního oplození, některé studie ryb uvádějí výsledky, které podporují teorie o uplatnění při oplození vnějším. Konkrétně se jedná o efekty, jež má ovariální fluidum samic na spermie. U druhu pyskouna (*Syphodus ocellatus*) bylo pokusy in vitro zjištěno, že fluidum velmi snižuje motilitu spermií, a tím selektuje jen kvalitní, hodně pohyblivé (Alonzo et al., 2016). Je třeba si uvědomit, že pre a postkopulační výběr spolu úzce souvisí a postupné objevování jednotlivých fází vedlo až objevu skryté samičí volby a jejích mechanismů (viz. obr. č. 1.). Detailní diskuse o roli postkopulačního pohlavního výběru na fenotyp spermie, a o postkopulačních mechanismech výběru partnera přesahuje rámec této práce.





Trends in Ecology & Evolution

Obr. č. 1.: Pre- a postkopulační výběr a mechanismy skryté samičí volby (CFC – cryptic female choice), která počíná vstupem spermií do samičího rozmnožovacího traktu (FRT – female reproductive tract), uložením ve specializovaném orgánu (SSO – sperm storage organ) a končí likvidací spermatu nebo jeho použitím k oplodnění (převzato z Firman et. al., 2017).

### 3. Promiskuitní chování samic

Promiskuitní chování samic bylo zaznamenáno u mnoha tříd obratlovců a hypotéz pro důvody vícečetného páření s různými samci je mnoho a vysvětlení evoluce tohoto chování je často specifické pro jednotlivé taxony/skupiny a formy oplození vajec (vnější vs. vnitřní) (Jennions and Petrie, 2000). Primárně je lze shrnout v rámci adaptivních a neadaptivních hypotéz. Neadaptivní se rozumí, že samici z toho žádné benefity neplynou (například proto, že se jedná o ryze samčí strategii). Naproti tomu adaptivní vysvětlení předpokládají, že samice z tohoto chování profituje (Forstmeier et al., 2014). Je však třeba zmínit, že promiskuitní chování může samici působit různé ztráty. Jedná se např. o agresi samce v rámci trestu za promiskuitu samice (Valera et al., 2003), snížení rodičovské péče (Arnqvist and Kirkpatrick, 2005, Albrecht et al., 2006), přenos patogenů a parazitů (Kokko et al., 2002) a další (viz tabulka č. 1.). Promiskuitní chování jednotlivých druhů je tak podmíněno poměrem benefitů a ztrát, které takové chování přináší (Arnqvist and Kirkpatrick, 2005). Jakými způsoby samice získává výhody promiskuity je rozebráno níže.

Navrhované benefity	Možné ztráty
Dobré nebo komplementární geny	Vznik de novo delečních mutací
Vyhnutí se genetickému inbreedingu	
Inkluzivní zisk pářením se s příbuzným	Potlačený inbreeding
Méně neoplozených vajec	Zvýšení mortality embryí (polyspermie)
Vyhnutí se infanticidě	Trest/agrese ze strany sociálního partnera
Méně obtěžování jinými samci	Více obtěžování jinými samci
Zvýšení péče o potomstvo mimopárovým partnerem	Ztráta sociálního partnera
Přístup do více teritorií	
Možný zisk nového budoucího partnera	Ztráta stávajícího partnera
Diverzita potomstva	Kompetice mezi potomky
Zisk prospěšných mikrobů	Pohlavně přenosné choroby

Tabulka č. 1.: Možné benefity a ztráty plynoucí z promiskuitního chování samic (převzato z Forstmeier et. al., 2014).

### 3.1. Přímé výhody samičí promiskuity

Jednou z řady přímých výhod samičí promiskuity je ochrana potomků proti infanticidě. Jedná se o situaci, kdy dospělec (převážně samec) zabije mládě v rámci druhu. Důvody mohou být různé, od hladovění a pudu sebezáchovy, po zbavení se mláděat konkurenčního samce samcem jiným. Zabitím mláděat též dochází k obnově plodnosti samic (Blaffer Hrdy, 1979). Předpokládá se, že páření s více samci by mohlo být formou ochrany, neboť žádný ze samců si nemůže být zcela jistý, že by nezabíjel vlastní mláděata (Wolff and MacDonald, 2004). Infanticida je známa zejména u primátů (Van Schaik and Kappeler, 1997), a šelem a hlodavců (Palombit, 2015). Nicméně byla zaznamenána i u vodních savců, konkrétně u delfínů skákavých (*Tursiops truncatus*) (Perriere et al., 2016) a delfínů indočínských (*Sousa chinensis*) (Zheng et al., 2016). U kosatek dravých (*Orcinus orca*) byl zaznamenán jeden případ v jediné populaci v severním Pacifiku (Towers et al., 2018). Infanticida se také vyskytuje v další třídě obratlovců, u ptáků. Evidence tohoto jevu jsou například studie vrabců domácích (*Passer domesticus*) (Veiga, 1990) nebo vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*) (Robertson and Stutchbury, 1988).

Další přímou výhodou je ochrana vůči neplodnosti partnera. Zajištění dostatku genetického materiálu k fertilizaci je považováno za přímou výhodu promiskuitního chování samice (Jennions and Petrie, 2000). Zatímco u teritoriálních druhů obratlovců se četnost kopulací s jinými samci špatně pozoruje a je spíše vzácná, u koloniálních takové chování lze sledovat dobře (Sheldon, 1994). Obecně lze předpokládat, že četnost neoplodněných vajíček klesá se zvyšující se úrovní samičí promiskuity (Sheldon, 1994). Studie prováděná na pěvuškách modrých, jež jsou druhem monogamním, polyandrickým i polygynním, ukázala, že nejvíce nevylíhnutých vajec bylo po páření samice pouze s jedním samcem, což infertilitu samců naznačuje (Davies, 1985). V tomto případě existuje však alternativní hypotéza, která uvádí, že počet nevylíhnutých vajec může souviset s obtěžováním samic v průběhu vývoje vajec uvnitř samice před kladením (Davies, 1985). Jiným příkladem je studie provedená na ovcích domácích (*Ovis aries*), která podporuje hypotézu, že vícečetné páření s více samci vede k jistější fertilizaci samic (Gibson and Jewell, 1982).

Přímou výhodou je též promiskuitní chování za účelem získání více potravních zdrojů. V situaci, kdy samice zavítá do teritoria samce se může při střetu chovat promiskuitně a zajistit si tak neomezený přístup, neboť dojde ke splynutí teritorií. Příkladem mohou být opět pěvušky modré (Davies and Lundberg, 1984). Dalším případem jsou dary, například v podobě potravy, které samec přináší a zvyšuje tak plodnost samice a zároveň se jedná o jakousi predehru. U ůuhýka šedého (*Lanius excubitor*) bylo zjištěno, že potrava přinášovaná mimopárovým samicím jako dar byla větší a patrně měla vyšší nutriční hodnotu než ta, kterou samec přinášel své sociální družce (Tryjanowski and Hromada, 2005).

### **3.2. Nepřímé výhody samičí promiskuity**

Předpokladem této hypotézy je, že promiskuitní chování nepřináší přímé výhody samici, ale může mít pozitivní efekt na její potomstvo (Arnqvist and Kirkpatrick, 2005). Existují hypotézy dobrých, kompatibilních genů a komplementárních genů, které obecně predikují vyšší kvalitu potomků polyandrické samice oproti samici monoandrické. Hypotéza dobrých genů jsou založeny na poměru atraktivit sociálního a mimopárového partnera (Petrie and Kempenaers, 1998). Komplementárními/kompatibilními geny rozumíme kombinaci genů či alel obou rodičů, které by byly pro potomky výhodné. Pokud hraje při výběru partnera roli genetická kompatibilita/komplementarita, lze v případě vysoké míry příbuznosti sociálních partnerů očekávat vyšší frekvenci mimopárových kopulací, a vyšší promiskuitu samic, která je adaptací ke snížení negativního vlivu příbuzenského křížení a inbreedingu (Mays and Hill, 2004). Ačkoliv jsou v literatuře pojmy kompatibilní a komplementární používány dosti volně a zaměnitelně, je vhodné mezi nimi rozlišovat – termín genetická kompatibilita je používána především v literatuře věnující se speciaci, a v zásadě předpokládá vyšší kompatibilitu (a tedy preferenci) příbuzných (=patřících ke stejnému druhu) jedinců. Naopak v kontextu exoluce promiskuity a výběru partnera stejného druhu lze předpokládat preferenci pro nepříbuzné jedince. Proto byl navržen termín komplementarita ((Piálek and Albrecht, 2005, Mays et al. 2008) a já se jej pro příklady zmiňované v této práci budu držet). Předpokládá se, že promiskuitní chování za účelem získání komplementárních genů má vliv na genetickou diverzitu potomstva (Jennions and Petrie, 2000).

Dle hypotézy dobrých genů samice přikročí k mimopárovým kopulacím zvláště, pokud její sociální partner nevykazuje dostatečnou atraktivitu. Atraktivita je absolutním kritériem, které sdílí další samice v populaci čili všechny samice vyhledávají kopulace se samci obecně kvalitními (Petrie and Kempenaers, 1998). Tato situace se častěji objevuje například u migrujících druhů ptáků, kdy za dobrých podmínek k hnízdění samice vezme za vděk i samce s méně kvalitními znaky a posléze tento neoptimální výběr kompenzuje mimopárovou kopulací s atraktivnějším samcem (Spottiswoode and Møller, 2004). U hypotézy dobrých genů se často sleduje ornamentace a kondice samců, z výsledků některých studií ale vyplývá, že důležitou funkci zastává velikost a stáří samce a mohou mít při výběru větší váhu (Hsu et al., 2015). Do jaké míry dobré geny ovlivňují potomky může být způsobeno vztahem genotyp – prostředí, jak ukazuje studie sýkor uhelníček (*Parus ater*). Pokud by byl tento předpoklad obecně platil, mohl by být důležitý pro objasnění evoluce sekundárních pohlavních znaků, jejich udržení v populacích a objasnění samičích preferencí při výběru partnera (Schmoll et al., 2005). Studie samic sýkor koňader (*Parus major*) sice potvrdila výběr atraktivnějších samců ke kopulaci, nicméně nepotvrdila lepší přežívání mimopárového potomstva a k hypotéze dobrých genů se nepřiklání (Strohbach et al., 1998). Naproti tomu studie dvou kolonií klokanů společenských (*Petrogale assimilis*) došla k závěrům klonícím se k teorii dobrých genů. Pokud se sociálnímu páru nepodařilo počít mládě, které by bylo životaschopné, samice vyhledala jiného partnera s lepšími geny. Takto zvyšují svůj reprodukční úspěch, přežívání potomků a nejspíš i jejich následnou reprodukci (Spencer et al., 1998).

Komplementární geny by měly potomstvu zvyšovat fitness nejlepší kombinací alel od matky a otce. Existuje evidence o korelaci heterozygotnosti a fitness, tedy že heterozygoti mají fitness vyšší (např. Amos et al., 2001; Hansson and Westerberg, 2002). Asi nejlepším příkladem jsou studie histokompatibilního komplexu MHC a funkce imunitních systémů obratlovců (Mays and Hill, 2004). Na imunitu samozřejmě působí i jiné faktory, např. typ prostředí a variabilita patogenů. Nicméně bylo zjištěno, že variabilita v určitých lokusech genů pro MHC je na úrovni jedince výhodná, například v případě MHC II. a hepatitidy B (Thursz et al., 1997). Dalším příkladem může být rezistence vůči malárii, která souvisí s mutací srpkovité anémie v hemoglobinu u heterozygotů (Aidoo et al., 2002). U hypotézy komplementárních genů se též předpokládá, že sociální partner je samici příbuzný nebo geneticky podobný, což by mohlo vést ke genetickému inbreedingu. To má za následek snižování heterozygotnosti potomstva či zvýšení exprese nežádoucích recesivních alel.

Samice se tomu může vyhnout vyhledáváním mimopárových kopulací (Jennions and Petrie, 2000). Preference pro partnera pak není dle absolutních kritérií, ale dle vlastního genotypu (Mays et al., 2008).

Komplementarita ovlivňuje jak samotný výběr partnera, tak reprodukční úspěch jedince (Mays and Hill, 2004). U lidí, myši a ryb je dokázáno, že jsou při výběru partnera ovlivňováni pachem. Samice dokáže např. na základě samcova značkování (savci) poznat, zda je dominantní a nepříbuzný, a to úzce souvisí s výše zmíněnou variabilitou v komplexu MHC (Penn, 2002). Děje se tak i u plazů, konkrétně studie ještěrek obecných (*Lacerta agilis*) potvrdila samičí preferenci samců odlišných v genech pro MHC (Olsson et al., 2003). Studie prováděná na myších domácích (*Mus musculus*) ukázala, že pokud se samice spářila se samcem příbuzným, měl její vrh nižší míru přežití mláďat. Když se spářila se samcem příbuzným i nepříbuzným, paternita vrhu se klonila k nepříbuznému samci (Firman and Simmons, 2008). U koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*) experimentální studie uvádí, že samice (na základě pachu) preferují samce s více alelami pro MHC IIB. Příbuznost či genetická podobnost v tomto případě nehraje roli a jde o co největší heterozygotnost, která v tomto případě znamená velkou odolnost vůči parazitům a infekcím (Reusch et al., 2001). Genetická variabilita potomstva je další možná motivace pro vyhledávání mimo párových kopulací. Hypotéza se zakládá na předpokladu, že genetická odlišnost potomků sníží sourozeneckou konkurenci (Jennions and Petrie, 2000). Zároveň předkládá možnost výhody rozdílných imunitních systémů potomků. Tedy bude-li šířit určitý druh patogenu, existuje šance, že aspoň některá mláďata přežijí (Mays and Hill, 2004).

## 4. Přehled samičí promiskuity napříč obratlovci

Tato kapitola podává přehled o promiskuitním chování samic u jednotlivých taxonů obratlovců. Promiskuitní chování se totiž v různé míře objevuje u všech tříd obratlovců (Taylor et al., 2014). Postupně jsou popsány studie promiskuitního chování samic u paryb, ryb, obojživelníků, plazů, ptáků a savců a komentovány především studie, které se snažily promiskuitní chování samic vysvětlit.

### 4.1. Paryby (*Chondrichthyes*)

Paryby jsou starobylou skupinou obratlovců obývající planetu stovky milionů let. Jedná se o početnou skupinu, dělicí se na dvě podtřídy. *Elasmobranchii*, kam patří žraloci a rejnoci a *Holocephalii*, ve které najdeme chiméry. Tyto podtřídy zahrnují 18 řádů, 55 rodů, čítajících přibližně 1200 žijících druhů (Heinicke et al., 2009). Paryby jsou skupina, u které je oplození vnitřní. Mohou být vejcorodé, vejcoživorodé a živorodé. Samci mají modifikované břišní ploutve na tzv. pterygopody, které slouží jako párový kopulační orgán. Páření probíhá různými způsoby, u menších druhů žraloků a u chimér samec partnerku v podstatě obtočí svým tělem. U větších druhů žraloků je známo, že samci se do partnerky zakusují a přidrží jí. U rejnoků páření probíhá dvěma způsoby, u menších druhů se k sobě partneri přimykají ventrálně, větší druhy se mohou přimknout ventrálně i dorzálně (Wourms, 1977).

Jednou z mála studií, zabývajících se multipaternitou rejnoků byla provedena na rejnoku ostnatém (*Raja clavata*), u něhož byla potvrzena smíšená paternita snůšek. Vzhledem z vejcorodosti a vícero ovulacím, fertilizacím, následovaných uvolněním vajíčka navrhuje studie hypotézu o zajištění si dostatku spermatu, tedy přímou výhodou promiskuity (Chevolot et al., 2007).

Nejvíce studií s tematikou promiskuity u paryb bylo prováděno na žralocích. Jedna z prvních, která popsala takové chování byla provedena na žralocích citronových (*Negaprion brevirostris*). Jedná se o studii z mateřské laguny u pobřeží Baham. Ukázalo se, že samice tohoto druhu jsou velmi polyandrické a všech 14 vrhů, které byly zkoumány měly smíšenou paternitu.

Fakt, že pro samice každé páření představuje riziko zranění, a že samci žraloků nepřináší žádná materiální zvýhodnění by mohl vést k myšlence, že polyandrie zde demonstruje nepřímou výhodu a samice tak postkopulačními procesy selektuje nejvhodnější samce (Feldheim et al., 2002). Samice více druhů žraloků mohou uchovávat sperma až po dobu několika měsíců, což dává velký prostor pro kompetici spermií (Pratt, 1993). Nicméně u živorodých žraloků hrají roli samičí investice do embryí, oplodněných různými samci, neboť vnitřní vývoj přináší genetické i fyziologické konflikty ve vztahu embrya a matky (Zeh and Zeh, 2001). Samice by mohla investovat více do potomků, kteří vznikli pářením s nepřibuzným samcem. Jelikož se jedná o studii v prostředí, kde jsou samice vysoce filopatrické (vracejí se na místo, kde se narodili, aby se tam pářily a přivedly na svět potomstvo), mohlo by se jednat o snahu vyhnout se genetickému inbreedingu. To vede k myšlence, že by se mohla potvrdit hypotéza komplementárních genů (Feldheim et al., 2004). Následná studie ze stejného prostředí však u žraloků citronových nepotvrdila větší genetickou diverzitu, ani lepší přežívání potomků z vrhů se smíšenou paternitou, a tedy nepodporuje hypotézu komplementárních genů. Naproti tomu předkládá myšlenku, že promiskuita by mohla v tomto případě být obranou vůči obtěžování samci (DiBattista et al., 2008). Studie žraloků písečných (*Carcharhinus plumbeus*), u kterých byla také zaznamenána vysoká míra polyandrie uvádí, že polyandrie u skupiny *Elasmobranchii* vznikla spíše vlivem sexuálního konfliktu a vynucování kopulací samci, než že by zde výrazně působily adaptivní výhody. Nepřímé výhody však tato studie nepopírá (Portnoy et al., 2007). Novější studie se věnovala žralokům bělavým (*Carcharhinus leucas*). Míra polyandrie u tohoto druhu je sice nižší, avšak k výše zmíněným hypotézám pro promiskuitní chování žraloků přidává i hypotézu o ochraně vůči neplodnosti partnera. Vysvětluje tak stav, kdy potomci patřili jen jednomu otci, ač se samice pářila s více samci (ostatní mohli být neplodní) (Pirog et al., 2019).

## 4.2. Ryby (*Osteichthyes*)

V této třídě jsou rozeznávány tři podtřídy. Mezi kostnaté ryby patří tedy paprskoploutvé ryby (*Actinopterygii*), bahníci (*Dipnoi*) a lalokoploutvé ryby (*Crossopterygii*), reprezentovanou živoucí fosilií latimérií podivnou (*Latimeria chalumnae*). Diverzita ryb je obrovská a v současné době žije na světě více než 32 tisíc druhů. Drtivá většina druhů je vejcorodá s vnějším oplozením.



Některé druhy však mají oplození vnitřní a rodí živá mláďata (Taborsky, 1998). Rozmnožovací taktiky se velmi různí. Tření může probíhat hromadně, v několika kusech či na hnízdě a existují i druhy, u kterých klade samice jikry do samčího plodového vaku či na povrch břišní strany těla, kde jsou pak oplodněné (Avisé et al., 2002). Při vnějším oplodnění je pro samice velmi těžké ovlivnit, jakým samcem budou jikry oplodněny a spíše se zde uplatňuje kompetice spermií (Immler and Taborsky, 2009).

U druhů ryb, které kladou jikry do hnízd, která samci hlídají, lze pozorovat výskyt tzv. sneakerů. Jedná se o samce, kterým hnízdce nepatří, ale v nestřežené chvíli se snaží oplodnit jikry v něm nakladené. Bývají to spíše mladší samci, někteří napodobují vzhledem samice a vypouští sperma současně s hnízdícím párem (Avisé et al., 2002). Tato strategie se na první pohled jeví jako samčí, nicméně u samic některých druhů ryb byla zjištěna preference vypouštět jikry v blízkosti samčích sneakerů (Reichard et al., 2007).

Z hlediska polyandrie jsou zajímavé druhy cichlid, u kterých samice uchovávají jikry a potomky ve svých tlamkách či žaberní dutině (Avisé et al., 2002). Studie druhu *Ophthalmotilapia ventralis* uvádí, že samice do tlamek ukládaly sperma více samců a indukovaly tak ve svých tlamkách kompetici spermií. Ve vodním prostředí se životnost spermií zkracuje vlivy osmolarity, takže přežijí jen kvalitní spermie (Immler and Taborsky, 2009). Ovšem nejlépe se promiskuitní chování pozoruje na druzích s vnitřní fertilizací, kdy se dá pozorovat počet kopulací. Pro příklad studie živorodky širokoploutvé (*Poecilia latipinna*), u které byly více než v polovině případů zjištěni potomci se smíšenou paternitou, a to s dvěma a více samci (Travis et al., 1990). Jiný druh živorodky, živorodka duhová (*Poecilia reticulata*) je také promiskuitní, ale zvláště v místech s vysokou predací (Kelly et al., 1999). Bylo zjištěno, že promiskuitní samice tohoto druhu měly kratší dobu vývoje embryí a plodily více potomků, kteří měli větší sklony k učení se, a tak se lépe vyhýbali predaci (Evans and Magurran, 2000). Jedná se tak o jednu z prvních empirických studií, prokazující genetické výhody pro promiskuitní samice. Extrémním příkladem polyandrie u ryb je druh jehly (*Syngnathus scovellii*), u něhož jsou nositeli oplodněných jiker samci. Genetická studie odhalila, že zatímco samci oplodnili pouze snůšku jedné samice, tak samice své jikry sdílely v průměru s více než dvěma partnery. Tímto způsobem zvyšovaly počet svých potomků a svůj reprodukční úspěch (Jones et al., 2001).

### 4.3. Obojživelníci (*Lissamphibia*)

Do této třídy jsou zařazeny žáby (*Anura*), ocasatí obojživelníci (*Caudata*) a červoři (*Gymnophiona*). Obojživelníci se vyvinuli v devonu a byli to první čtyřnozí živočichové, kteří vystoupili na souš, dnes je známo asi 6 tisíc druhů (Harvey Pough, 2007). Oplození může být u obojživelníků jak vnější (žáby), tak vnitřní (ocasatí). Ačkoliv se jedná o živočichy s larválními stádii a přímým/nepřímým vývojem, v obou zmíněných skupinách se objevuje i živorodost (Wake, 1993).

Pro příklady polyandrie u ocasatých obojživelníků byly vybrány studie, zabývající se mločiky brýlovými (*Salamandrina perspicillata*) a mloky skvrnitými (*Salamandra salamandra*). U prvního zmíněného druhu byly testovány oplodněné samice, mající v sobě různá vývojová stádia embryí. Genetické testy prokázaly přítomnost vícečetné paternity u všech samic. U mločků brýlových neexistuje pohlavní dimorfismus, a proto se nepředpokládá, že by hrála roli prekopulační fáze výběru, založená na fenotypu a kvalitativních znacích samce. Je navržena výrazná funkce postkopulačních procesů, jako skryté samičí volby a kompetice spermií. Samice jsou totiž schopny skladovat sperma různých samců ve spermatékách až několik měsíců. Bylo zjištěno, že nejvíce potomků měly samice se samcem nepříbuzným, dokonce až o dvě třetiny vrhu. Zároveň byla zjištěna vyšší heterozygotnost potomstva u promiskuitních samic. Tato zjištění podporují hypotézy komplementárních genů a větší diverzity potomstva, tedy nepřímých výhod promiskuitního chování (Rovelli et al., 2015). U mloků skvrnitých byla též prokázána polyandrie. Studie se zabývala závislostí velikosti snůšky na počtu partnerů a byla prokázána pozitivní korelace počtu potomků se zvyšujícím se počtem sexuálních partnerů. Promiskuita tedy v tomto případě zvyšuje reprodukční úspěch samice, což představuje přímou výhodu. Ovšem oproti výše zmíněné studii mločků brýlových nebyla prokázána hypotéza komplementárních genů. Bylo zjištěno, že čím více byl samec příbuzný, tím více potomků ve snůšce mu náleželo. U tohoto druhu se uvažuje, že inbreeding přináší formu ekologické speciace a mohl by zde mít pozitivní efekt (Caspers et al., 2014).

U žab je určování paternit složité, vzhledem k tomu, že fertilizace probíhá externě a jsou zatíženy tím, že se často rozmnožují v nepredikovatelných podmínkách, což zvyšuje riziko mortality jejich larev, pulců. Rozlišují se dvě polyandrické rozmnožovací strategie: simultánní polyandrie, kde kompetují spermie různých samců o nakladená vajíčka současně a postupná (sekvenční), kdy samice klade vajíčka postupně a jsou oplodňována vždy jedním samcem (Byrne and Roberts, 2012). Z hlediska adaptivních výhod je zásadní postupná polyandrie a pro demonstraci výhod je zde uvedeno několik příkladových studií. U některých druhů žab je známa péče o potomstvo ze strany samce (Crump, 1996). Samci pralesničky hnědavé (*Allobates femoralis*) jsou zodpovědní za dopravu pulců z terestrického hnízda do vodního prostředí. Samice tohoto druhu by mohly promiskuitním chováním redukovat ztráty snůšek a získat tak přímou výhodu, neboť někteří samci by mohli být v tomto ohledu schopnější (Ursprung et al., 2011). Jiným příkladem zvyšování reprodukčního úspěchu jsou samice paropuchy Bibronove (*Pseudophyrne bibronii*). Samci tohoto druhu staví hnízda a chrání je, zatímco samice navštěvuje několik hnízd, do kterých klade vajíčka (Byrne and Keogh, 2009). Studie pěnovnic jižních (*Chiromantis xerampelina*) se zaměřovala na nepřímé výhody promiskuity. Tento druh je extrémně polyandrický (některé samice se pářily i s 10-12 samci). Výsledky prokázaly, že potomci polyandrických samic měly zvýšenou životaschopnost. Nicméně není zcela zřejmé, zda k tomu dochází na základě hypotéz genetické diverzity či komplementárních genů (Byrne and Whiting, 2011).

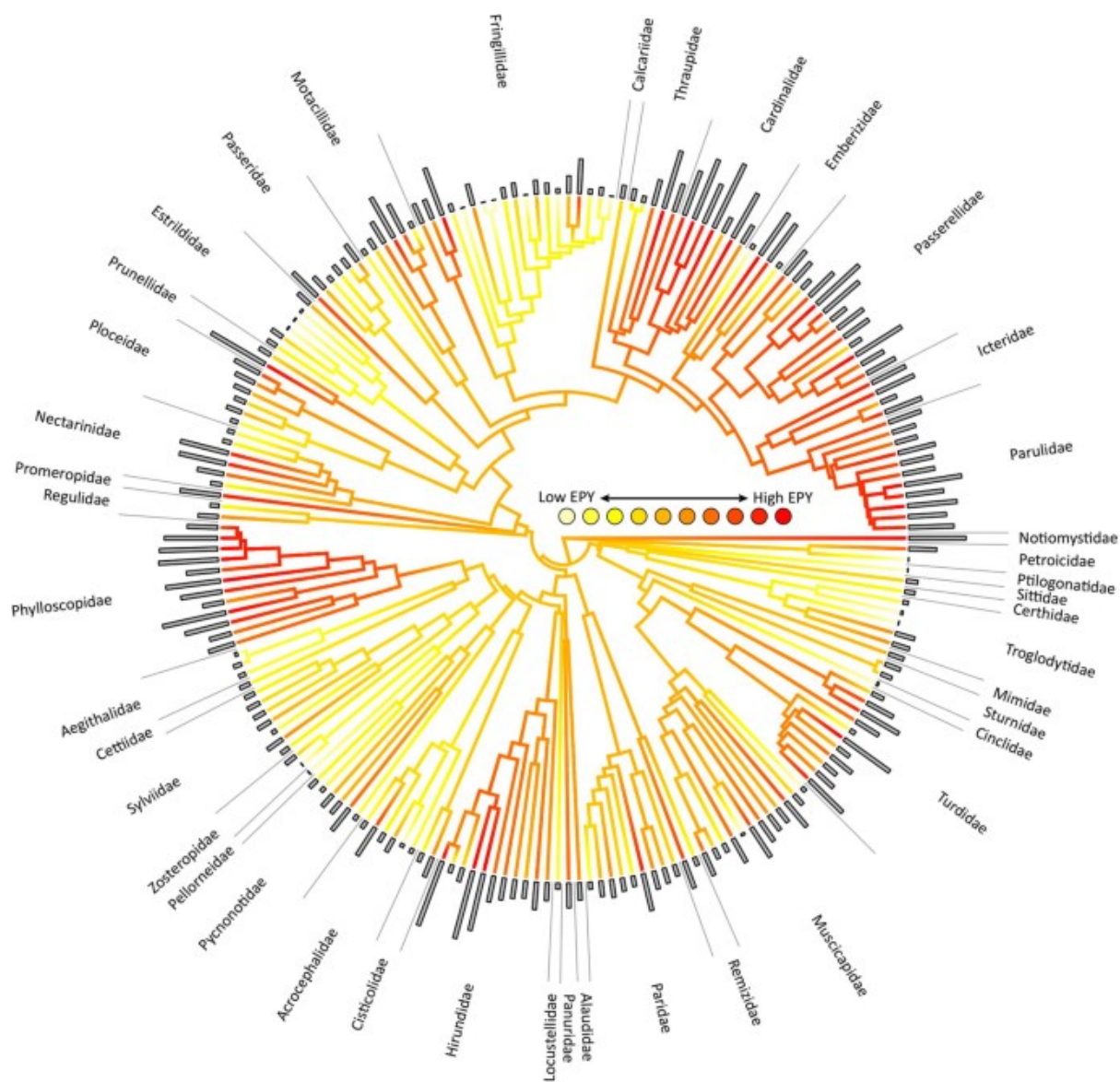
#### **4.4. Plazi (*Reptilia*)**

Jedná se o starobylou skupinu, kam patří čtyři řády: krokodýli (*Crocodylia*), šupinatí plazi (*Squamata*), želvy (*Testudines*) a hatérie (*Rhynchocephalia*) (Pincheira-Donoso et al., 2013). Oplození je u této skupiny vnitřní a zástupci buďto snášejí vejce nebo rodí živá mláďata. Vícečetná paternita je u plazů prokázána v různé míře. Nicméně je velmi spekulativní, zda hrají roli adaptivní hypotézy nebo se jedná o důsledek sexuálního konfliktu (Uller and Olsson, 2008). Několik studií se však zabývalo nepřímými výhodami promiskuity, a to např. u zmije obecné (*Vipera berus*) a ještěrky obecné (*Lacerta agilis*). U populace zmijí ve Švédsku byla zjištěna pozitivní korelace mezi počtem páření a životaschopností vrhu (zmije jsou živorodé). Taktéž byla potvrzena skrytá samičí volba a kompetice spermií uvnitř samičího pohlavního traktu, neboť geneticky nadřazenému samci náležela většina paternity vrhu (Madsen et al., 1992).

U ještěrek obecných bylo zjištěno, že samice skrytou samičí volbou selektuje sperma nejméně příbuzného samce, čímž se zamezuje genetickému inbreedingu (Olsson et al., 1996) a zvyšuje diverzitu potomstva (Olsson et al., 2003). Další příkladová studie byla provedena na ještěrkách živorodých (*Lacerta vivipara*), která prokázala, že polyandrické samice mají větší a životaschopnější snůšky než monogamní samice tohoto druhu. To by mohlo souviset s hypotézou komplementárních genů (Eizaguirre et al., 2007).

## 4.5. Ptáci (*Aves*)

Třída ptáci obsahuje dvě podtřídy, a to běžce (*Paleognathae*) a letce (*Neognathae*). Jedná se o vysoce diverzifikovanou skupinu, zahrnující více než 10 000 druhů. Mimopárové paternity se vyskytují asi u 75 % testovaných druhů ptáků (viz. obr. č. 2.), avšak z hlediska studování promiskuity a benefitů pro samice je nejzásadnější řád pěvců (*Passeriformes*), jelikož většina příslušníků tohoto řádu žije v sociálně monogamních svazcích (Griffith et al., 2002). Zároveň zde existuje náročná péče o potomstvo, což sebou nese více rizik pro ztráty způsobené promiskuitním chováním (Forstmeier et al., 2014). Proč jsou tedy samice tohoto řádu tolik promiskuitní se vědci snaží objasnit již desítky let a hypotéz a studií je nemálo.



Obr. č. 2.: Fylogenetický strom, prezentující různou míru promiskuity čeledí v řádů pěvců u 202 vybraných druhů (převzato z Lifjeld e. al., 2019).

Přímé výhody jsou oproti genetickým celkem dobře pozorovatelné. Promiskuita jako ochrana proti infanticidě není u ptáků běžná. Studie hnízdicích vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) zaznamenala infanticidu, nicméně samice neiniciovaly, a naopak odmítaly pokusy samců o mimopárovou kopulaci (Møller, 1988). Jinou přímou výhodou je přístup do více teritorií a získání potravních zdrojů. U vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) měly promiskuitní samice přístup do teritorií sousedních samců, se kterými se pářily. Navíc pak tyto samice vykazovaly mnohem větší agresivitu vůči hnízdním predátorům na sousedních hnízdech promiskuitních samic (Gray, 1997). Dary přinášené samcem výměnou za kopulaci jsou také známy jako přímý benefit pro samici.

Toto chování bylo popsáno, např. u již zmíněného t'uhýka šedého, kde mimopárová samice dostávala kvalitnější potravu než sociální družka samce (Tryjanowski and Hromada, 2005).

Naproti tomu nepřímé výhody promiskuity jsou velmi diskutovaným tématem a studie přicházejí s rozličnými výsledky (Arnqvist and Kirkpatrick, 2005). Díky rozvoji molekulárních technik mohou vědci stále lépe určovat kvalitu mlád'at, polovičních sourozenců. Porovnávání vnitropárových a mimopárových mlád'at je základem pro testování hypotéz nepřímých výhod samičí promiskuity (Griffith et al., 2002). Testována byla například imunita, heterozygotnost, či růst a přežívání. Jednou ze studií, zabývajících se srovnáváním imunitních odpovědí polovičních sourozenců probíhala u populace slavíka modráčka (*Luscinia svecica*). Ta na základě imunitní reakce T-lymfocytů udává, že mimopárová mlád'ata vykazovala lepší imunitní odpověď. Jinými slovy by samice mohli vyhledávat mimopárové kopulace za účelem zajištění komplementárních genů a jedná se tedy o nepřímou výhodu promiskuity (Johnsen et al., 2000). Na základě studie slavíka modráčka byl prováděn obdobný pokus, využívající stejných technik, ovšem na jiném druhu, kterým byl strnad rákosní (*Emberiza schoeniclus*). Navzdory faktu, že jsou si tyto druhy velmi podobné párovacím systémem i promiskuitním chováním, výsledky nevykazovaly žádný rozdíl v imunokompetenci mezi vnitro a mimopárovými mlád'aty strnada (Kleven and Lifjeld, 2004). Obdobně dopadla i studie na vrabcích domácích, která rovněž neprokázala vztah mezi mírou příbuznosti partnerů a životaschopností, respektive imunokompetencí vnitro a mimopárových mlád'at a hypotézu komplementárních genů rovněž nepovažuje za hnací motor mimopárových kopulací (Edly-Wright et al., 2007). Další studií, jež se zabývala imunitou mimopárových potomků (konkrétně variabilitou MHC), byla prováděna na populaci rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*). Desetiletá studie ukázala pozitivní korelaci variability MHC komplexu a promiskuitního chování samic. Také odhalila, že mlád'ata v tomto komplexu variabilnější měla vyšší míru přežívání. To poukazuje na genetickou výhodu polyandrie a podporuje hypotézu komplementárních genů (Brouwer et al., 2010). Heterozygotnost byla testována u vysoce promiskuitních vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*). Samice tohoto druhu se pářily s vícero samci jak ze sledované populace, tak se samci vzdálenějšími. Studie navrhuje zásadní funkci postkopulačního výběru (kompetice spermií, skrytá samičí volba) a udává, že mimopárová mlád'ata byla konstantně (po dobu pěti hnízdních sezon) heterozygotnější. Přiklání se tedy k hypotéze komplementárních genů (Stapleton et al., 2007). U vlaštovek stromových bylo taktéž studováno přežívání potomků. Dvouletá studie se snažila odhalit, zda jsou mimopárová embrya a mlád'ata životaschopnější než vnitropárová.

Nebyly zjištěny rozdíly ve vývoji embryonálním, ani v rané fázi života vylíhnutých mláďat. Studie nicméně nezavrhuje možnost zisku nepřímé výhody v podobě komplementárních genů a poukazuje na možnost projevu lepší kombinace genů až v pozdějším věku, povylétnutí z hnízda. Také bylo v populaci pozorováno minimální množství neoplozených vajec, což vede k závěru, že vysoká míra promiskuity samicím zajišťuje dostatek spermatu k oplodnění více vajec, tedy přímou výhodu (Whittingham and Dunn, 2001). U sýkor modřinek (*Parus caeruleus*) bylo pozorováno, že se promiskuitní samice pářily se samce, který byl větší a starší než sociální partner. Mimopárová mláďata pak oproti vnitropárovým vykazovala vyšší míru přežívání tato studie podporuje hypotézu dobrých genů (Kempnaers et al., 1997). Heterozygotnější a životaschopnější mimopárová mláďata byla sledována u populace strnada rákosního. Pozorovaná mimopárová mláďata byla před opuštěním hnízda těžší a vyvinutější. Vzhledem k pozdějším odchytům, ve kterých převažovali mimopároví heterozygotní jedinci lze odhadovat i jejich vyšší míru přežívání. Výsledky této studie podporují hypotézu genetických výhod mimopárových fertilizací (Suter et al., 2007).

#### **4.6. Savci (*Mammalia*)**

Nejstarší savci žili již v druhohorách a dnes jsou kosmopolitně rozšířeni po celém světě. Dělí se na vejcorodé (*Prototheria*), kam patří řád ptakořitní (*Monotremata*) a živorodé (*Theria*), kde nalezneme vačnatce (*Marsupilia*) a placentály (*Placentalia*).

Na rozdíl od ptáků mohla u savčích samic promiskuita vzniknout kvůli vyššímu výskytu infanticidy (nejméně 53 % pozorovaných druhů savců páchalo infanticidu). Samice se tak můžou snažit svým promiskuitním chováním předejít zabití jejich mláďat (Wolff and MacDonald, 2004). Hodně takových případů bylo pozorováno u primátů, jejichž mláďata jsou kvůli dlouhému vývoji zranitelná déle. Míra infanticidy se však liší druh od druhu, v závislosti na sociálním uspořádání a způsobu života (Van Schaik and Kappeler, 1997). Promiskuitní chování, představující zde přímou výhodu (ochranu proti infanticidě), bylo pozorováno nejen u primátů, ale i u šelem, hlodavců a u delfínů (Palombit, 2015). Samice medvěda hnědého (*Ursus arctos*) se během svého estru páří s více samci, aby zakryly paternitu (Dahle and Swenson, 2003).

Strategie se též uplatňuje i v populaci lva perského (*Panthera leo persica*). U tohoto druhu na rozdíl od afrických lvů (*Panthera leo*) nekontroluje dominantní samec harém lvic, pohlaví žijí odděleně a potkávají se zejména za účelem páření. Tento systém by byl rizikový, protože by každý příchozí samec ohrožoval kořata. Lvice však promiskuitním chováním tomuto riziku předcházejí (Chakrabarti and Jhala, 2019).

U některých druhů tohoto taxonů jsou zkoumány genetické výhody savčí polyandrie. U myši domácí, studie pozorovaly vliv polyandrie na velikost vrhu, velikost mláďat a heterozygotnost. U studie dvou menších populací (jedné v USA a druhé v Austrálii) velikost vrhu nevykazovala pozitivní korelaci s promiskuitnějším chováním, polyandrickým samicím se ani nerodila větší mláďata. Rozdíly v heterozygotnosti mláďat z vrhů se smíšenou a jednotnou paternitou také nebyly velké, což nenapovídá tomu, že by promiskuitní samice získávaly genetické výhody a studie navrhuje přímou výhodu – ochranu proti infanticidě. Nezavrhuje nepřímé výhody s vysvětlením, že se mohou projevit až později, v dalších generacích (Thonhauser et al., 2014). Skutečnost, že polyandrické samice nemají větší vrhy podpořila i další studie. Testovala však i hypotézu komplementárních genů, kterou podpořila. Studovala paternitu vrhů a čím byl samec méně příbuzný (geneticky odlišnější), tím více mláďat neslo jeho geny (Firman and Simmons, 2008). U svišťů horských (*Marmota marmota*) žijících ve skupinách s dominantním samcem bylo zjištěno, že někteří samci byli samicemi „podváděni“ pravidelně, zatímco jiní nikoliv. Důvodem by v tomto případě mohlo být, že samice vyhledávaly geneticky lepší samce z jiných skupin, což by mohlo vést k hypotéze dobrých genů (Goossens et al., 1998). Experimentální studie vačnatce vakomyši vlhkomilné (*Antechinus agilis*) odhalila, že mláďata polyandrických samic rostou rychleji než mláďata monoandrických, což je evidencí pro genetickou výhodu. Samice si v tomto případě nevybíraly partnery v závislosti na jejich velikosti, tudíž zde hraje roli kompetice spermií (Fisher et al., 2006).

Některé studie se zaměřili i na promiskuitní chování u lidí (*Homo sapiens*). Díky sociálně monogamnímu uspořádání lze s určitou mírou opatrnosti použít předpoklady a hypotézy používané u ptáků. Četnost mimopárových paternit je ale oproti ptákům mnohem nižší a v tomto případě se velmi liší v závislosti na socio-ekonomických podmínkách (Larmuseau et al., 2016). Nejvíce mimopárových potomků je pozorováno u etnik, které se živí zemědělstvím a pastevectvím (Greiling and Buss, 2000). Studie polokočovně pastevecké populace Himba v Namibii odhalila vysoký počet mimopárových potomků ve zprostředkovaných svazcích („sňatky z rozumu“). V tomto případě představuje vyhledávání mimopárových kopulací adaptivní výhodu, zvyšující reprodukční úspěch ženy (Scelza, 2011).



Jiným případem výhod je získávání prostředků, kdy promiskuitní ženy dostávají dary a jejich chování jim též může kariérně prospět (Greiling and Buss, 2000). Je však třeba mít na paměti, že vzhledem sociálním strukturám a emoční povaze lidí promiskuitní chování velmi rizikové z hlediska ztrát, což také ovlivňuje četnost mimopárových paternit (Larmuseau et al., 2016).

## 5. Závěr

Už samotný původ promiskuitního chování samic je diskutovaným tématem, na který je nutné pohlížet z vícero úhlů. Na jedné straně stojí evoluce sexuálního konfliktu, tedy samčím ofenzivním a samičím defenzivním chování. Na druhé straně fakt, že samice samy často iniciují mimopárové kopulace, ačkoliv se zdálo pravděpodobnější, že nepřímé výhody pro samici jsou spíše vedlejším efektem, než hnací silou promiskuitního chování (Arnquist and Kirkpatrick, 2005).

Hypotézy pro objasnění promiskuitního chování samic se snaží testovat mnoho studií. Je však třeba brát v úvahu, že se efekty adaptivních hypotéz mohou lišit nejen mezidruhově, ale i vnitrodruhově v rámci populací (např. v závislosti na specifikách habitatu, izolovanosti zkoumané skupiny apod.). Přímé výhody jsou dobře prozkoumány a řada studií pro ně přinesla empirickou podporu. Existuje evidence pro hypotézu ochrany proti infanticidě, pojištění proti neplodnosti, respektive zajištění si dostatek spermatu i pro zisk lepších, či více potravních zdrojů. Tyto jevy byly pozorovány u více tříd obratlovců. Naproti tomu nepřímé jsou hůře detekovatelné a jejich efekt může být pozorován třeba až v několika dalších generacích. Problematikou genetických výhod se zabývalo mnoho studií, ale dospět k nějakému obecnějšímu závěru je velmi složité. Obecně se uvažuje, že spíše, než genetické výhody žene samice k promiskuitnímu chování vývoj sexuálního konfliktu a agresivní snaha samců spářit se s nimi, tedy že tyto výhody jsou přímou negativní selekcí přehlušeny (např. Arnqvist and Kirkpatrick, 2005). U některých druhů obratlovců však existují evidence pro nepřímé výhody, ať už pro komplementární geny, genetickou diverzitu nebo pro zvýšenou kvalitu mláďat skrze dobré geny. Zatím sice studie, které tyto výhody podporují ve smyslu nepřímé selekce k samičí promiskuitě nepřevažují, nicméně je není radno opomíjet. Prakticky je těžké tyto výhody studovat, protože pro vyvození relevantního závěru vyžadují dlouhodobé pozorování a široký data set. Vzhledem k dynamickému vývoji molekulárních metod v poslední době a popularizaci problematiky by však empirických dat mohlo přibývat, a s tím by se i genetické výhody plynoucí samičím z promiskuitního chování se mohly ukázat zásadnější, než se dříve uvažovalo.

## 6. Seznam použité literatury

Aidoo, M., Terlouw, D.J., Kolczak, M.S., McElroy, P.D., Ter Kuile, F.O., Kariuki, S., Nahlen, B.L., Lal, A.A., and Udhayakumar, V. (2002). Protective effects of the sickle cell gene against malaria morbidity and mortality. *Lancet* 359, 1311–1312.

Albrecht, T., Kreisinger, J., and Piálek, J. (2006). The Strength of Direct Selection against Female Promiscuity Is Associated with Rates of Extrapair Fertilizations in Socially Monogamous Songbirds. *Am. Nat.* 167, 739–744.

Alonzo, S.H., Stiver, K.A., and Marsh-Rollo, S.E. (2016). Ovarian fluid allows directional cryptic female choice despite external fertilization. *Nat. Commun.* 7, 1–8.

Amos, W., Worthington Wilmer, J., Fullard, K., Burg, T.M., Croxall, J.P., Bloch, D., and Coulson, T. (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268, 2021–2027.

Andersson, M. (2019). *Sexual Selection* (Princeton University Press).

Arnqvist, G., and Kirkpatrick, M. (2005). The Evolution of Infidelity in Socially Monogamous Passerines: The Strength of Direct and Indirect Selection on Extrapair Copulation Behavior in Females. *Am. Nat.* 165, S26–S37.

Avise, J.C., Jones, A.G., Walker, D.E., DeWoody, J.A., Dakin, B., Fiumera, A., Fletcher, D., Mackiewicz, M., Pearse, D., Porter, B., et al. (2002). Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: Lessons for ecology and evolution. *Annu. Rev. Genet.* 36, 19–45.

Birkhead, T.R., and Pizzari, T. (2002). Postcopulatory sexual selection. *Nat. Rev. Genet.* 3, 262–273.

Blaffer Hrdy, S. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1, 13–40.

Brennan, P.L.R., Prum, R.O., McCracken, K.G., Sorenson, M.D., Wilson, R.E., and Birkhead, T.R. (2007). Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl. *PLoS One* 2.

Brillard, J.P. (1993). Sperm storage and transport following natural mating and artificial insemination. *Poult. Sci.* 72, 923–928.

- Brouwer, L., Barr, I., Van De Pol, M., Burke, T., Komdeur, J., and Richardson, D.S. (2010). MHC-dependent survival in a wild population: Evidence for hidden genetic benefits gained through extra-pair fertilizations. *Mol. Ecol.* 19, 3444–3455.
- Butchart, S.H.M., Seddon, N., and Ekstrom, J.M.M. (1999). Polyandry and competition for territories in bronze-winged jacanas. *J. Anim. Ecol.* 68, 928–939.
- Byrne, P.G., and Keogh, J.S. (2009). Extreme sequential polyandry insures against nest failure in a frog. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 115–120.
- Byrne, P.G., and Whiting, M.J. (2011). Effects of simultaneous polyandry on offspring fitness in an African tree frog. *Behav. Ecol.* 22, 385–391.
- Byrne, P.G., and Roberts, J.D. (2012). Evolutionary causes and consequences of sequential polyandry in anuran amphibians. *Biol. Rev.* 87, 209–228.
- Caspers, B.A., Krause, E.T., Hendrix, R., Kopp, M., Rupp, O., Rosentreter, K., and Steinfartz, S. (2014). The more the better - Polyandry and genetic similarity are positively linked to reproductive success in a natural population of terrestrial salamanders (*Salamandra salamandra*). *Mol. Ecol.* 23, 239–250.
- Chakrabarti, S., and Jhala, Y. V (2019). Battle of the sexes: a multi-male mating strategy helps lionesses win the gender war of fitness. *Behav. Ecol.* 30, 1050–1061.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., and Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.* 18, 41–47.
- Chevolot, M., Ellis, J.R., Rijnsdorp, A.D., Stam, W.T., and Olsen, J.L. (2007). Multiple paternity analysis in the thornback ray *Raja clavata* L. *J. Hered.* 98, 712–715.
- Crump, M.L. (1996). Parental Care among the Amphibia. *Adv. Study Behav.* 25, 109–144.
- Dahle, B., and Swenson, J.E. (2003). Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos*. *J. Anim. Ecol.* 72, 660–667
- Davies, N.B. (1983). Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature* 302, 334–336.
- Davies, N.B., and Lundberg, A. (1984). Food Distribution and a Variable Mating System in the Dunnock, *Prunella modularis*. *J. Anim. Ecol.* 53, 895.

- Davies, N.B. (1985). Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Anim. Behav.* *33*, 628–648.
- DiBattista, J.D., Feldheim, K.A., Gruber, S.H., and Hendry, A.P. (2008). Are indirect genetic benefits associated with polyandry? Testing predictions in a natural population of lemon sharks. *Mol. Ecol.* *17*, 783–795.
- Dunn, P.O., Whittingham, L.A., and Pitcher, T.E. (2001). Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* (N. Y). *55*, 161–175.
- Edly-Wright, C., Schwagmeyer, P.L., Parker, P.G., and Mock, D.W. (2007). Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Anim. Behav.* *73*, 367–378.
- Eizaguirre, C., Laloi, D., Massot, M., Richard, M., Federici, P., and Clobert, J. (2007). Condition dependence of reproductive strategy and the benefits of polyandry in a viviparous lizard. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *274*, 425–430.
- Evans, J.P., and Magurran, A.E. (2000). Multiple benefits of multiple mating in guppies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *97*, 10074–10076.
- Feldheim, K.A., Gruber, S.H., and Ashley, M. V. (2002). The breeding biology of lemon sharks at a tropical nursery lagoon. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *269*, 1655–1661.
- Feldheim, K.A., Gruber, S.H., and Ashley, M. V. (2004). Reconstruction of parental microsatellite genotypes reveals female polyandry and philopatry in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Evolution* (N. Y). *58*, 2332–2342.
- Firman, R.C., and Simmons, L.W. (2008). Polyandry facilitates postcopulatory inbreeding avoidance in house mice. *Evolution* (N. Y). *62*, 603–611.
- Firman, R.C., Gasparini, C., Manier, M.K., and Pizzari, T. (2017). Postmating Female Control: 20 Years of Cryptic Female Choice. *Trends Ecol. Evol.* *32*, 368–382.
- Fisher, D.O., Double, M.C., and Moore, B.D. (2006). Number of mates and timing of mating affect offspring growth in the small marsupial *Antechinus agilis*. *Anim. Behav.* *71*, 289–297.
- Forstmeier, W., Nakagawa, S., Griffith, S.C., and Kempenaers, B. (2014). Female extra-pair mating: Adaptation or genetic constraint? *Trends Ecol. Evol.* *29*, 456–464.

- Freeman-Gallant, C.R., Taff, C.C., Morin, D.F., Dunn, P.O., Whittingham, L.A., and Tsang, S.M. (2010). Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution* (N. Y). *64*, 1007–1017.
- Friesen, C.R., Uhrig, E.J., Mason, R.T., and Brennan, P.L.R. (2016). Female behaviour and the interaction of male and female genital traits mediate sperm transfer during mating. *J. Evol. Biol.* *29*, 952–964.
- Gibson, R.M., and Jewell, P.A. (1982). Semen Quality, Female Choice and Multiple Mating in Domestic Sheep: a Test of Trivers' Sexual Competence Hypothesis. *Behaviour* *80*, 9–30.
- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L.P., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., Bel, M.C., Taberlet, P., and Allainé, D. (1998). Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *43*, 281–288.
- Gray, E.M. (1997). Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Anim. Behav.* *53*, 625–639.
- Greiling, H., and Buss, D.M. (2000). Women's sexual strategies: the hidden dimension of extra-pair mating. *Pers. Individ. Dif.* *28*, 929–963.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F., and Thuman, K.A. (2002). Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* *11*, 2195–2212.
- Hansson, B., and Westerberg, L. (2002). On the correlation between heterozygosity and fitness. *Mol. Ecol* *11*, 2467–2474.
- Harvey Pough, F. (2007). Amphibian biology and husbandry. *ILAR J.* *48*, 203–213.
- Heinicke, M.P., Naylor, G.J.P., and Hedges, S.B. (2009). The timetree of life - Cartilaginous fishes (Chondrichthyes). *Timetree Life* 320–327.
- Hsu, Y.H., Schroeder, J., Winney, I., Burke, T., and Nakagawa, S. (2015). Are extra-pair males different from cuckolded males? A case study and a meta-analytic examination. *Mol. Ecol.* *24*, 1558–1571.
- Immler, S., and Taborsky, M. (2009). Sequential polyandry affords post-mating sexual selection in the mouths of cichlid females. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *63*, 1219–1230.
- Jennions, M.D., and Petrie, M. (2000). Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.* *75*, 21–64.

- Johnsen, A., Andersen, V., Sunding, C., and Lifjeld, J.T. (2000). Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature* 406, 296–299.
- Jones, A.G., Walker, D.E., and Avise, J.C. (2001). Genetic evidence for extreme polyandry and extraordinary sex-role reversal in a pipefish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268, 2531–2535.
- Kelly, C.D., Godin, J.G.J., and Wright, J.M. (1999). Geographical variation in multiple paternity within natural populations of the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266, 2403–2408.
- Kempnaers, B., Verheyen, G.R., and Dhondt, A.A. (1997). Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): Female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav. Ecol.* 8, 481–492.
- Kirkpatrick, M. (1987). Choice in Polygynous Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 43–70.
- Kleven, O., and Lifjeld, J.T. (2004). Extrapair paternity and offspring immunocompetence in the reed bunting, *Emberiza schoeniclus*. *Anim. Behav.* 68, 283–289.
- Kokko, H., Ranta, E., Ruxton, G., and Lundberg, P. (2002). Sexually transmitted disease and the evolution of mating systems. *Evolution (N. Y.)* 56, 1091–1100.
- Larmuseau, M.H.D., Matthijs, K., and Wenseleers, T. (2016). Cuckolded Fathers Rare in Human Populations. *Trends Ecol. Evol.* 31, 327–329.
- Lessells, C.M., Snook, R.R., and Hosken, D.J. (2009). 2 - The evolutionary origin and maintenance of sperm: selection for a small, motile gamete mating type. T.R. Birkhead, D.J. Hosken, and S.B.T.-S.B. Pitnick, eds. (London: Academic Press), pp. 43–67.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, J., and Håkansson, T. (1992). Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355, 440–441.
- Mays, H.L., and Hill, G.E. (2004). Choosing mates: Good genes versus genes that are a good fit. *Trends Ecol. Evol.* 19, 554–559.
- Mays, H.L., Albrecht, T., Liu, M., and Hill, G.E. (2008). Female choice for genetic complementarity in birds: a review. *Genetica* 134, 147–158.
- Møller, A.P. (1988). Infanticidal and anti-infanticidal strategies in the swallow *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 365–371.

- Møller, A.P., and Pomiankowski, A. (1993). Punctuated equilibria or gradual evolution: Fluctuating asymmetry and variation in the rate of evolution. *J. Theor. Biol.* *161*, 359–367.
- Olsson, M., Shine, R., Madsen, T., Gullberg, A., and Tegelström, H. (1996). Sperm selection by females. *Nature* *383*, 585.
- Olsson, M., and Madsen, T. (2001). Promiscuity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adder snakes (*Vipera berus*): Causes and consequences. *J. Hered.* *92*, 190–197.
- Olsson, M., Madsen, T., Nordby, J., Wapstra, E., Ujvari, B., and Wittsell, H. (2003). Major histocompatibility complex and mate choice in sand lizards. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *270*, 254–256.
- Owens, I.P.F., and Hartley, I.R. (1998). Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *265*, 397–407.
- Palombit, R.A. (2015). Infanticide as sexual conflict: Coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* *7*, 1–31.
- Parker, G.A., and Birkhead, T.R. (2013). Polyandry: The history of a revolution. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* *368*.
- Penn, D.J. (2002). The Scent of Genetic Compatibility: Sexual Selection and the Major Histocompatibility Complex. *Ethology* *108*, 1–21.
- Petrie, M., and Kempenaers, B. (1998). Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends Ecol. Evol.* *13*, 52–58.
- Perrtree, R.M., Sayigh, L.S., Williford, A., Bocconcelli, A., Curran, M.C., and Cox, T.M. (2016). First observed wild birth and acoustic record of a possible infanticide attempt on a common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Mar. Mammal Sci.* *32*, 376–385.
- Piálek, J., and Albrecht, T. (2005). Choosing mates: Complementary versus compatible genes. *Trends Ecol. Evol.* *20*, 63.
- Pincheira-Donoso, D., Bauer, A.M., Meiri, S., and Uetz, P. (2013). Global Taxonomic Diversity of Living Reptiles. *PLoS One* *8*, 1–10.
- Pirog, A., Magalon, H., Poirout, T., and Jaquemet, S. (2019). Reproductive biology, multiple paternity and polyandry of the bull shark *Carcharhinus leucas*. *J. Fish Biol.* *95*, 1195–1206.



- Pitnick, S., Hosken, D.J., and Birkhead, T.R. (2009). 3 - Sperm morphological diversity. T.R. Birkhead, D.J. Hosken, and S.B.T.-S.B. Pitnick, eds. (London: Academic Press), pp. 69–149.
- Pizzari, T., and Birkhead, T.R. (2000). Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature* 405, 787–789.
- Portnoy, D.S., Piercy, A.N., Musick, J.A., Burgess, G.H., and Graves, J.E. (2007). Genetic polyandry and sexual conflict in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in the western North Atlantic and Gulf of Mexico. *Mol. Ecol.* 16, 187–197.
- Pratt, H.L. (1993). The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. *Environ. Biol. Fishes* 38, 139–149.
- Reichard, M., Le Comber, S.C., and Smith, C. (2007). Sneaking from a female perspective. *Anim. Behav.* 74, 679–688.
- Reusch, T.B.H., Häberli, M.A., Aeschlimann, P.B., and Milinski, M. (2001). Female sticklebacks count alleles in a strategy of sexual selection explaining MHC polymorphism. *Nature* 414, 300–302.
- Robertson, R.J., and Stutchbury, B.J. (1988). Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree swallows. *Anim. Behav.* 36, 749–753.
- Rovelli, V., Randi, E., Davoli, F., Macale, D., Bologna, M.A., and Vignoli, L. (2015). She gets many and she chooses the best: Polygynandry in *Salamandrina perspicillata* (Amphibia: Salamandridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 116, 671–683.
- Scelza, B.A. (2011). Female choice and extrapair paternity in a traditional human population. *Biol. Lett.* 7, 889–891.
- Schmoll, T., Dietrich, V., Winkel, W., Epplen, J.T., Schurr, F., and Lubjuhn, T. (2005). Paternal genetic effects on offspring fitness are context dependent within the extrapair mating system of a socially monogamous passerine. *Evolution* (N. Y). 59, 645–657.
- Sheldon, B.C. (1994). Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 257, 25–30.
- Simmons, L.W., and Wedell, N. (2020). Fifty years of sperm competition: The structure of a scientific revolution: Parkerian sexual selection. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 375.

- Spencer, P.B.S., Horsup, A.B., and Marsh, H.D. (1998). Enhancement of reproductive success through mate choice in a social rock-wallaby, *Petrogale assimilis* (Macropodidae) as revealed by microsatellite markers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *43*, 1–9.
- Spottiswoode, C., and Møller, A.P. (2004). Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behav. Ecol.* *15*, 41–57.
- Stapleton, M.K., Kleven, O., Lifjeld, J.T., and Robertson, R.J. (2007). Female tree swallows (*Tachycineta bicolor*) increase offspring heterozygosity through extrapair mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *61*, 1725–1733.
- Strohbach, S., Curio, E., Bathen, A., Epplen, J.T., and Lubjuhn, T. (1998). Extrapair paternity in the great tit (*Parus major*): A test of the “good genes” hypothesis. *Behav. Ecol.* *9*, 388–396.
- Suter, S.M., Keiser, M., Feignoux, R., and Meyer, D.R. (2007). Reed bunting females increase fitness through extra-pair mating with genetically dissimilar males. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *274*, 2865–2871.
- Taborsky, M. (1998). Sperm competition in fish: “Bourgeois” males and parasitic spawning. *Trends Ecol. Evol.* *13*, 222–227.
- Taylor, M.L., Price, T.A.R., and Wedell, N. (2014). Polyandry in nature: A global analysis. *Trends Ecol. Evol.* *29*, 376–383.
- Thonhauser, K.E., Thoß, M., Musolf, K., Klaus, T., and Penn, D.J. (2014). Multiple paternity in wild house mice (*Mus musculus musculus*): Effects on offspring genetic diversity and body mass. *Ecol. Evol.* *4*, 200–209.
- Thursz, M.R., Thomas, H.C., Greenwood, B.M., and Hill, A.V.S. (1997). Heterozygote advantage for HLA class-II type in hepatitis B virus infection. *Nat. Genet.* *17*, 11–12.
- Towers, J.R., Hallé, M.J., Symonds, H.K., Sutton, G.J., Morton, A.B., Spong, P., Borrowman, J.P., and Ford, J.K.B. (2018). Infanticide in a mammal-eating killer whale population. *Sci. Rep.* *8*, 1–8.
- Travis, J., Trexler, J.C., and Mulvey, M. (1990). Multiple Paternity and Its Correlates in Female *Poecilia latipinna* (Poeciliidae). *Copeia* *1990*, 722.
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Campbell B, ed). Chicago: Aldine; 136–179.

- Tryjanowski, P., and Hromada, M. (2005). Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations? *Anim. Behav.* *69*, 529–533.
- Uller, T., and Olsson, M. (2008). Multiple paternity in reptiles: Patterns and processes. *Mol. Ecol.* *17*, 2566–2580.
- Ursprung, E., Ringler, M., Jehle, R., and Hödl, W. (2011). Strong male/male competition allows for nonchoosy females: High levels of polygynandry in a territorial frog with paternal care. *Mol. Ecol.* *20*, 1759–1771.
- Valera, F., Hoi, H., and Kristín, A. (2003). Male shrikes punish unfaithful females. *Behav. Ecol.* *14*, 403–408.
- Van Doorn, G.S., and Weissing, F.J. (2004). The evolution of female preferences for multiple indicators of quality. *Am. Nat.* *164*, 173–186.
- Van Schaik, C.P., and Kappeler, P.M. (1997). Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *264*, 1687–1694.
- Veiga, J.P. (1990). Infanticide by male and female house sparrows. *Anim. Behav.* *39*, 496–502.
- Wake, M.H. (1993). Evolution of oviductal gestation in amphibians. *J. Exp. Zool.* *266*, 394–413.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2001). Survival of extrapair and within-pair young in tree swallows. *Behav. Ecol.* *12*, 496–500.
- Wolff, J.O., and MacDonald, D.W. (2004). Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol. Evol.* *19*, 127–134.
- Wourms, J.P. (1977). Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *Integr. Comp. Biol.* *17*, 379–410.
- Zeh, J.A., and Zeh, D.W. (2001). Review: Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Anim. Behav.* *61*, 1051–1063.
- Zheng, R., Karczmarski, L., Lin, W., Chan, S.C.Y., Chang, W.L., and Wu, Y. (2016). Infanticide in the Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*). *J. Ethol.* *34*, 299–307.