

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Nikola Siegelmannová

**Mimopárové paternity a adaptivní vysvětlení samičí promiskuity
u ptáků**

Extrapair paternity and adaptive explanations of female promiscuity
in birds

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Tomáš Albrecht Ph.D.

Prohlášení:

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

V Praze 22.8.2014

Nikola Siegelmannová

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školitelovi, Tomáši Albrechtovi za odborné vedení mé práce, trpělivost a cenné rady. Poděkování patří také mojí rodině a blízkým přátelům za podporu během celého studia.

Abstrakt

Mimopárové kopulace jsou u sociálně monogamních ptáků běžné, procesy vedoucí ke vzniku a udržení této strategie však nejsou uspokojivě objasněny. Bylo navrženo několik adaptivních i neadaptivních teorií, přičemž nejvíce pozornosti se v empirických studiích dostává hypotézám genetických zisků ve formě dobrých nebo kompatibilních genů pro samice. Předpokládá se, že samice od samce získává genetický materiál, který zvyšuje kvalitu potomků, tudíž se očekává, že mimopárová mláďata mají lepší fitness než mláďata zplozená sociálním samcem. Tato bakalářská práce shrnuje studie zabývající se výhodami a ztrátami plynoucí samcům a samicím z mimopárových paternit, s důrazem na adaptivní vysvětlení samičí promiskuity. Část práce se pak zabývá studii, které porovnávají mimopárová a párová mláďata, jejich analýzou a shrnutím. Ukazuje se, že evidence pro nepřímé zisky plynoucí samicím z promiskuity jsou poměrně slabé a vysvětlení promiskuitního chování ptačích samic může být netriviální.

Klíčová slova: mimopárové paternity, genetické zisky, dobré geny, kompatibilní geny, přímá a nepřímá selekce

Abstract

Extra-pair paternity are commonly detected in populations of social monogamous birds, however it remains unclear how this strategy evolves and is maintained. Several adaptive and non-adaptive explanations were proposed to explain female promiscuity with major attention being devoted to the hypothesis of genetic benefits to females in form of good or compatible genes for their offspring. These theories assume that extra-pair offspring are of better quality than their maternal half-sibs in the nest. This thesis summarizes available studies that have compared benefits and costs for males and females from extra-paired paternity and evaluated the adaptive explanation of female promiscuity. It seems that the evidence for indirect benefits to female promiscuity are generally weak in birds, and other mechanisms, such as sexual conflict or genetic correlations between the sexes may play a role in explaining the female bird propensity to copulate with extra-pair mates.

Key words: extra-pair paternity, genetic benefits, good genes, compatible genes, direct and indirect selection

Obsah

| | |
|---|----|
| Úvod..... | 7 |
| 1. Mimopárové paternity u ptáků..... | 7 |
| 2. Výhody plynoucí samcům..... | 9 |
| 3. Adaptivní vysvětlení EPP u samic..... | 10 |
| 3.1. Přímé výhody..... | 11 |
| 3.1.1. Materiální výhoda..... | 11 |
| 3.1.2. Pojištění neplodnosti samce..... | 11 |
| 3.1.3. Obrana před infanticidou..... | 13 |
| 3.2. Nepřímé výhody..... | 13 |
| 3.2.1. Dobré geny..... | 14 |
| 3.2.2. Kompatibilní geny..... | 15 |
| 3.2.3. Porovnání EPY a WPY..... | 17 |
| 3.2.3.1. Maternální efekt: komplikace při stanovení rozdílu mezi EPY a WPY..... | 19 |
| 4. Neadaptivní vysvětlení EPP..... | 20 |
| 4.1. Genetická korelace..... | 20 |
| 4.2. Vynucené páření..... | 21 |
| 4.3. Sexuální konflikt mezi samcem a samicí..... | 22 |
| 5. Selektce proti samičí promiskuitě..... | 22 |
| 5.1. Rodičovská péče samce..... | 23 |
| 5.2. Přenos patogenů..... | 24 |
| 5.3. Trestání nevěrných samic..... | 25 |
| Závěr..... | 26 |
| Seznam literatury..... | 28 |

Úvod

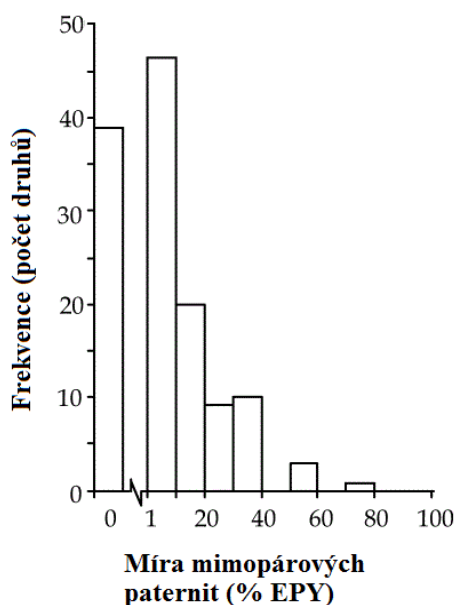
Monogamie je nejběžnějším párovacím systémem ptáků. Samci a samice mezi sebou v takovém případě vytvářejí silná sociální pouta (Lack 1968) po dobu jednoho rozmnožovacího období nebo i na celý život (Freed 1987). Péči o mláďata pak zajišťují oba rodiče (Lack 1968). Přibližně před 30 lety způsobilo použití nových molekulárních technik převrat ve vnímání reprodukčních strategií ptáků, když (Wetton et al. 1987) pomocí DNA fingerprintingu poprvé objevili mimopárové paternity u vrabce domácího *Passer domesticus*. Bylo testováno již přes 150 druhů a u více než 70 % z nich se vyskytují hnízda se smíšenými paternitami (Griffith et al. 2002). Takový rozsah promiskuitního chování vyvolává otázky o jeho vývoji a adaptivní funkci.

Pro samce jsou mimopárové kopulace („extra-pair copulations“, EPC) jednoznačným přínosem i navzdory možným nákladům spojených s touto strategií. S počtem zplozených potomků se zvyšuje jejich reprodukční úspěch a tím i celoživotní fitness (Trivers 1972). Mimopárové kopulace se tak nabízejí jako samčí strategie, ovšem některé studie naznačují, že mimopárové kopulace jsou iniciovány samicemi. Byla navržena řada hypotéz o adaptivním významu EPC pro samice, ale výsledky nejsou jednotné a zatím nebyla žádná z teorií jednoznačně prokázána. Tato bakalářská práce má za cíl shrnutí poznatků relevantních studií porovnávajících mimopárová („extra-pair young“, EPY) a párová mláďata („within-pair young“, WPY) a diskusi publikovaných dat zabývajících se zisky a ztrátami plynoucích samcům a především samicím z mimopárových kopulací.

1. Mimopárové paternity u ptáků

Mimopárové paternity („extra-pair paternity“, EPP) u sociálně monogamních druhů jsou definovány jako situace, kdy otcem mláďat je jiný samec než sociální partner samice (Owens & Hartley 1998). Odrážejí míru kompetice spermií, stav kdy v jedné samici soupeří o fertilizaci spermie více samců (Birkhead 2010), přičemž kompetice spermií má vliv na fenotyp spermií a jejich produkci (velikost testes), čehož se dá zpětně využít ke stanovení míry promiskuity v populacích (Pitcher et al. 2005; Albrecht et al. 2013). Dnes už víme, že u sociálně monogamních druhů ptáků je v průměru asi 11 % všech potomků zplozeno mimopárovým samcem (Griffith et al. 2002). Nejvíce promiskuitní jsou přitom pěvci (86 %

Obrázek 1: Výskyt EPP u pěvců (počet druhů) s procentuálním zastoupením mimopárových mlád'at v populaci



Převzato a upraveno z Griffith et al. 2002

zkoumaných druhů k r. 2002), přičemž nejvyšší míra EPP byla nalezena u modroplátníka nádherného *Malurus cyaneus*, u kterého přes 70 % potomků pochází z mimopárových kopulací a neuvěřitelných 95 % snůšek obsahuje mimopárová mlád'ata. Obr 1. ukazuje velké mezidruhové rozdíly v míře EPP, tuto variabilitu lze vysvětlit fylogenetickou historií ptáků - přes 50 % variability je generováno na úrovni starších ptačích linií (Bennet & Owens 2002).

Velké rozdíly v míře EPP se nacházejí také v rámci různých populací jednoho druhu. Tato velká variabilita EPP mezi druhy i mezi populacemi by mohla být ovlivněna ekologickými podmínkami. Například migrace na dlouhé vzdálenosti pozitivně koreluje s mírou EPP, nejspíš v důsledku krátkého času na

výběr partnera (Spottiswoode & Møller 2004). Podobně se předpokládá rozdíl mezi tropickými a temperátními druhy (Macedo et al. 2008) v souvislosti s rozdíly v životních strategiích ptáků žijících v tropech a v mírném pásu (Albrecht et al. 2013), a odlišné výsledky také mají studie pevninských a ostrovních ptačích populací (Griffith et al. 1999). Hnízdění hustota je tradičním vysvětlením mezidruhové i vnitropopulační rozmanitosti v EPP, kdy se výskyt mimopárových paternit zdá častější u koloniálních druhů ptáků. Nicméně pro tuto souvislost existuje málo důkazů (Griffith et al. 2002). Nejednotné výsledky poskytují i studie zabývající se vlivem hnízdění synchronizace. V úvahu jsou brány další faktory, jako například genetická rozmanitost druhu nebo úmrtnost dospělců, kdy se předpokládá, že u krátkověkých druhů je míra EPP vyšší (Albrecht et al. 2006).

Základní otázkou zůstává, z jakého důvodu spárované samice kopulují s dalšími samci, když jejich reprodukční úspěch je ovlivněn primárně kvalitou potomků a nikoliv počtem kopulací (Trivers 1972)? Bylo navrženo několik hypotéz, a to adaptivních (viz tab. 1), kdy samice získávají výhodu přímo (pojištění plodnosti samce, obrana před infanticidou, materiální zisky) či nepřímo prostřednictvím kvalitnějších potomků (hypotézy dobrých a kompatibilních genů), i neadaptivních, kdy se EPP vysvětluje genetickou korelací, jako výsledek konfliktu mezi samčí a samičí pářící strategií nebo omezenou schopností odolávat EPC.

Schopnost samice vybrat si sociálního partnera může být omezená nevelkým přehledem o dostupných samcích anebo časově (Cezilly & Nager 1995). Navíc nejlepší samce nemohou v monogamním systému získat všechny samice (Møller 2000), a tak je díky EPC tato překážka odstraněna. Samice se mohou k EPC dostat dvěma způsoby. Buď navštíví teritoria cizích samců, nebo zůstanou na svém hnízdě a kopulují se samci, kteří tam přiletí (Westneat & Stewart 2003). Existují důkazy o tom, že samice, které se vydají na cizí území, kopulují s jeho majitelem, ale ne vždy takové páření vede k EPP (Hunter et al. 1992). Naopak některé studie ukazují, že ačkoliv samice měly příležitost pářit se s cizím samcem, k EPC nedošlo (Neudorf et al. 2002). Bohužel není zdokumentováno mnoho přímých pozorování mimopárových kopulací, a tak nevíme, jak velká míra EPC je proměnná v EPP a zda jsou samice k navštěvování cizího území motivovány primárně promiskuitou. Oproti tomu pronikání samců do jiných teritorií vedoucích k mimopárovým kopulacím je časté, ovšem ne vždy z toho samicím plynou výhody (Westneat & Stewart 2003). Zda jsou EPC strategií samic nebo samců, anebo jde o výsledek koevoluce rozdílných reprodukčních strategií, není známo. Shrnutí dosavadních znalostí, se zaměřením na výhody plynoucí z párování s více samci samicím, je cílem této práce.

2. Výhody plynoucí samcům

Mimopárové paternity mají tři hráče – samici, podváděného samce a samce, se kterým je samice nevěrná (Griffith et al. 2002). U ptáků se známou EPC samci běžně vyhledávají samice mimo svá teritoria a následně se pokoušejí s nimi spářit (Westneat & Stewart 2003). Jestliže se někteří samci v rámci populace budou pářit s více samicemi a jiní samci zůstanou bez partnerky, lze očekávat silný pohlavní výběr. Mimopárové kopulace představují u monogamních druhů 10 – 60 % rozptylu samčího reprodukčního úspěchu (Whittingham & Dunn 2005) a mohou tedy vysvětlovat výskyt pohlavního dimorfismu u sociálně monogamních druhů jako důsledek pohlavního výběru (Owens & Hartley 1998). Ovšem ke zvýšení celkového rozptylu samčího reprodukčního úspěchu dojde pouze v případě, že někteří samci dokážou úspěšně získávat EPP a zároveň účinně bránit své samice před kopulací s cizími samci a zabránit tak výskytu potomků od cizích samců v jejich hnízdě. V případě, že existuje trade-off mezi těmito schopnostmi samce, vliv EPC na pohlavní výběr bude malý, neboť podíl EPY vůči WPY bude stejný (Webster et al. 1995). Způsob, jakým EPP ovlivňují variabilitu v reprodukčním úspěchu samců, může souviset i s mechanismem výběru

mimopárového partnera na základě dobrých a nebo kompatibilních genů (viz kapitola 3.2. níže).

3. Adaptivní vysvětlení EPP u samic

Snahou každého organismu je zvyšovat svoji individuální fitness prostřednictvím maximalizace počtu potomků. Samice mají malé množství vajíček a jejich investice do reprodukce je mnohem vyšší než u samců. Reprodukční úspěch samic tak závisí na přístupu ke zdrojům, které lze přeměnit na potomstvo (Trivers 1972).

Jestliže se samice aktivně zapojují do EPC, napadne každého, že by z toho měla mít nějaký prospěch, který by vyvážil náklady spojené s tímto jednáním, jako je například ztráta času, snížení samčí péče o mláďata nebo riziko přenosu patogenů (Griffith et al. 2002, ale viz kapitola 3). Samice může získat výhody přímé či nepřímé, podrobněji se jim věnují následující kapitoly. Přehled navržených adaptivních hypotéz je uveden v tabulce 1.

Tabulka 1: Adaptivní výhody vysvětlující promiskuitní chování samic a s nimi související očekávání

| | Mimopároč samec je kvalitnější než párový samec | Lepší kvalita snůšek s mixovanými paternitami | EPY jsou lepší než WPY |
|--------------------------|---|---|------------------------|
| Materiální výhoda | ne | ne | ne |
| Pojištění neplodnosti | ne | ano (vyšší % líhnutí) | ne |
| Obrana před infanticidou | ne | ano (vyšší % přežití mláďat) | ne |
| Dobré geny | ano | ano | ano |
| Kompatibilní geny | ne | ano | ano |

Převzato a upraveno z Charmantier et al. 2004

3.1. Přímé výhody

Byly testovány možnosti, že samice těží z kopulace s mimopárovým samcem ve formě zisku potravního zdroje, ochrany před predátory, pojištěním neplodnosti sociálního samce, nebo že samice promiskuitních chováním brání mláďata před infanticidou. Jedná se tedy o přímé zisky, které mohou ovlivnit například kondici či přežívání samice.

3.1.1. Materiální výhoda

U některých druhů ptáků dává samec během námluv samici dary, které mohou přispět ke zvýšení jejího fitness. Například samci ůhýka šedého *Lanius excubitor* přinášejí v rámci námluv samicím potravu, která může tvořit velkou část jejího denního energetického příjmu, a na základě které si také partnera vybírá. Větší šanci na spáření má ten samec, který donese větší dar (Tryjanowski & Hromada 2005). Promiskuitní samice vřhovce červenokřídleho *Agelaius phoeniceus* mohou sbírat potravu v teritoriu mimopárového partnera na rozdíl od samic věrným svému sociálnímu samci, kterým nebyl vstup na cizí území dovolen. Na úkor toho, bylo promiskuitním samicím méně často umožněno hledat potravu v teritoriu sociálního samce. Samci z vedlejšího teritoria zároveň více střežili území samice, se kterou se spářili, proti strace obecné *Pica pica* (Gray 1997). Podobně samci kolibřika *Eulampis jugularis* poskytují samicím potravu ze svého území, pokud s nimi mohou kopulovat i mimo hnízdící období (Wolf 1975). S ohledem na malý počet důkazů o materiálním prospěchu promiskuity samic, se nezdá pravděpodobné, že by tato výhoda měla velký vřiv na mimopárové kopulace.

3.1.2. Pojištění neplodnosti samce

Samice mohou mimopárové kopulace využít jako obranu proti neplodnosti sociálního samce (Wetton & Parkin 1991) tím, že jsou schopné rozeznat samčí plodnost na základě jeho fenotypu (Sheldon 1994). Pro některé samice může být inkubace neoplozeného vajíčka velkou ztrátou části reprodukčního úspěchu, pokud již nemají možnost znovu zahrázdit (Griffith 2007) a tak by EPC na začátku hnízdního období mohlo pojistit případnou neplodnost sociálního partnera (Krist & Muclinger 2011). Ačkoliv bylo zjištěno, že u některých druhů se vyskytuje nedostatek spermií v ejakulátu samců, a to až v 4 % případů (Lifjeld et al. 2007), pro posouzení míry samčí fertility u ptáků není dostatek empirických studií (Griffith 2007). Nicméně lze očekávat silnou selekci proti neplodnosti a tudíž její velmi

nepatrný výskyt (Forstmeier et al. 2014). Navíc je nepravděpodobné, že samice rozeznají samčí fertilitu podle fenotypových znaků (Sheldon 1994). Pokud je toto tvrzení platné, náklady spojené s EPC nesou všechny samice, ale prospěch z toho mají jen některé (Forstmeier et al. 2014). Jestliže by samice opravdu byly schopné určit plodnost samce dle morfologických znaků, promiskuita by se vyskytovala jen u párů s neplodným samcem a existoval by pozitivní vztah mezi neplodností a mimopárovým pářením (Krist & Muclinger 2011). Zároveň je obtížné určit, zda si samice vybírají atraktivní samce pro získání lepší plodnosti nebo dobrých genů pro mláďata či kombinují obě výhody (Sheldon 1994).

Častějším případem neplodnosti samce zřejmě bude neplodnost dočasná, která je způsobená vyčerpáním spermií v důsledku častých kopulací (Birkhead et al. 1994). Taková situace může nastat, pokud je sociální samec velmi atraktivní a často se zapojuje do EPC nebo sociální samec často kopuluje se svou samicí na obranu proti její promiskuitě. Friedl & Klump (2005) určili předpoklady, za kterých budou samice spárované s kvalitním samcem využívat EPC k pojištění plodnosti. Za předpokladu, že nevylihnutá vejce jsou běžná, jejich četnost se zvyšuje v letech vysoké hnízdní aktivity a častěji se nachází v hnízdech kvalitních samců, pak v návaznosti na to se EPC u samic oplodněných atraktivním samcem budou vyskytovat méně v období nízké hnízdní aktivity, což ale neplatí pro samice spárované s nekvalitním samcem. Sociální pár s kvalitním samcem také bude mít více nevylihnutých vajec při synchronním hnízdění. Více EPY se tedy očekává v hnízdě atraktivního samce, ve kterém se nacházejí nevylihnutá vejce, na rozdíl od hnízda bez nevylihnutých vajec. (Friedl & Klump 2005) se také domnívají, že samice od kvalitního samce by měly pro EPC vyhledávat jedince podobné kvality, naopak samice spárované s neatraktivním samcem budou preferovat samce vyšší kvality. V souladu s těmito tvrzeními je jejich studie provedená na prádelníkovi *Euplectes orix*, ovšem sami autoři nevyklučují vliv jiných proměnných.

Promiskuita jako obranná strategie proti samčí neplodnosti může nést zvýšené riziko patologické polyspermie v důsledku častých kopulací (Forstmeier et al. 2014). U populace zebřičky pestré *Taeniopygia guttata* chované v zajetí byly chromozomální abnormality zdrojem embryonální mortality, přičemž triploidie nebo trizomie byly detekovány minimálně u 3,6 % případů (Forstmeier & Ellegren 2010). Nicméně frekvence polyspermie může být ovlivněna způsobem skladování a využití spermatu samicí (Forstmeier et al. 2014).

3.1.3. Obrana před infanticidou

U savců, kde je vysoké riziko infanticidy, se promiskuita vyskytuje ve větší míře než u druhů bez hrozby usmrcení mlád'at (Wolff & Macdonald 2004). Jestliže se samice, se kterou se nově spároval cizí samec, stále stará o mlád'ata předchozího partnera, říje u ní nastoupí až po osamostatnění se potomků. Pro nového samce je tedy výhodné mlád'ata zabít a urychlit tak začátek říje, aby se mohl se samicí spářit co nejdříve. Samice jako obranu může zvolit mimopárové kopulace v době, kdy stále pečuje o potomky. Mimopárový samec poté nedokáže určit, která mlád'ata jsou jeho a tak se infanticidě vyhne, protože jinak by mohl zabít i svého potomka a tím by snížil svoji fitness. Likvidace snůšky se prokázala u velmi promiskuitní vlaštovky stromové *Tachycineta bicolor*, kde nově příchozí samec odstranil vylíhlá mlád'ata, pokud do hnízda přišel až po začátku inkubace. V případě, že ke spárování se samicí došlo dřív, k infanticidě nedošlo (Robertson & Stutchbury 1988). Vysvětlení promiskuity jako obrany před infanticidou se tak nabízí i u ptáků, i když u této skupiny není zabíjení mlád'at patrně příliš rozšířeným fenoménem.

3.2. Nepřímé výhody

Mezi nejdiskutovanější možnou výhodou samic patří hypotéza genetických výhod zřejmě proto, že přímé výhody lze zřejmě v důsledku EPC získat jen v některých případech (Krist & Muclinger 2011). Samice získávají od mimopárových samců lepší genetickou výbavu pro svá mlád'ata, která díky tomu mají lepší kondici. (např. Petrie & Kempenaers 1998; Jennions & Petrie 2000). Je důležité si uvědomit, že samice od mimopárového samce získává pouze spermie, čili DNA pro své potomky (odhlédneme-li od ne příliš dobře dokumentovaných přímých zisků – viz výše). Hypotézu nepřímých výhod lze rozdělit na dva mechanismy – dobré geny či kompatibilní geny (Mays & Hill 2004). Samičí volba pro dobré nebo kompatibilní geny má vliv na reprodukční úspěch samců – v případě výběru samců pro dobré geny se variabilita v reprodukčním úspěchu samců zvyšuje, naopak při preferenci kompatibilních genů je variabilita reprodukčního úspěchu samců nízká (Shuster & Wade 2003).

3.2.1. Dobré geny

Dobrý gen je definován jako alela zvyšující fitness jedince bez ohledu na genetický příspěvek druhého rodiče, a proto potomkům poskytuje aditivní genetické účinky (Neff & Pitcher 2005). Jedním z předpokladů této hypotézy je, že mimopárový samec má „vyšší“ genetickou kvalitu než samec sociální (Forstmeier et al. 2002). Samci prezentují svůj genotyp prostřednictvím chování (repertoár zpěvu, namlouvání), morfologických znaků (barva peří, ozdoby) či životaschopnosti, neboť to je pro samice určující hledisko při pohlavním výběru (Darwin 1871; Trivers 1972).

Genetická výbava samce by mohla být prezentována jeho stářím (Trivers 1972) a velikostí těla, což odpovídá zjištěním, že mimopároví samci jsou větší a starší než samci pároví (Akçay & Roughgarden 2007; Delhey et al. 2003). Nicméně spojitost mezi věkem samce a genetickou kvalitou není prozatím vyřešena (Brooks & Kemp 2001) a u starších samců navíc existuje riziko, že spermie nesou větší počet škodlivých mutací, protože v zárodečné linii se množství de novo mutací navyšuje lineárně s počtem buněčných dělení (Kong et al. 2012). Samice kopulací se starším samcem tedy riskují, že získají pro mláďata škodlivé geny. Na druhou stranu, pokud je sociální partner samice mladý nebo má nízkou produkci spermií, nesou sice jeho spermie málo de novo mutací ale za cenu toho, že nemusí být schopný oplodnit všechna vajíčka (Forstmeier et al. 2014).

Výsledky studií porovnávajících mimopárové a sociální samce z hlediska genetické kvality, sekundárních pohlavních znaků a přežívání jsou rozporuplné a navzájem si protiřečí, Akçay & Roughgarden (2007) ve své metaanalýze nenašli jasný vztah mezi těmito korelátami. Například u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*), kde bylo manipulováno s UV zbarvením peří na hlavě, nebyl nalezen pozitivní vztah mezi intenzitou barvy a množstvím EPP, naopak starší samci s méně výrazným UV zbarvením byli při EPP úspěšnější (Delhey et al. 2003). Navíc, jestliže má jedinec s vysokou fitness atraktivní fenotyp, který samicím indikuje dobrou plodnost, je obtížné určit, jestli si samice vybírá na základě vysoké plodnosti nebo je motivována dobrými geny, popřípadě kombinací obou možností (Sheldon 1994). K opačnému zjištění dospěli Foerster et al. (2003), kdy samice v jimi pozorované populaci sýkor upřednostňovaly samce s intenzivnějším zbarvením hlavy, a to jak sociálního, tak i mimopárového. Samci se nelišili v heterozygotnosti a samice tak z EPC získávaly genetické výhody, neboť úroveň inbreedingu v této populaci určuje fitness jedince.

Výběr mimopárového partnera lze ovlivnit prekopulačním výběrem, ale samice mohou také ovlivnit úspěšnost mimopárových samců při fertilizaci poskopulačně a to před fertilizací

pomocí kompetice spermií a skrytou samičí volbou („cryptic female choice“) nebo postfertilizačně přes rozdílnou investici do potomků (Neff & Pitcher 2005).

3.2.2. Kompatibilní geny

Alternativou k hypotéze dobrých genů jsou geny kompatibilní, kdy samice obdrží genetickou výhodu jen při spárování se samcem určitého genotypu. Předpokládá se, že samice investují do EPC, aby pro potomky získaly genetický materiál, který bude v souladu s jejím vlastním genotypem, jedná se tedy o neaditivní genetický účinek (Zeh & Zeh 1997). Pro každou samici existuje jiný kompatibilní samec, nejedná se tedy o klasický případ pohlavního výběru (Neff & Pitcher 2005), při kterém jsou někteří jedinci daného pohlaví úspěšnější než ostatní (Darwin 1871).

Schmoll et al. (2007) navrhli, že samice přes kompatibilní geny zvyšují genetickou variabilitu mláďat v rámci bet-hedging strategie. Nicméně u studované sýkory uhelníčka *Periparus ater* nebyla tato hypotéza prokázána. Další z navržených možností je, že výhoda kompatibilních genů by mohla být dána selektivním potratem nekompatibilních zygot za předpokladu, že samice jsou schopné rozpoznat genotyp spermií (Birkhead & Pizzari 2002) a ušetřené zdroje budou použity na vývoj zygot vyšší kvality (Birkhead & Moller 1998). Nejvíce testovaná teorie je zisk heterozygotních potomků (Brown 1997).

Při empirických studiích se k určení heterozygotnosti často používají geny hlavního histokompatibilního komplexu („major histocompatibility complex“, MHC), což jsou glykoproteinové struktury, které se významně podílejí na imunitní ochraně obratlovců (Piertney & Oliver 2006) a mohou být součástí výběru partnera (Penn & Potts 1999). Pěvci, u kterých se promiskuita vyskytuje ve velké míře, mají vysokou diverzitu MHC alel (Westerdahl 2007), a jak se zdá, variabilita v MHC a ptačí promiskuita spolu souvisí (Gohli et al. 2013). MHC-disortativní páření může změnit imunitní systém potomků, kteří se díky tomu lépe ubraní patogenům, jenž mají schopnost přizpůsobovat se MHC výbavě svého hostitele (Penn & Potts 1998).

K testování kompatibilních genů se používá několik přístupů. Jedním z nich je porovnání obou jedinců v rámci sociálního páru, kdy se v souladu s kompatibilními geny očekává, že samice budou promiskuitní, jestliže jsou si se svým partnerem geneticky podobné. Tato předpověď byla potvrzena u *Malurus melanocephalus*, kde si samice k EPC vybíraly samce s odlišnou genetickou výbavou, než měly samy (Varian-Ramos et al. 2012). Dalším přístupem je porovnat genetickou podobnost samice a sociálního samce s genetickou podobností téže

samice a mimopárového samce, nebo srovnání fitness EPY a WPY (viz kap. 2.2.6.). Nowak et al. (1992) ale upozorňují, že příliš vysoká heterozygotnost v genech MHC by naopak mohla vést ke snížení imunitní obrany a dle tohoto předpokladu je ideální preference partnera taková, která upřednostňuje jedince s optimálním počtem MHC alel.

Heterozygotnost dosažená díky komplementaritě rodičovských genotypů poskytuje únik před inbreedingem, a to může být adaptivní strategií zejména u ostrovních či jiným způsobem izolovaných populací, kde se preference samic k neznámým, nově přichozím samcům může vyvinout v důsledku získání komplementárních genů od těchto imigrantů (Mays et al. 2008). Promiskuita jako obrana před inbreedingem byla navržena například u *Malurus splendens*, kde se míra mimopárových paternit zvyšuje u sociálních párů, které jsou si geneticky podobné (Tarvin et al. 2005). Zatím není jednoznačný názor na souvislost mezi EPP a příbuzností sociálních partnerů (Akçay & Roughgarden 2007) a bude potřeba další testování.

Jestliže samice u samce preferuje dobré geny, orientuje se podle fenotypových znaků samce. Ovšem pro většinu samic není partner s dobrými geny také partnerem s vhodnými kompatibilními geny. Podle čeho tedy samice rozeznávají kompatibilní samce? Například myši mohou detekovat MHC výbavu ostatních jedinců pomocí chemických signálů (Penn & Potts 1998), ale u ptáků je tento způsob rozeznání potencionálního partnera sporný. Obecné tvrzení, že ptáci mají velmi omezené čichové vnímání (Jones & Roper 1997), vyvracejí některé práce ukazující významnost olfaktorických schopností některých druhů (Nevitt 2000) a lze si tedy představit, že i v případě rozpoznání kompatibilních genů, resp. genů MHC by mohl mít čich významnou roli (Zelano & Edwards 2002). Studie buňáka modravého *Halobaena caerulea* ukazuje, že každý jedinec má odlišnou pachovou stopu, kterou jsou ostatní schopni rozlišit a je tedy možné, že genotyp MHC budoucího partnera by mohl být detekován na základě čichového rozlišení, neboť buňáci preferují partnera s funkčně odlišnými geny MHC II třídy (Strandh et al. 2012). Ovšem buňáci si udržují celoživotní monogamii, nejedná se tedy o příklad druhu s mimopárovými kopulacemi, ale je zde demonstrováno, že čichové vnímání ptáků je zřejmě rozmanitější a vyspělejší, než jsme si doposud mysleli.

Aby samice mohly vybírat samce na základě kompatibilních genů, musely by znát svůj i samcův genotyp, což je jedna z potíží této hypotézy (Puurtinen et al. 2009). Je možné, že samice nejsou schopny rozpoznat genetickou kvalitu samce v rámci prekopulačního výběru (Puurtinen et al. 2009) a výsledek páření je ovlivněn až výběrem postkopulačním. Červenohlavá forma astrildovitého ptáka *Erythrura gouldiae* je geneticky nekompatibilní s černohlavými jedinci a ačkoliv při spárování těchto dvou forem dochází až k 60 % úmrtnosti

potomků, v přírodě tvoří 30 % všech párů. Při testování populace chované v zajetí se samice pářily s kompatibilními samci stejně ochotně jako s nekompatibilními, ale více potomků v konečném důsledku měli samci se stejně zbarvenou hlavou jako samice (Pryke et al. 2010). Také zjištění, že EPY v heterozygotnosti překonala své sourozence v rámci hnízda i poloviční sourozence v hnízdě mimopárového samce, naznačují vliv skryté volby samice (Garvin et al. 2006).

Samice nemohou nastavit výběr partnera k páření s ohledem na dobré i kompatibilní geny tak, aby obě výhody působily na fitness potomků současně (Neff & Pitcher 2005). Ovšem kritéria pro výběr partnera se mohou měnit, a tak lze přepínat mezi preferencí pro atraktivní samce nebo kompatibilní samce (Mays et al. 2008). Taková flexibilita se vyskytuje u hýla rudoprsého *Carpodacus mexicanus*. Na začátku hnízdní sezóny si samice vybírají mimopárového partnera na základě atraktivity, ale později svou preferenci mění a zvýhodňování jsou samci kompatibilní ke genotypu jednotlivých samic (Oh & Badyaev 2006).

3.2.3. Porovnání EPY a WPY

Často používaným přístupem k testování genetických výhod je porovnání mimopárových a párových mlád'at. Rozdíl v kvalitě mimopárových mlád'at a jejich polovičních sourozenců předpokládají hypotézy jak dobrých genů, tak genetické kompatibility. Jako měřítko kvality se v takových studiích používá úroveň imunitní reakce, morfologické znaky, heterozygotnost, reprodukční úspěch, návratnost na hnízdiště nebo přežití do dalších let. Výsledky těchto studií se velmi liší a to i v rámci jednoho druhu. Rozdílná zjištění lze vysvětlit účinkem třetí proměnné, která nebyla do práce zahrnuta. Jedná se zejména o vliv prostředí, kdy se genetické výhody mohou projevit jen při určitém nastavení environmentálních či ekologických faktorů, což vyžaduje interakci genotypu a vnějšího prostředí (Schmoll 2011).

U pěvců velikost tarsu (Alatalo & Lundberg 1986) a tělesná hmotnost (Perrins 1965) pozitivně korelují s pravděpodobností přežití mlád'at po vylétnutí z hnízda. Dle hypotézy genetických zisků se předpokládá, že EPY budou mít větší hmotnost a delší tarsus nežli WPY. Tarsy jsou ve studiích měřeny mlád'atům ve stadiu nedokončeného růstu, vypovídají tak pouze o vývojovém stadiu mláděte, nikoliv o jeho konečné velikosti (Suter et al. 2007). Stejně tak hmotnost je důležitým prediktorem přežití v juvenilním věku (Magrath 1991), což může být zásadní především pro mlád'ata druhů hnízdících na zemi, která díky rychlejšímu vývoji dříve opustí hnízdo a tím se snáze vyhnou predaci (Suter et al. 2007). Některé studie objevily

delší tarsi a větší hmotnost u EPY (např. Kempernaes et al. 1997; Magrath et al. 2009), avšak existuje neméně prací, které nenašli rozdíl mezi těmito morfologickými znaky u EPY a WPY (např. Charmantier 2004; Krokene et al. 1998). U lejska černohlavého *Ficedula hypoleuca* WPY dokonce předčila EPY (Moreno et al. 2013). Autoři vyvodili závěr, že samice nezískávají od mimopárových samců kvalitnější potomky, ale zároveň uvádějí, že nebyli schopni posoudit souvislost mezi návratem na hnízdiště a EPY.

Větší návratnost EPY na hnízdní lokalitu v další reprodukční sezóně byla prokázána u sýkory uhelníčka *Periparus ater* (Schmoll et al. 2005) či rákosníka velkého *Acrocephalus arundinaceus* (Hasselquist et al. 1996). Naopak testování tří populací sýkory modřinky *Cyanistes caeruleus* nepřineslo statisticky významný rozdíl mezi EPY a WPY v návratu na hnízdiště v dalších letech (Charmantier et al. 2004). Ke stejnému výsledku dospěli také Krokene et al. (1998). Některé studie se zabývají rychlostí opeření mláďat, kdy rozdíl mezi EPY a WPY ve prospěch mimopárových potomků byl nalezen např. u vlaštovky stromové *Tachycineta bicolor* (O'Brien & Dawson 2007), ale u vlaštovky obecné *Hirundo rustica* potvrzený není (Kleven et al. 2006).

K testování imunitní reakce se používá phytohaemagglutinin (PHA), látka pocházející z fazolu obecného *Phaseolus vulgaris*, která je hojně používaná v imunologii a u obratlovců působí mitogenně na T-lymfocyty (Elgert 1996). PHA se mláďatům aplikuje subkutánně do křídla a po 24 hodinách se vyhodnocuje velikost otoku. První testování imunitní reakce na PHA bylo provedeno u slavíka modráčka *Luscinia svecica*, u něhož byla imunitní odpověď větší u EPY a to i v porovnání s polovičními sourozenci z hnízda mimopárového otce (Johnsen et al. 2000). Tyto výsledky ukazují na vliv kompatibilních genů, ačkoliv nelze vyloučit negenetické faktory. Autoři eliminovali pouze vliv pořadí líhnutí, větší imunitní odpovědi u pohlaví převažujícího u EPY a rozdílnou investici rodičů mezi EPY a WPY. Ke stejnému zjištění došli také Fossoy et al. (2008), kteří navíc zjistili rozdíl v heterozygotnosti ve prospěch EPY, což je také v souladu s kompatibilními geny. V žádné jiné z dalších studií provedených u různých druhů nebyl jednoznačně potvrzen genetický účinek z EPC. Naopak WPY u přádelníka *Euplectes orix* vykazovala větší imunokompetenci oproti EPY a toto zjištění bylo vysvětleno hypotézou pojištění plodnosti (Edler & Friedl 2008). Nicméně bylo upozorněno na možnou dědičnost části imunokompetence mláďat od samců, která byla prokázána u několika druhů. Dvě studie ukázaly rozdílné imunitní reakce v jednotlivých sezónách. Garvin et al. (2006) našli během jedné sezóny u lesňáčka žlutohrdlého *Geothlypis trichas* podporu pro kompatibilní geny, zatímco další rok se neprokázal žádný rozdíl v reakci na PHA. Ačkoliv stav prostředí může ovlivnit imunitní

odpověď (Westneat & Birkhead 1998), teplota vysvětlila jen 17 % variability imunitní reakce a tak zde byl zřejmě vliv dalšího faktoru prostředí. Zároveň se mohla změnit samičí preference ve výběru partnera. Podobně dopadlo srovnávání u *Troglodytes aedon*, kde EPY měla větší imunitní reakci jen v jednom ze tří let testování (Forsman et al. 2008). Porovnával se též poměr albuminů ku gama globulinům, hematokrit, baktericidní aktivita a reakce na tetanický toxoid a ani v jednom z pozorovaných parametrů nebyl nalezen významný rozdíl mezi EPY a WPY. Jediné, v čem EPY předčily WPY, byla velikost měřená jako délka tarsu (viz výše). Testování imunitní odpovědi nepřináší mnoho důkazů pro podporu nepřímých zisků z EPC, nicméně prostředí má vliv na imunitní reakce a tak se genetické výhody mohou projevit jen za určitých podmínek. Žádná z prací také nevylučuje postkopulační samičí výběr. Získání heterozygotnějších potomků je jedním z navržených vysvětlení kompatibilních genů a předpokládá se, že EPY mají lepší fitness (Brown 1997). Vliv pohlavního výběru na základě kompatibility genů byl prokázán u slavíka modráčka *Luscinia svenica svenica*, kde mimopárová mláďata jsou více heterozygotní než jejich poloviční sourozenci a zároveň nesociální samci mají menší genetickou podobnost se samicemi oproti sociálním partnerům (Fossey et al. 2008). Zvýšená heterozygotnost EPY byla nalezena také u strnada rákosního *Emberiza schoeniclus* (Suter et al. 2007). Na druhou stranu Wetzel & Westneat (2009) upozorňují, že testování heterozygotnosti mláďat je náchylné ke statistickému zkreslení, které upřednostňuje výsledek, že EPY jsou více heterozygotní než WPY.

3.2.3.1. Maternální efekt: komplikace při stanovení rozdílu mezi EPY a WPY

Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) vytváří velké snůšky, ze kterých se mláďata líhnou asynchronně, protože inkubace je zahájena ještě před koncem snášení. Některé studie zjistily, že mimopárová mláďata sýkor jsou větší, mají vyšší hmotnost a dříve jim naroste peří než sourozencům, jejichž otcem je sociální samec, a tyto rozdíly byli přičítány genetickým účinkům (Dreiss et al. 2008). Magrath et al. (2009) pozorovali větší a těžší EPY, nicméně zjistili, že 74 % všech mimopárových mláďat se vylíhlo z vajec kladených na začátku snůšky. Lepší vlastnosti EPY tudíž nemusí být dány genetickou výhodou, nýbrž pokročilejším vývojem v důsledku dřívějšího vylíhnutí nebo slabší konkurenceschopnosti při krmení. Samice sýkory modřinky aktivně vyhledávají cizí samce (Kempnaers 1992), ale v souvislosti s pořadím líhnutí EPY a WPY se zdá, že tendence samic k promiskuitě vymizí na počátku kladení vajec (Vedder et al. 2011). Experimentálně zvýšená asynchronnost líhnutí snížila pravděpodobnost, že otcem mláďat bude mimopárový samec, a na základě toho Vedder et al. (2011) navrhli, že motivace samic k EPC je nepřímo úměrná intenzitě inkubace

vajec, která závisí na aktuálním počtu vajec v hnízdě. Alternativním vysvětlením je účinek kompetice spermií, kdy mimopárový samec má „schopnější“ spermie, které oplodní vajíčko jako první (Kempenaers, 2009). Pro kompletní pochopení těchto poznatků prozatím není dostatek informací, ovšem současná zjištění nasvědčují tomu, že dřívější líhnutí EPY než WPY je dáno časovým rozvržením EPC a zároveň nějakým neznámým mechanismem (Ferree et al. 2010).

4. Neadaptivní vysvětlení EPP

I přes velkou snahu a značné množství empirických studií se zatím nepodařilo uspokojivě vysvětlit, jaké výhody převažují nad ztrátami z EPC a činí tak promiskuitu adaptivní reprodukční strategií samic. Vzhledem k nekonzistentním výsledkům na podporu adaptivního vysvětlení samičích EPC se nabízí otázka, zda se u samic mohla promiskuita vyvinout i navzdory převaze nákladů nad zisky?

Pro samice sociálně monogamních druhů je během období rozmnožování důležitá přítomnost sociálního partnera, který pomáhá s krmením mláďat, obhajuje teritorium nebo chrání samici a mláďata před predátory. Jestliže samec znejistí ohledně otcovství mláďat ve svém hnízdě a např. sníží svou péči o mláďata nebo samici úplně opustí, může tím samici značně snížit fitness. Je také možné, že obrana proti vynucovaným EPC je pro samici příliš nákladná, a tak samice raději spolupracují a s cizími samci se páří (Eliassen & Kokko 2008). Strategie ale nevysvětluje případy, kdy samice EPC aktivně vyhledávají a riskují odhalení sociálním samcem.

Jedinci zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) mají větší šanci získat mimopárové kopulace, pokud jsou odvážní a navštěvují okolní prostředí (Schielzeth et al. 2010). To by mohlo zvýhodňovat rozvedené jedince, zejména u druhů se slabou vazbou sociálního páru, kteří se mohou brzy po rozvodu pářit a najít nového sociálního partnera. Pozitivní selekce na průzkumné chování by tak zvyšovala míru promiskuity. Zatím však pro promiskuitu vyplývající ze slabosti sociálního páru neexistují důkazy (Forstmeier et al. 2014).

4.1. Genetická korelace

Stav, kdy některé samice aktivně vyhledávají EPC, může být výsledkem intersexuálního antagonistického působení genů řídících promiskuitu (Halliday & Arnold 1987). Jinými

slovy, alely zvyšující EPC u samců ovlivňují i promiskuitu samic. Předpokladem platnosti této teorie je dědičnost promiskuitního chování a pozitivní genetická korelace mezi oběma pohlavími (Forstmeier et al. 2011). Přínos z promiskuitních synů je kompenzován náklady z promiskuitních dcer a takové pleiotropní působení lze považovat za formu nepřímé selekce (Forstmeier et al. 2014). Podporu pro tuto hypotézu nabízí práce na zebříčkách pestrých *Taeniopygia guttata*, které byly studovány ve voliérách a autoři sledovali reakci samic na námluvy svých a cizích samců a zda odpověď samic odráží jejich věrnost sociálnímu partnerovi. S ohledem na míru EPP a promiskuitní chování byla nalezena pozitivní genetická korelace mezi pohlavími.

Arnqvist & Kirkpatrick (2005) navrhli, že reakce samice na sociálního partnera při namlouvání je řízena stejnými alelami jako reakce na dvoření se mimopárových samců. Taková intrasexuální antagonisticá pleiotropie může vysvětlit, proč se samice mimopárovým kopulacím často nebrání. Šíření alely pro odolnost vůči mimopárovým samcům by negativně ovlivnilo vnímání sociálního partnera, čímž by se snížila plodnost i fitness samice (Forstmeier et al. 2011). Byla také navržena hypotéza, že se samičí promiskuita vyvinula jako pleiotropní účinek alely působící na plodnost, jestliže kopulace souvisí se stimulací reprodukčních procesů (Forstmeier et al. 2014).

4.2. Vynucené páření

Samičí odpověď na snahu cizích samců k páření jsou různé, ale všeobecně je lze rozlišit na spolupráci a rezistenci (Westneat & Stewart 2003). Někteří samci si páření vynucují zvýšenou agresivitou vůči samici, jak je dobře zdokumentováno u vodních ptáků, kde sexuální nátlak ze strany samce může vést ke zranění až smrti samice (McKinney & Everts 1998). Samci většiny druhů ptáků nemají vnější pohlavní orgán (Briskie & Montgomerie 1997), samci kachnovitých Anatidae však tvoří výjimku a variabilita v délce a anatomii penisu pozitivně koreluje s mírou nucených EPC (Coker et al. 2002). Samci díky tomu dovedou přenést spermie blíž k místu, kde probíhá fertilizace nebo kde samice sperma uchovává, a tím zvýší šanci na oplodnění vajíček jejich spermii (Briskie & Montgomerie 1997). Samice jako obranu vyvinuly složité vaginy se slepými vaky a šroubovitým průběhem (Brennan et al. 2007) a morfologie samičích pohlavních orgánů je v koevoluci s délkou penisu (Coker et al. 2002; Brennan et al. 2007).

Obrana proti samci vyžadujícímu kopulaci může být velmi nákladná (McKinney & Evarts 1998) a samici se pak vyplatí neodporovat a se samcem se páří (Eliassen & Kokko 2008). Takovou situaci popisuje hypotéza *best of a bad job* (Westneat & Stewart 2003). Na druhou stranu některé samice dokáží selektivně odstranit spermie tak, že EPC vždy nemusí vést k fertilizaci (Pizzari & Birkhead 2000).

4.3. Sexuální konflikt mezi samcem a samicí

Analýza přímých a nepřímých výhod pro samici vyhodnotila tyto zisky jako slabé a autoři navrhli, že samičí promiskuita je výsledkem sexuálního konfliktu obou pohlaví (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Předpokládají, že selekce upřednostňující EPC samců je poháněna především výběrem ve prospěch těch jedinců, kteří aktivně vyhledávají páření s cizími samicemi na úkor hlídání vlastního hnízda před EPY, a že samice jsou k EPC dovedeny vytrvalostí samců. Ovšem samice mohou být promiskuitní i za jiným účelem vedoucím k sexuálnímu konfliktu, např. je možné, že časté páření má u dravců signalizační funkci (Negro & Grande 2001) nebo může samičím sloužit k posouzení síly samce (Lens et al. 1997). Náklady samic na rezistenci proti EPC jsou různé, ale očekává se, že se vzrůstající pravděpodobností snížení samičí péče o mláďata jako reakce na nevěru samice se bude zvyšovat odolnost vůči EPC iniciovanými samci (Eliassen & Kokko 2008). Bohužel většina pozornosti při studiu EPC byla doposud zaměřena na testování adaptivní funkce samičí promiskuity a jiné možné vysvětlení, jakým by sexuální konflikt mohl být, bylo opomíjeno. Zejména chybí empirické studie, které by potvrdily platnost některých z hypotéz zmíněných výše.

5. Selektce proti samičí promiskuitě

Mimopárové kopulace přinášejí jistá rizika a náklady jak pro samce, tak pro samici. Obě pohlaví v době páření mimo sociální svazek trpí ztrátou času, vyšším rizikem predace, přenosu parazitů a patogenů (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Samci při EPC nemají přehled o činnosti samice a ztrácejí jistotu otcovství ve svém hnízdě. Mimo tento čas si samice hlídají, a to tím více, čím je samice promiskuitnější (Birkhead et al. 1985; Møller 1987). Samci si ale přes EPY výrazně zvyšují fitness a tak se zdá, že hledání EPC je výsledkem trade-off mezi

mate guardingem a péčí o mláďata (Westneat et al. 1990). Hlídat samici se vyplatí jen do určité míry jejího sklonu k EPC, jestliže samice má velkou tendenci k EPC a dokáže uniknout samcově střežení, náklady na mate guarding převyšují jeho výhody (jistota otcovství) a samci se vyplatí investovat čas do vyhledávání EPC (Kokko & Morrell 2005). Další možností jak eliminovat počet EPY v hnízdě je zvýšená frekvence páření se sociální samicí. Tato strategie může být alternativou k mate guardingu nebo jen reakce samce na jeho neschopnost účinně hlídat samici (Westneat & Stewart 2003). Mate guarding a časté páření tak pro samce představují náklady spojené se samičí promiskuitou. Oproti tomu samice mohou v důsledku svých EPC přijít o značnou část samčí péče o mláďata nebo být samcem fyzicky trestány.

5.1. Rodičovská péče samce

U ptáků biparentální péči o potomstvo najdeme u 81 % druhů (Cockburn 2006). Jestliže je rodičovská péče rozdělena rovnoměrně mezi samce a samici, pak péče samce o mláďata tvoří významnou část samičí fitness (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Snížení nebo úplné vynechání péče o mláďata ze strany sociálního samce v důsledku EPC se považuje za největší ztrátu pro samice, neboť rodičovská péče je nákladná (Trivers 1972). Samcův pokles zájmu o potomky nemusí vždy vést ke ztrátě části fitness samice. Møller & Saino (1995) zjistili, že samice vlaštovky obecné *Hirundo rustica* spárované se samcem, který projevoval malou péči o mláďata v důsledku experimentálně zvýšené hladiny testosteronu, byly schopné téměř zcela kompenzovat nezáměr samců o potomstvo.

Na základě analýzy 31 druhů se známou četností EPC byla zjištěna souvislost mezi mírou EPC a rozsahem samčí péče, kdy se předpokládá, že samec zvyšuje péči o mláďata se zvyšující se pravděpodobností, že je otcem všech potomků v hnízdě (Møller 2000). Chování samců by tedy mělo maximalizovat celoživotní reprodukční úspěch a ne jen rozsah aktuálního množství vlastních potomků. Sociální samci by tak měli tolerovat promiskuitu svých samic, pokud by jim otcovská péče o mláďata nesnižovala budoucí reprodukční úspěch (Grafen 1980) anebo by jejich péče ovlivňovala fitness potomků v malé míře (Hamilton 1964). Ovšem neexistuje důkaz o tom, že ptáci dovedou rozeznávat mezi mimopárovými a vlastními mláďaty (Kempnaers & Sheldon 1996) a v tom případě samec zmenšenou investicí do potomků snižuje i svoji fitness. Jestliže samec nedokáže dostatečně spolehlivě určit otcovství mláďat v hnízdě nebo mimopárové jedince nerozezná vůbec, mohou být ve výhodě ti samci, kteří investují do parentální péče i přes nevěru sociální samice, aby se vyvarovali ztrátám

z opuštění vlastních potomků (Smith 1977). V souladu s touto hypotézou jsou závěry metaanalýzy Griffith et al. (2013), do které byly zahrnuty studie hmyzu, ryb, primátů a ptáků. Bylo zjištěno, že pokud jsou náklady samců na budoucí reprodukční úspěch nízké a promiskuita je relativně vzácná, samci, jejichž sociální samice je promiskuitní, se s větší pravděpodobností věnují péči o mláďata. Ke snížení samčí rodičovské péče nedojde ani v případě, že náklady na budoucí reprodukci jsou vysoké, pokud jsou EPC ze strany samice vzácné nebo se s nimi sociální samec nikdy nesešel, protože samci nejsou selektováni na rozpoznání nevěry a následnou reakci na samičí promiskuitu.

Časté případy omezené péče o potomky ze strany samce jako reakce na zjištěnou míru mimopárových kopulací (Sheldon 2000) lze vysvětlit i tím, že pokud samec omezí parentální péči a nebude investovat do mimopárových mláďat, získá více času na páření s jinými samicemi alepší tím svůj reprodukční úspěch. Selektce tedy bude u druhů s vysokou mírou promiskuity vybírat samce, kteří investují více do hledání EPC a méně do rodičovské péče (Westneat & Sherman, 1993).

5.2. Přenos patogenů

Ptačí kloaka je osídlena rozmanitým společenstvem bakterií a během páření dochází k jejich přenosu mezi samcem a samicí (Smith & Dobson 1992). To může být prospěšné, neboť gastrointestinální trakt obsahuje řadu symbiotických bakterií a celkové rozšíření bakteriálního společenstva způsobené pářením může pozitivně ovlivnit fyziologii a zdraví samice (Lombardo et al. 1999). Rozšíření kloakální mikroflóry o nové druhy může mít i opačný efekt – přenos patogenních bakterií a pohlavně přenosných chorob (Sheldon 1993).

Spermie jsou vnímavé vůči patogenům, kterými jsou osidlovány (Poiani 2006) a které mohou mít negativní dopad na funkčnost spermatu a tím pádem i fitness samce, jak bylo zjištěno např. v případě *Escherichia coli* u člověka (Diemer et al. 1996). Rowe et al. (2011) studovali *E. coli* v kloace kachny divoké *Anas platyrhynchos* a zjistili, že spermie samců jsou vybaveny antibakteriální obranou vůči této bakterii. Antibakteriální látky umožňují zachovat reprodukční potenciál samce a současně chrání spermie v samičím reprodukčním traktu (Sheldon 1993). Zároveň jsou samci vystaveni nižšímu riziku nákazy, neboť samotný pářící akt je velmi rychlý a kloaky obou jedinců se vzájemně dotýkají jen krátce. Navíc samice po páření uchovává sperma delší dobu, a proto také nese větší zátěž z infekce patogenními

bakteriemi získané prostřednictvím páření (Sheldon 1993), která se zvyšuje s počtem sexuálních partnerů (Thrall et al. 2000).

Vzhledem k této asymetrii mezi pohlavími se u samic předpokládá selekce na rozpoznání infekčních samců. Například samci kachny divoké z výše zmíněné studie, kteří měli tmavší zobáky a nevýrazné UV zbarvení, lépe bránili své spermie proti *E. coli* (Melissah Rowe et al. 2011). Ornamenty samců mohou tedy nést informaci o zdravotním stavu jedince a samice si tak mohou lépe vybrat partnera (Hamilton 1990). Zpěv vlaštovky obecné *Hirundo rustica* vypovídá o konkrétním jedinci mnoho informací, mimo jiné i míru mimopárových paternit (Møller et al. 1998) nebo stav imunitního systému (Saino et al. 1997). S posledním tvrzením se shodují výsledky Dreiss et al. (2008), kteří zjistili, že samci s experimentálně aplikovaným antigenem viru Newcastleké nemoci prodloužili sloky v písni. Zpěv by tak mohl být signálem určujícím samicím kvalitu samce. U samic se také mohou vyvíjet mechanismy odstraňující infekční spermie z jejich reprodukčních orgánů, jako u racka *Rissa tridactyla* (Helfenstein et al. 2003). Jestli ornamenty samců vypovídají o jeho imunitě nebo schopnosti přenášet pohlavní choroby (Poiani 2010), anebo signalizují přítomnost prospěšných bakterií v ejakulátu (Lombardo et al. 1999) není zatím vyřešeno. Stejně tak chybí odpověď na otázku, do jaké míry snižují patogeny získané mimopárovými kopulacemi fitness samic.

5.3. Trestání nevěrných samic

Valera et al. (2003) popsali u ťuhýka menšího *Lanius minor* agresivní chování samců vůči sociálním samicím, pokud vzniklo podezření na promiskuitu samice. Tento druh je sice monogamní, ale vpády samců na sousední území jsou časté a zvyšují se v období páření. Samci své samice hlídají a zdá se, že takový způsob ochrany paternity není pro samce ťuhýka nákladný, neboť se hnízda vyskytují na otevřené krajině, kde má samec dobrý přehled o pohybu samice. Autoři experimentálně odchytili samice na omezenou dobu a po jejich návratu na hnízdo sledovali reakce samců. Více než polovina samic byla vystavena fyzickému útoku samce různé intenzity – od pronásledování, klování, vynucené kopulace až po velmi agresivní pokusy o páření. Agresivitu samci vykazovali jen vůči sociálním partnerkám a to pouze v období před snášením vajec. Samcova agrese může pro samice znamenat ztráty převažující nad výhodami z EPP, a tak se mimopárovým kopulacím raději vyhýbají.

V rozporu s těmito výsledky je studie Dias et al. (2014), kteří u pěvce *Volatinia jacarina* nenašli agresivní chování samců vůči samicím, které chvíli před tím projevovaly zájem

o cizího samce. Naopak samice se po návratu k sociálnímu samci stranily jeho přítomnosti a některé projevovaly agresivitu. O nákladnosti EPC ve formě trestání samic máme k dispozici malé množství poznatků teoretických a ještě méně experimentálních. K určení, do jaké míry by agresivita samce mohla ovlivňovat rozhodování samic ve prospěch monogamie, je potřeba dalších, zejména empirických, studií.

Závěr

Velký zájem o vyřešení adaptivní funkce EPC u ptáků přináší řadu studií, z jejichž výsledků nelze vyvodit jednoznačný závěr. Zásadní otázka, zda jsou mimopárové kopulace samčí nebo samičí strategií, není uspokojivě zodpovězena (Elliasen a Koko 2008).

Nejvíce prosazovaná výhoda pro samice ve formě genetických zisků pro potomky zřejmě nemá na promiskuitní chování samic zásadní vliv (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Samice sice mohou dostávat nepřímé genetické výhody, ale ty se mohly vyvinout jako vedlejší efekt chování, které má primárně jiný účel, než je zisk genetických výhod (Kokko et al. 2003). Problémem testování hypotézy dobrých a kompatibilních genů pomocí srovnání EPY a WPY může být nevhodně nastavená metodika experimentu. Některé práce do srovnání mláďat zahrnují pouze jedince samčího pohlaví, což znemožňuje stanovení pohlavně specifického vlivu otcovských genů na reprodukční úspěch mláďat (Arnqvist & Kirkpatrick 2005), který je v takových studiích častým měřítkem fitness. Výběr měřítka zdatnosti a jeho interpretace ve vztahu k čisté fitness jedince má vliv na odhad nepřímé selekce, který může být snadno zkreslený (Arnqvist & Kirkpatrick 2005). Stejně tak testování hypotézy o zvýšení heterozygotnosti potomků vyžaduje obezřetnost při použití malého počtu lokusů, které mohou způsobit statistickou chybu I. i II. druhu (Smith et al. 2005). Dalším problémem je zařazení konkrétních alel do kategorie dobrých nebo kompatibilních genů, neboť účinky alely se mění v závislosti na její frekvenci v populaci (Puurtinen et al. 2009). Zároveň studie porovnávající fitness EPY a WPY často nezahrnují vliv dalších proměnných jako je samičí skrytá volba, environmentální nebo ekologické faktory prostředí. Ačkoliv některé práce ukazují účinek výše zmíněných korelátů na EPY, stále chybí práce, které by testovaly tyto koreláty přímo, a tak prezentovaly míru jejich závislosti. Zejména testování vlivu matky na mláďata je obtížné a tak máme k dispozici jen málo údajů. Nelze zavrhnout ani možnost, že samice mění preferenci pro výběr mimopárového partnera v rámci jednoho rozmnožovacího období (Oh & Badyaev 2006).

Dle různorodých výsledků prací zaměřených na zisky plynoucí samicím z promiskuity lze soudit, že míru EPC neřídí pouze jeden selekční faktor, ale vliv má více proměnných. Při hledání odpovědi na otázku selekce ovlivňující mimopárové paternity bylo doposud věnováno málo pozornosti maladaptivní funkci samičí promiskuity. K dispozici jsou spíše teoretické studie, empirické výzkumy prozatím chybí. Domnívám se, že testování negativní selekce působící na samičí promiskuitu by mohlo velkou mírou přispět k pochopení EPC u ptáků. Zároveň je do budoucna potřeba více empirických dat, která by objasnila míru účinku samičí skryté volby a dalších ekologických faktorů na EPC.

Tato bakalářská práce představuje shrnutí dosavadních poznatků o výhodách a ztrátách vyplývajících z promiskuitního chování samců a především samic a bude sloužit jako výchozí materiál pro mou diplomovou práci, ve které se pokusím stanovit vliv mimopárových paternit na kondici a kvalitu mláďat u vlaštovky obecné *Hirundo rustica* formou přímého srovnávání polovičních sourozenců v hnízdě.

Seznam literatury

- Akcay, E. & Roughgarden, J. (2007) Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. *Evolutionary Ecology Research*, **9**, 855-868.
- Alatalo, R. V. & Lundberg, A. (1986) Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula-hypoleuca*). *Evolution*, **40**, 574-583.
- Albrecht, T., Kleven, O., Kreisinger, J., Laskemoen, T., Omotoriogun, T. C., Ottosson, U., Reif, J., Sedlacek, O., Horak, D., Robertson, R. J. & Lifjeld, J. T. (2013) Sperm competition in tropical versus temperate zone birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**.
- Albrecht, T., Kreisinger, J. & Pialek, J. (2006) The strength of direct selection against female promiscuity is associated with rates of extrapair fertilizations in socially monogamous songbirds. *American Naturalist*, **167**, 739-744.
- Arnqvist, G. & Kirkpatrick, M. (2005) The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: The strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *American Naturalist*, **165**, S26-S37.
- Benett, P. M., Owens, I. P. F. (2002) *Evolutionary Ecology of Birds: Life History, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford, 278.
- Birkhead, T. R. (2010) How stupid not to have thought of that: post-copulatory sexual selection. *Journal of Zoology*, **281**, 78-93.
- Birkhead, T. R., Johnson, S. D. & Nettleship, D. N. (1985) Extra-pair matings and mate guarding in the common murre *Uria aalge*. *Animal Behaviour*, **33**, 608-619.
- Birkhead, T. R., Møller A. P. (1992) *Sperm Competition in Birds*. Academic Press, London, 826.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T. (2002) Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, **3**, 262-273.
- Birkhead, T. R., Veiga, J. P. & Møller, A. P. (1994) Male sperm reserves and copulation behavior in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **256**, 247-251.
- Brennan, P. L. R., Prum, R. O., McCracken, K. G., Sorenson, M. D., Wilson, R. E. & Birkhead, T. R. (2007) Coevolution of Male and Female Genital Morphology in Waterfowl. *Plos One*, **2**.
- Briskie, J. V. & Montgomerie, R. (1997) Sexual selection and the intromittent organ of birds. *Journal of Avian Biology*, **28**, 73-86.
- Briskie, J. V., Montgomerie, R. & Birkhead, T. R. (1997) The evolution of sperm size in birds. *Evolution*, **51**, 937-945.
- Brooks, R. & Kemp, D. J. (2001) Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 308-313.

- Brouwer, L., Barr, I., van de Pol, M., Burke, T., Komdeur, J. & Richardson, D. S. (2010) MHC-dependent survival in a wild population: evidence for hidden genetic benefits gained through extra-pair fertilizations. *Molecular Ecology*, **19**, 3444-3455.
- Brown, J. L. (1997) A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, **8**, 60-65.
- Cezilly, F. & Nager, R. G. (1995) Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **262**, 7-12.
- Charmantier, A., Blondel, J., Perret, P. & Lambrechts, M. M. (2004) Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology*, **35**, 524-532.
- Cockburn, A. (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1375-1383.
- Coker, C. R., McKinney, F., Hays, H., Briggs, S. V. & Cheng, K. M. (2002) Intromittent organ morphology and testis size in relation to mating system in waterfowl. *Auk*, **119**, 403-413.
- Darwin, C. R. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London, 864.
- Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S. & Kempenaers, B. (2003) Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 2057-2063.
- Dias, R. I., Oliveira, R. F., Podos, J. & Macedo, R. H. (2014) The importance of novelty: Male-female interactions among blue-black grassquits in captivity. *Behavioural Processes*, **103**, 211-217.
- Diemer, T., Weidner, W., Michelmann, H. W., Schiefer, H. G., Rován, E. & Mayer, F. (1996) Influence of *Escherichia coli* on motility parameters of human spermatozoa in vitro. *International Journal of Andrology*, **19**, 271-277.
- Dreiss, A. N., Navarro, C., de Lope, F. & Møller, A. P. (2008) Effects of an immune challenge on multiple components of song display in barn swallows *Hirundo rustica*: Implications for sexual selection. *Ethology*, **114**, 955-964.
- Dreiss, A. N., Silva, N., Richard, M., Moyon, F., They, M., Møller, A. P. & Danchin, E. (2008) Condition-dependent genetic benefits of extrapair fertilization in female blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1814-1822.
- Edler, R. & Friedl, T. W. P. (2008) Within-pair young are more immunocompetent than extrapair young in mixed-paternity broods of the red bishop. *Animal Behaviour*, **75**, 391-401.
- Elgert, K. (1996) *Immunology: Understanding the Immune System*. Wiley & Liss, New York, USA
- Eliassen, S. & Kokko, H. (2008) Current analyses do not resolve whether extra-pair paternity is male or female driven. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1795-1804.
- Ferree, E. D., Dickinson, J., Rendell, W., Stern, C. & Porter, S. (2010) Hatching order explains an extrapair chick advantage in western bluebirds. *Behavioral Ecology*, **21**, 802-807.

- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J. T., Kempenaers, B. (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 425, 714-717.
- Forsman, A. M., Vogel, L. A., Sakaluk, S. K., Johnson, B. G., Masters, B. S., Johnson, L. S. & Thompson, C. F. (2008) Female house wrens (*Troglodytes aedon*) increase the size, but not immunocompetence, of their offspring through extra-pair mating. *Molecular Ecology*, 17, 3697-3706.
- Forstmeier, W. & Ellegren, H. (2010) Trisomy and triploidy are sources of embryo mortality in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 2655-2660.
- Forstmeier, W., Kempenaers, B., Meyer, A. & Leisler, B. (2002) A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269, 1479-1485.
- Forstmeier, W., Martin, K., Bolund, E., Schielzeth, H. & Kempenaers, B. (2011) Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 10608-10613.
- Forsmeier, W., Nakagawa, S., Griffith, S. C., Kempenaers, B. (2014) Female extra-pair mating: adaptation or genetic constraint?. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 456-464.
- Fossoy, F., Johnsen, A. & Lifjeld, J. T. (2008) Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine. *Evolution*, 62, 145-156.
- Freed, L. A. (1987) The long-term pair bond of tropical house wrens - advantage or constraint. *American Naturalist*, 130, 507-525.
- Friedl, T. W. P. & Klump, G. M. (2005a) Extrapair fertilizations in red bishops (*Euplectes orix*): Do females follow conditional extrapair strategies? *Auk*, 122, 57-70.
- Friedl, T. W. P. & Klump, G. M. (2005b) Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour*, 70, 1141-1154.
- Garvin, J. C., Abroe, B., Pedersen, M. C., Dunn, P. O. & Whittingham, L. A. (2006) Immune response of nestling warblers varies with extra-pair paternity and temperature. *Molecular Ecology*, 15, 3833-3840.
- Gohli, J., Anmarkrud, J. A., Johnsen, A., Kleven, O., Borge, T. & Lifjeld, J. T. (2013) Female promiscuity is positively associated with neutral and selected genetic diversity in passerine birds. *Evolution*, 67, 1406-1419.
- Grafen, A. (1980) Opportunity costs, benefit and degree of relatedness. *Animal Behaviour*, 28, 967-968.
- Gray, E. M. (1997) Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour*, 53, 605-623.
- Griffin, A. S., Alonzo, S. H. & Cornwallis, C. K. (2013) Why Do Cuckolded Males Provide Paternal Care? *Plos Biology*, 11.
- Griffith, S. C. (2007) The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: Neglected components of direct and indirect selection. *American Naturalist*, 169, 274-281.

- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Thuman, K. A. (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195-2212.
- Griffith, S. C., Stewart, I. R. K., Dawson, D. A., Owens, I. P. F. & Burke, T. (1999) Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an 'island effect'? *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 303-316.
- Halliday, T. & Arnold, S. J. (1987) Multiple mating by female – a perspective from quantitative genetics. *Animal Behaviour*, **35**, 939-941.
- Hamilton, W. D. (1964) Genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-&.
- Hamilton, W. D. (1990) Mate choice near or far. *American Zoologist*, **30**, 341-352.
- Hasselquist, D., Bensch, S. & vonSchantz, T. (1996) Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, **381**, 229-232.
- Helfenstein, F., Wagner, R. H. & Danchin, E. (2003) Sexual conflict over sperm ejection in monogamous pairs of kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, 370-376.
- Hunter, F. M., Burke, T., Watts, S. E. (1992) Frequent copulation as a method of paternity assurance in the northern fulmar. *Animal Behaviour*, **44**, 149-156.
- Jennions, M. D. & Petrie, M. (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, **75**, 21-64.
- Johnsen, A., Andersen, V., Sunding, C. & Lifjeld, J. T. (2000) Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature*, **406**, 296-299.
- Jones, R. B. & Roper, T. J. (1997) Olfaction in the domestic fowl: A critical review. *Physiology & Behavior*, **62**, 1009-1018.
- Kempenaers, B. (2009) Behavioural Ecology: Cuckolder Eggs Come First. *Current Biology*, **19**, R364-R366.
- Kempenaers, B. & Sheldon, B. C. (1996) Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? *Animal Behaviour*, **51**, 1165-1173.
- Kempenaers, B., Verheyren, G. R. & Dhondt, A. A. (1997) Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, **8**, 481-492.
- Kleven, O., Jacobsen, F., Izadnegahdar, R., Robertson, R. J. & Lifjeld, J. T. (2006) No evidence of paternal genetic contribution to nestling cell-mediated immunity in the North American barn swallow. *Animal Behaviour*, **71**, 839-845.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D. & Morley, J. (2003) The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 653-664.
- Kokko, H. & Morrell, L. J. (2005) Mate guarding, male attractiveness, and paternity under social monogamy. *Behavioral Ecology*, **16**, 724-731.

- Kong, A., Frigge, M. L., Masson, G., Besenbacher, S., Sulem, P., Magnusson, G., Gudjonsson, S. A., Sigurdsson, A., Jonasdottir, A., Jonasdottir, A., Wong, W. S. W., Sigurdsson, G., Walters, G. B., Steinberg, S., Helgason, H., Thorleifsson, G., Gudbjartsson, D. F., Helgason, A., Magnusson, O. T., Thorsteinsdottir, U. & Stefansson, K. (2012) Rate of de novo mutations and the importance of father's age to disease risk. *Nature*, **488**, 471-475.
- Krist, M. & Munclinger, P. (2011) Superiority of extra-pair offspring: maternal but not genetic effects as revealed by a mixed cross-fostering design. *Molecular Ecology*, **20**, 5074-5091.
- Krokene, C., Rigstad, K., Dale, M. & Lifjeld, J. T. (1998) The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology*, **9**, 649-656.
- Lack, D. (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen Ltd, London.
- Lens, L., VanDongen, S., VandenBroeck, M., Van Broeckhoven, C. & Dhondt, A. A. (1997) Why female crested tits copulate repeatedly with the same partner: Evidence for the mate assessment hypothesis. *Behavioral Ecology*, **8**, 87-91.
- Lifjeld, J. T., Laskemoen, T., Fossoy, F., Johnsen, A. & Kleven, O. (2007) Functional infertility among territorial males in two passerine species, the willow warbler *Phylloscopus trochilus* and the bluethroat *Luscinia svecica*. *Journal of Avian Biology*, **38**, 267-272.
- Lombardo, M. P., Thorpe, P. A. & Power, H. W. (1999) The beneficial sexually transmitted microbe hypothesis of avian copulation. *Behavioral Ecology*, **10**, 333-337.
- Macedo, R. H., Karubian, J. & Webster, M. S. (2008) Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *Auk*, **125**, 769-777.
- Magrath, M. J. L., Vedder, O., van der Velde, M. & Komdeur, J. (2009) Maternal Effects Contribute to the Superior Performance of Extra-Pair Offspring. *Current Biology*, **19**, 792-797.
- Magrath, R. D. (1991) Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 335-351.
- Mays, H. L., Jr., Albrecht, T., Liu, M. & Hill, G. E. (2008) Female choice for genetic complementarity in birds: a review. *Genetica*, **134**, 147-158.
- Mckinney, F., Everts, S. (1998) Sexual coercion in waterfowl and other birds. *Ornithological Monographs*, 163-195.
- Møller, A. P. (1987) Mate guarding in the swallow *Hirundo rustica* – an experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **21**, 119-123.
- Møller, A. P. (2000) Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, **11**, 161-168.
- Moreno, J., Martinez, J. G., Gonzalez-Braojos, S., Ruiz-de-Castaneda, R., Cantarero, A. & Sanchez-Tojar, A. (2013) Extra-pair matings, context-dependence and offspring quality: a brood manipulation experiment in pied flycatchers. *Behaviour*, **150**, 359-380.
- Neff, B. D. & Pitcher, T. E. (2005) Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, **14**, 19-38.
- Negro, J. J. & Grande, J. M. (2001) Territorial signalling: a new hypothesis to explain frequent copulation in raptorial birds. *Animal Behaviour*, **62**, 803-809.

- Neudorf, D. L., Ziolkowski, D. J., Nolan, V., Ketterson, E. D. (2002) Testosterone manipulation of male attractiveness has no detectable effect on female home-range size and behavior during the fertile period. *Ethology*, **108**, 713-726.
- Nevitt, G. A. (2000) Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: Life at high Reynolds numbers. *Biological Bulletin*, **198**, 245-253.
- Nowak, M. A., Tarczyhornoch, K. & Austyn, J. M. (1992) The optimal number of major histocompatibility complex – molecules in an individual. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **89**, 10896-10899.
- O'Brien, E. L. & Dawson, R. D. (2007) Context-dependent genetic benefits of extra-pair mate choice in a socially monogamous passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 775-782.
- Oh, K. P. & Badyaev, A. V. (2006) Adaptive genetic complementarity in mate choice coexists with selection for elaborate sexual traits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1913-1919.
- Owens, I. P. F. & Hartley, I. R. (1998) Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**, 397-407.
- Penn, D. & Potts, W. K. (1998) Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 391-396.
- Penn, D. J. & Potts, W. K. (1999) The evolution of mating preferences and major histocompatibility complex genes. *American Naturalist*, **153**, 145-164.
- Perrins, C. M. (1965) Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*, **34**, 601–647.
- Petrie, M. & Kempenaers, B. (1998) Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 52-58.
- Piertney, S. B. & Oliver, M. K. (2006) The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity*, **96**, 7-21.
- Pitcher, T. E., Dunn, P. O. & Whittingham, L. A. (2005) Sperm competition and the evolution of testes size in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 557-567.
- Pizzari, T. & Birkhead, T. R. (2000) Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, **405**, 787-789.
- Poiani, A. (2006) Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 289-310.
- Poiani, A. (2010) Do Cloacal Pathogenic Microbes Behave as Sexually Transmitted Parasites in Birds?. *The open ornithology journal*, **3**, 72-85.
- Promerova, M., Vinkler, M., Bryja, J., Polakova, R., Schnitzer, J., Munclinger, P. & Albrecht, T. (2011) Occurrence of extra-pair paternity is connected to social male's MHC-variability in the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Journal of Avian Biology*, **42**, 5-10.
- Pryke, S. R., Rollins, L. A. & Griffith, S. C. (2010) Females Use Multiple Mating and

- Genetically Loaded Sperm Competition to Target Compatible Genes. *Science*, **329**, 964-967.
- Puurtinen, M., Ketola, T. & Kotiaho, J. S. (2009) The Good-Genes and Compatible-Genes Benefits of Mate Choice. *American Naturalist*, **174**, 741-752.
- Rowe, M., Czirjak, G. A., McGraw, K. J. & Giraudeau, M. (2011) Sexual ornamentation reflects antibacterial activity of ejaculates in mallards. *Biology Letters*, **7**, 740-742.
- Saino, N., Galeotti, P., Sacchi, R. & Møller, A. P. (1997) Song and immunological condition in male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology*, **8**, 364-371.
- Saino, N. & Møller, A. P. (1995) Testosterone induced depression of male parental behavior in the barn swallow – female compensation and effects on seasonal fitness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **36**, 151-157.
- Shuster, S. M., Wade, M. J. (2003) Mating system and strategies. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, 552.
- Schmoll, T. (2011) A review and perspective on context-dependent genetic effects of extra-pair mating in birds. *Journal of Ornithology*, **152**, 265-277.
- Schmoll, T., Dietrich, V., Winkel, W., Epplen, J. T., Schurr, F. & Lubjuhn, T. (2005) Paternal genetic effects on offspring fitness are context dependent within the extrapair mating system of a socially monogamous passerine. *Evolution*, **59**, 645-657.
- Schmoll, T., Schurr, F. M., Winkel, W., Epplen, J. T. & Lubjuhn, T. (2007) Polyandry in coal tits *Parus ater*: fitness consequences of putting eggs into multiple genetic baskets. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1115-1125.
- Sheldon, B. C. (1993) Sexually-transmitted disease in birds – occurrence and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **339**, 491-497.
- Sheldon, B. C. (1994) Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **257**, 25-30.
- Sheldon, B. C. (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 397-402.
- Smith, G. & Dobson, A. P. (1992) Sexually-transmitted diseases in animals. *Parasitology Today*, **8**, 159-166.
- Smith, J. M. (1977) Parental investment – prospective analysis. *Animal Behaviour*, **25**, 1-9.
- Smith, S. B., Webster, M. S. & Holmes, R. T. (2005) The heterozygosity theory of extra-pair mate choice in birds: a test and a cautionary note. *Journal of Avian Biology*, **36**, 146-154.
- Spottiswoode, C. & Møller, A. P. (2004) Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology*, **15**, 41-57.
- Strandh, M., Westerdahl, H., Pontarp, M., Canback, B., Dubois, M.-P., Miquel, C., Taberlet, P. & Bonadonna, F. (2012) Major histocompatibility complex class II compatibility, but not class I, predicts mate choice in a bird with highly developed olfaction. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **279**, 4457-4463.

- Stutchbury, B. J. & Robertson, R. J. (1988) Within-season and age-related patterns of reproductive-performance in female tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **66**, 827-834.
- Suter, S. M., Keiser, M., Feignoux, R. & Meyer, D. R. (2007) Reed bunting females increase fitness through extra-pair mating with genetically dissimilar males. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 2865-2871.
- Tarvin, K. A., Webster, M. S., Tuttle, E. M. & Pruett-Jones, S. (2005) Genetic similarity of social mates predicts the level of extrapair paternity in splendid fairy-wrens. *Animal Behaviour*, **70**, 945-955.
- Thrall, P. H., Antonovics, J. & Dobson, A. P. (2000) Sexually transmitted diseases in polygynous mating systems: prevalence and impact on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **267**, 1555-1563.
- Trivers, R. L. (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (campbell B, ed), Aldine Publishing Company, Chicago, 136-179.
- Tryjanowski, P. & Hromada, M. (2005) Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations? *Animal Behaviour*, **69**, 529-533.
- Valera, F., Hoi, H. & Kristin, A. (2003) Male shrikes punish unfaithful females. *Behavioral Ecology*, **14**, 403-408.
- Varian-Ramos, C. W. & Webster, M. S. (2012) Extrapair copulations reduce inbreeding for female red-backed fairy-wrens, *Malurus melanocephalus*. *Animal Behaviour*, **83**, 857-864.
- Vedder, O., Komdeur, J., van der Velde, M., Schut, E. & Magrath, M. J. L. (2011) Polygyny and extra-pair paternity enhance the opportunity for sexual selection in blue tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 741-752.
- Webster, M. S., PruettJones, S., Westneat, D. F. & Arnold, S. J. (1995) Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution*, **49**, 1147-1157.
- Westerdahl, H. (2007) Passerine MHC: genetic variation and disease resistance in the wild. *Journal of Ornithology*, **148**, S469-S477.
- Westneat, D. F. & Birkhead, T. R. (1998) Alternative hypotheses linking the immune system and mate choice for good genes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**, 1065-1073.
- Westneat, D. F. & Sherman, P. W. (1993) Parentage and the evolution of parentel behavior. *Behavioral Ecology*, **4**, 66-77.
- Westneat, D. F., Sherman, P. W. & Morton, M. L. (1990) The ecology and evolution of extra-pair copulations of bird. *Current ornithology*, **7**, 331-369.
- Westneat, D. F. & Stewart, I. R. K. (2003) Extra-pair paternity in birds: Causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 365-396.
- Wetton, J. H., Carter, R. E., Parkin, D. T. & Walters, D. (1987) Demographic study of a wild house sparrow population by DNA fingerprinting. *Nature*, **327**, 147-149.

- Wetton, J. H. & Parkin, D. T. (1991) An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **245**, 227-233.
- Wetzel, D. P. & Westneat, D. F. (2009) Heterozygosity and extra-pair paternity: biased tests result from the use of shared markers. *Molecular Ecology*, **18**, 2010-2021.
- Whittingham, L. A. & Dunn, P. O. (2005) Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behavioral Ecology*, **16**, 138-144.
- Wolf, L. L. (1975) Prostitution behavior in a tropical hummingbird. *Condor*, **77**, 140-144.
- Wolff, J. O. & Macdonald, D. W. (2004) Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 127-134.
- Zeh, J. A. & Zeh, D. W. (1997) The evolution of polyandry .2. Post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **264**, 69-75.
- Zelano, B. & Edwards, S. V. (2002) An Mhc component to kin recognition and mate choice in birds: Predictions, progress, and prospects. *American Naturalist*, **160**, S225-S237.