

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Josefína Záleská

Prodloužená ocasní pera a jejich role v pohlavním výběru u
ptáků

Elongated tail feathers and their role in sexual selection in
birds

Bakalářská práce

Školitel: prof. Tomáš Albrecht

Praha 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a sama 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 14.8.2020

Josefína Záleská

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Tomáši Albrechtovi za obrovskou vstřícnost, shovívavost a nekonečnou trpělivost, kterou se mnou od začátku do konce psaní této práce měl a také Romaně Michálkové za uklidňující slova a vědeckou podporu. Dále bych ráda poděkovala celé své rodině – svým rodičům, sestrám i babičkám za obrovskou podporu, kterou mi během celého studia poskytovali. Především bych však chtěla poděkovat svému příteli Janu Farkačovi, který mi byl při psaní této práce nenahraditelnou oporou a prožíval se mnou všechny chvíle zoufalství i radosti z každé napsané věty. Děkuji.

Abstrakt

Prodloužená ocasní a nadocasní pera ptáků jsou brána jako exemplární příklad extravagantních sekundárních pohlavních znaků vzniklých v pohlavním výběru skrze samičí volbu. Tendence samic preferovat samce s co nejvyvinutějšími ornamenty může být vysvětlena pozitivní genetickou korelací mezi preferencí a ornamentem. Alternativně může vyvinutý ornament indikovat dobrou kondici a dědičnou viabilitu samce, a samice tak volbou ornamentovanějšího samce volí „dobré geny“ pro své potomky. Pohlavní ornamenti mohou mít řadu negativních efektů na různé aspekty jedincova života, vyvážením těchto nevýhod by měl být zvýšený reprodukční úspěch ornamentovaných samců. Cílem této práce bude shrnout dosavadní poznatky o roli ocasních ornamentů v pohlavním výběru u ptáků, s ohledem na jejich vliv na viabilitu a atraktivitu samce v různých párovacích systémech. Tato práce poskytuje názorný přehled výskytů prodloužených ocasních per u ptáků a souhrn dostupné evidence fitness benefitů spojených s prodlouženými ocasními pery samců. Navzdory velkému zájmu o signalizační funkci ocasních ornamentů ptáků se většina výzkumu soustředí pouze na několik málo modelových druhů, s často neshodnými výsledky ohledně vztahu mezi prodlouženými ocasními pery a samčí atraktivitou.

Klíčová slova

Prodloužená ocasní pera, pohlavní výběr, vlaštovka obecná, ptáci, signalizace

Abstract

Elongated tail feathers and tail coverts of birds are used as a textbook example of exaggerated secondary sexual characters evolved through sexual selection via female choice. The female tendency to prefer males with the most elaborate ornaments can be explained on the basis of a positive genetic correlation between the preference and the ornament. Alternatively, an elaborated ornament can indicate good quality and heritable viability of the male and therefore, choosing the most ornamented male, the female chooses for „good genes“ for her offsprings. Sexual ornaments can impose negative effects on a different aspect of the individual's life. The compensation for these disadvantages should be enhanced reproductive success of the ornamented males. This thesis aims to summarize main findings of the role of elongated tail feathers in sexual selection in birds, concerning their effects on viability and attractiveness of males in different mating systems. It provides an illustrating overview of the occurrence of elongated tail feathers in birds, and puts together available evidence of fitness benefits associated with elongated tail feathers in males. Despite a pervasive interest in the signalling function of tail feather ornaments in birds, most research focuses on only a few model taxa, with often incongruent results as to the link between elongated tail feathers and male attractiveness.

Key words

Elongated tail feather, sexual selection, exaggerated sexual characters, barn swallow, birds, signalling

Obsah

1) Úvod	7
2) Hypotézy vysvětlující vznik extravagantních pohlavních znaků	9
2.1. Pářící preference a výběr partnera	9
2.1.1. Přímé výhody	9
2.1.2. Nepřímé výhody a vznik extravagantních pohlavních znaků.....	9
2.1.2.1. Fisherův proces (runaway selection)	10
2.1.2.2. Dobré geny a ornament coby indikátor kvality	10
3) Prodloužená ocasní pera jako pohlavní ornament	11
3.1. Ocasní ornamenty u druhohorních ptáků.....	11
3.2. Typy prodloužení ocasních per	12
3.3. Prodloužená ocasní pera u monomorfických druhů	13
3.4. Ocasní pera v námluvných rituálech	14
4) Vliv prodloužených ocasních per na fitness samce	15
4.1. Vliv na viabilitu.....	15
4.1.1. Vliv na lokomotorické schopnosti.....	15
4.1.2. Vliv na obstarávání potravy	16
4.1.3. Vliv na fyziologické funkce	17
4.1.3.1. Imunitní systém	17
4.1.3.1. Redoxní homeostáza.....	18
4.1.4. Vliv délky ocasních per na přežívání a její závislost na věku samce	18
4.2. Kompenzační znaky	19
5) Vliv prodloužených ocasních per na atraktivitu samce	20
5.1. Vliv prodloužených ocasních per na atraktivitu samce v různých párovacích systémech	20
5.1.1. Vztah ornamentace a párovacího systému	20
5.1.2. Polygamie	21
5.1.2.1. Párování v leku	21
5.1.2.2. “Teritoriální” polygamie	21
5.1.3. Monogamie.....	22
5.2. Příklady druhů, u nichž byl zkoumán vliv délky ocasních per na reprodukční úspěch	22
5.2.1. Modelový druh: vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	22
5.2.2. Ostatní druhy: korelativní studie	23
5.3. Příklady druhů, u nichž byl zkoumán vliv délky ocasních per na atraktivitu pomocí manip. experimentů	26
6) Závěr	29

1. Úvod

Pohlavní výběr spočívá v kompetici mezi jedinci stejného pohlaví o přístup k jedincům opačného pohlaví (“boj mezi samci o vlastnictví samic”, Darwin 1859) a operuje dvěma způsoby: skrze konkurenční boj mezi jedinci stejného pohlaví (intrasexuální kompetice) a skrze výběr sexuálního partnera na základě určitých preferencí (intersexuální kompetice) (Darwin 1871). V intrasexuální kompetici (neboť se většinou jedná o samce, používá se termín *male-male combat*) vznikají sekundární pohlavní znaky uplatňující se zvláště při souboji, jako je například paroží, rohy, kly, či výrazné zvětšení těla (Andersson 1994, Berglund 1996). Intersexuální kompetice (neboť je vybírající většinou samice, používá se termín *female choice*) zas dává vzniknout nápadným pohlavním znakům sloužícím k atrakci sexuálního partnera, tzv. ornamentům či ozdobám, jako je například výrazné zbarvení kůže či peří, různé kožovité přívěsky, závojnate ploutve či prodloužená ocasní pera (Savalli 1995).

Právě ocasní ornamenty ptáků sloužily ve výzkumu pohlavního výběru jako klasický příklad extravagantních pohlavních znaků. Již tradičně bývá v tomto kontextu zmiňována nádherně zdobená ”vlečka” ocasních krovek páva korunkatého (*Pavo cristatus*) či neuvěřitelná diverzita ocasních ozdob novoguinejských rajek (*Paradisaeidae*) (Irestedt *et al.* 2009). Intenzivní zájem o problematiku vzniku excesivních pohlavních znaků byl nastartován kontroverzní hypotézou A. Zahaviho (Kotiaho & Puurtinen 2007), že samčí pohlavní ornamenty představují pro své nositele handicap v přežití, skrze nějž signalizují samicím svou genetickou kvalitu a dobrou kondici, která jim umožňuje i s daným handicapem přežít (Zahavi 1975). V reakci na hypotézu principu handicapu (*Handicap principle*) byla rozvinuta řada teorií a modelů snažících se objasnit původ a roli těchto často velmi bizarních ornamentů či ozdob. Nejvýznamnější hypotézy týkající se vzniku excesivních pohlavních ornamentů budou představeny v první kapitole této práce.

Prodloužená ocasní pera, popř. prodloužené ocasní krovky, můžeme najít u mnoha druhů ptáků napříč různými řády a párovacími sociálními systémy (Winqvist & Lemon 1994). Jako pohlavní ornament jsou chápány především u pohlavně dimorfních druhů, kde se prodloužená ocasní pera vyskytují (či jsou výrazně prodloužena) pouze u jednoho pohlaví (Savalli 1995). Některé studie naznačují, že i v případě pohlavně monomorfních druhů, kde jsou ocasní pera prodloužena u obou pohlaví obdobně, mohlo k jejich prodloužení dojít taktéž pod vlivem pohlavního výběru skrze oboustrannou preferenci pro tento znak (Jones & Hunter

1993; Fitzpatrick 1997). Druhy ocasních ornamentů a příklady jejich výskytu u zástupců různých řádů ptáků budou představeny v kapitole 2.

Tvorba i udržování pohlavních ornamentů jsou považovány za nákladné a mohou mít negativní dopad na různé aspekty života ornamentovaného jedince (Husak & Swallow 2011). Prodloužení ocasních per ovlivňuje jejich aerodynamickou funkci, čímž může například snižovat efektivitu v obstarávání potravy (Møller 1989). Energetický a metabolický výdaj spojený s nadoptimální délkou per zase může znamenat omezení zdrojů pro důležité fyziologické procesy. Zkoumání negativního vlivu ornamentace na viabilitu jedince může ukázat, nakolik může ornament poctivě signalizovat kvalitu jedince, která může být důležitým vodítkem v samičím výběru. Shrnutí poznatků o vlivu prodloužených ocasních per na viabilitu samce bude tématem třetí kapitoly.

Význam prodloužených ocasních per samce pro samičí volbu partnera byl zkoumán u zástupců různých párovacích systémů a reprodukčních strategií, na základě čehož vznikla řada korelativních i experimentálních studií. Cílem poslední kapitoly této práce bude pojednat o roli prodloužených ocasních per v kontextu různých párovacích systémů a představit modelové druhy a příslušné studie, které se vlivem prodloužených ocasních per na atraktivitu samce zabývaly.

2. Hypotézy vysvětlující vznik extravagantních pohlavních znaků

2.1. Pářící preference a výběr partnera

S určitým zjednodušením je možné modely vysvětlující pářící preference rozdělit do dvou hlavních kategorií: modely volby partnera na základě přímých výhod (*direct benefits*) a modely volby na základě nepřímých výhod (*indirect benefits*) (Jones and Ratterman 2009).

2.1.1. Přímé výhody

Přímými výhodami rozumíme ty, které bezprostředně ovlivňují fitness samice, například v podobě zvýšené rodičovské péče samce (schopnost obstarat dostatek kvalitní potravy pro inkubující samici či mláďata, nebo ochrana samice na hnízdě), hnízdního teritoria s dostatkem potravy, nebo absence přenosných parazitů či infekcí (Møller & Jennions 2001). V tomto případě by měly samice preferovat ty znaky, které indikují některé z těchto výhod (Andersson & Simmons 2006). Délka ocasu je například spojena s vysokou teritorialitou a dominancí u některých samců vlhovce velkoocasého (*Quiscalus mexicanus*), přičemž tito teritoriální samci jsou také reprodukčně výrazně úspěšnější než samci bez teritoria (Johnson 2000).

2.1.2. Nepřímé výhody a vznik extravagantních pohlavních znaků

Modely volby partnera na základě nepřímých výhod předpokládají situaci, že volba partnera nemá na vybírající samici bezprostřední vliv a benefit její volby spočívá ve zvýšení fitness jejich potomků: buď pouze na základě jejich atraktivity (*“sexy-son” hypothesis*), nebo na základě zvýšení jejich viability či fekundity (*“good-genes hypothesis”*) (Higginson 2009). Právě těmito modely bývá nejčastěji vysvětlován vznik extravagantních ornamentů a v zásadě je můžeme kategorizovat do dvou hlavních skupin: modely vycházející z mechanismu Fisherova procesu (*runaway selection; “sexy-son” hypothesis*) a modely označované jako modely “dobrých genů” (Savalli, 1995) či mechanismu indikátoru (*“good-genes” models; indicator mechanism*).

Oba mechanismy se však v zásadě nevylučují a byly podniknuty i snahy sestavit sjednocující model, v němž tyto mechanismy představují jen dva různé způsoby, jak může pohlavní výběr za různých podmínek operovat (Kokko *et al.* 2002).

2.1.2.1. Fisherův proces (runaway selection)

Mechanismus Fisherova procesu (Fisher 1915, 1930) spočívá ve vytvoření pozitivní genetické korelace mezi samčím sekundárním pohlavním znakem a samičí preferencí pro tento znak. Na počátku přitom může tento znak představovat nějakou, byť i nepatrnou výhodu získanou přirozeným výběrem a sloužit jako index kvality samce (Fisher 1915). Potomci samce s tímto znakem a samice s preferencí pro tento znak, pak ponесou jak geny kódující tento znak, tak geny kódující preferenci pro něj. Na základě této korelace bude vývoj ornamentu i síla preferencí rapidně eskalovat, a to až do té doby, než budou výhody plynoucí z reprodukčního úspěchu vyváženy negativními efekty ornamentu na přežívání (Andersson 1986). Vysvětlení samičích preferencí pro ornament, který (již) nijak neindikuje kvalitu jedince a dává jejím potomkům čistě jen reprodukční výhodu založenou na atraktivitě nikoliv viabilitě, bývá označováno jako hypotéza “sexy-syna” (“*sexy-son*” hypothesis) (Weatherhead and Raleigh, 1979).

2.1.2.2. Dobré geny a ornament coby indikátor kvality

Podle teorie “dobrých genů” je exprese ornamentu kondičně závislá a reflektuje dědičnou viabilitu a celkovou kvalitu daného jedince. Potomci tak dostanou “do vínku” jak vyšší viabilitu a genetickou kvalitu, tak reprodukční výhodu spojenou s expresí ornamentu, který tuto genetickou kvalitu signalizuje. V základě většiny modelů “dobrých genů” stojí předpoklad, že pohlavní ornamenty jsou pro svého nositele nákladné, a že právě nákladnost ornamentu zaručuje čestnost signalizace jeho kvality (Kotiaho 2001).

Podle teorie navržené A. Zahavim (1975, 1977), známé jako “Princip handicapu” (*Handicap principle*), jsou pohlavní ornamenty jsou pro svého nositele handicap, které lze vnímat jako určitý test: pouze ten nejkvalitnější a nejzdatnější jedinec tímto testem projde a dokáže i s handicapem přežít (Zahavi 1975). Perfektně vyvinutý ornament je tedy pro samici jakýmsi nefalšovatelným vysvědčením, že právě tento samec složil zkoušku na výbornou, a že tedy disponuje vynikajícím genotypem (Grafen 1990).

Dobře vyvinutý ornament může dále signalizovat genetickou rezistenci vůči parazitům (Hamilton & Zuk 1982) nebo věk jedince, a tedy i jeho schopnost přežívání (Manning 1985, 1989; Kokko 1998).

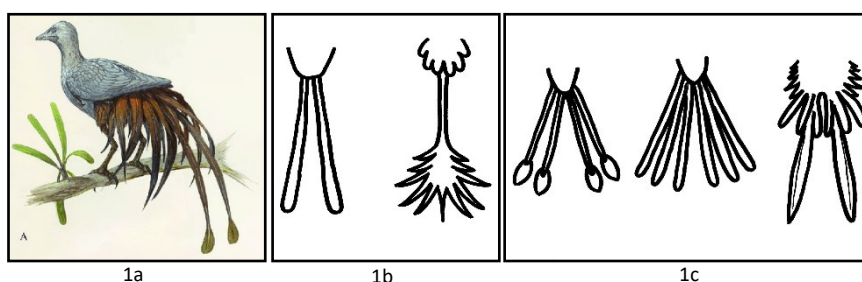
3. Prodloužená ocasní pera jako pohlavní ornament

Termín pohlavní ornament vymežíme k označení sekundárního pohlavního znaku, který vznikl skrze pohlavní výběr a slouží k atrakci sexuálního partnera. Za pohlavní ornament můžeme víceméně s jistotou označit prodloužená ocasní pera u pohlavně dimorfních druhů, kde k prodloužení došlo pouze u jednoho pohlaví (většinou samec), přičemž u druhého pohlaví tento znak úplně chybí, nebo je přítomen v menším rozsahu (Cuervo & Møller 1999).

Figuruje-li určitý znak v pohlavním výběru, může ukázat srovnání jeho variability s variabilitou ostatních morfologických znaků, nebo prokázání kauzálního vztahu mezi jeho variabilitou a úspěchem v páření (Scordato & Safran 2014).

3.1. Ocasní ornamente u druhohorních ptáků

Extravagantní ocasní ozdoby nemusí představovat pouze evoluční novinku současných ptáků. Některé fosilní nálezy primitivních ptáků z období křídý ukazují na značnou morfologickou diverzitu prodloužených ocasů či ocasních per, připomínajících ocasní ornamente recentních druhů, o nichž se spekuluje, že mohly vzniknout pohlavním výběrem (O'Connor et al. 2013, Knell et al. 2013) (obr. 1a). Příkladem mohou být dvě prodloužená centrální ocasní pera *Confuciusornis* (125-120 mil.) (obr. 1b), či různorodé ocasní morfy některých druhů řádu Enantiornithes (131-66 mil.) (obr. 1c) (Xiaoting et al. 2017).

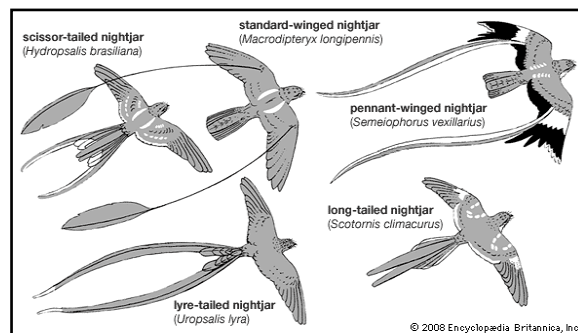


Obr. 1: Ztvárnění možné podoby druhohorního ptáka *Feitianus paradisi*. (Rothman 2017) (1a); schematické zobrazení různých ocasních morfologií druhohorních ptáků (zleva): *Confuciusornis*, *Jeholornis* (1b); **Enantiornithes**: *Paraprotopteryx*, *Shanweinia*, *Feitianus* (1c). Na základě ilustrace Alberta Clawa¹

¹ <https://twitter.com/albertonykus/status/828364563095678976/photo/1>

3.2. Typy prodloužení ocasních per

Na základě toho, jaká a jak jsou v ocasním ornamentu prodloužena jednotlivá pera, můžeme vytyčit několik základních typů ozdobných ocasů (Fitzpartick 1999): (a) hluboce vidličnatý, (b) lyrovitý, (c) jehlicovitý (*pin tail*) či stužkovitý (*ribbon tail*), (d) graduální a (e) “vlajkovitý” (*racket tail*). Ocasní ornament může být tvořen také modifikací ocasních krovek (f). V rámci řádů i jednotlivých čeledí se může vyskytovat vícero ornamentálních typů ocasu (obr. 2).



Obr. 2: různé typy prodloužených per v rámci čeledi *Caprimulgidae* (4a)²

Následující příklady druhů byly čerpány z internetové databáze *birdsoftheworld.org*.

² Zdroj: <https://www.britannica.com/animal/lyre-tailed-nightjar>

- (a) hluboce vidličnatý:** výrazně prodloužena jsou krajní pera. Klasickým příkladem je ocas vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a dalších rodů čeledi *Hirundinidae* (*Hirundo*: *H. atrocaerulea*, *H. smithii*; *Cecrops*: *C. cucullata*, *C. abyssinica*, *C. semirufa*; *Psalidoprocne*: *P. obscura*, *P. pristoptera*). Můžeme jej nalézt také u čeledi *Tyrannidae* (*Tyrannus savana*, *Tyrannus forficatus*), *Coraciidae* (*Coracias abyssinicus*), *Trochilidae* (*Agelaiocercus kingi*) či *Caprimulgidae* (*Hydropsalis torquata*, *Hydropsalis brasiliensis*).
- (b) lyrovitý:** ornamentální pera zahnutá do tvaru *lyry*. Exemplárním příkladem druhu s tímto typem ocasního ornamentu je lyrochvost nádherný (*Menura novaehollandiae*; Passeriformes), dále jej můžeme najít u tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*; Galliformes) či lelka lyroocasého (*Uropsalis lyra*; Caprimulgiformes).
- (c) jehlicovitý či stužkovitý (*pin-tail*, *ribbon-tail*):** výrazně prodloužena jsou centrální pera. Lze nalézt napříč mnoha různými řády: **Anseriformes** (*Clangula hyemalis*, *Anas acuta*), **Pteroclidiformes** (*Syrnhaptis paradoxus*), **Charadriiformes** (*Hydrophasianus chirurgus*), **Psittaciformes** (*Psittacula longicauda*), **Coraciiformes** (*Tanysiptera sylvia*, *Merops orientalis*), **Passeriformes** (*Terpsiphone paradisi*, *Nectarinia johnstoni*, *Astrapia nigra*, aj.).
- (d) graduální:** pera stupňovitě prodloužena směrem ke středu. Příkladem může být ocas bažanta obecného (*Phasianus colchicus*), vidy kohoutí (*Euplectes progne*) či vlvhovec velkoocasého (*Quiscalus mexicanus*).
- (e) vlajkovitý (*racket tail*):** prodloužena 2 (zcela či částečně) “ztenčená” středová nebo krajní pera, na konci vlajkovitě či lopatkovitě rozšířena. Můžeme nalézt například u dronga vlajkového (*Dicrurus paradiseus*), kolibříka podivuhodného (*Loddigesia mirabilis*), mandelíka široocasého (*Coracias spatulatus*), ledňáčka hedvábného (*Tanysiptera galatea*) či papoušků rodu *Prioniturus*.
- (f) ocasní krovky:** prodloužena jsou nadocasní pera. Klasickým příkladem jsou vlečky pávů rodu *Pavo* (*P. cristatus*, *P. muticus*). Dále je můžeme najít u kvesala chocholatého (*Pharomachrus mocinno*) a kvesala pavího (*Pharomachrus pavoninus*).

3.3. Prodloužená ocasní pera u monomorfických druhů

Prodloužená ocasní pera některých výše zmíněných typů lze nalézt také u pohlavně monomorfických druhů. Dlouhé graduální ocasy jsou například typické pro téměř všechny rody “strak” (*Pica*, *Dendrocitta*, *Crypsirina*, *Cyanopica*, *Urocissa*), celý řád myšáků (*Coliiformes*) a

mnoho druhů papoušků. Vlajkovitý tvar je zase relativně typickým znakem momotovitých³ (*Momotidae*).

Oboustranná preference pro neporušená ocasní pera byla prokázána u straky obecné (*Pica pica*) (Fitzpatrick 1997) a na základě délky ocasu patrně dochází k výběru partnera u obou pohlaví faetona červenoocasého (*Phaethon rubricauda*) (Boland *et al.* 2004). U momota skořicovobřichého (*Eumomota superciliosa*) byla délka ocasních per pozitivně spojena pouze s reprodukčním úspěchem samce, délka samičích per však nikoliv (Murphy 2007).

3.4. Ocasní pera v námluvních rituálech

Minimálně u 80-ti % druhů ptáků západního palearktu byly pozorovány projevy předvádění ocasních per (*tail displays*), přičemž byla zjištěna i silná pozitivní asociace těchto předvádění s délkou per (Fitzpatrick 1999). Může se jednat například o rozevírání a zvedání ocasu, třepotání či natřásání. Tyto projevy mohou být směřovány i vůči jedincům stejného pohlaví či možným predátorům (což vypovídá o signalizační funkci ocasu obecně) (Bitton & Doucet 2014). Nápadné jsou však zejména v námluvních rituálech či dvoření. Předvádění ocasních per při dvoření může ukazovat na jejich význam ve výběru partnera (Evans & Hatchwell 1992).

U tokajících druhů, jako jsou například tetřevi, třetřivci, pávi či lyrochvostové (rozptýlený tok), mají samci během toku za výrazných akustických projevů (které mohou být samy pohlavně vybíraným znakem) ocasní ornamenty zvednuté a doširoka rozevřené. U tokající vidy Jacksonovy (*Euplectes jacksoni*) je dlouhý ocasní ornament předváděn ve fyzicky náročných vertikálních skocích ze země nad travinný porost (Andersson 1989). Samci holubů a hrdlíček se při námluvách před samicemi uklánějí, a přitom zvedají a do široka rozevírají ocasní pera. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) je v letu ocas samce spodně rozevírán směrem k samicím, takže jsou viditelné bílé skvrny na spodní straně jednotlivých ocasních per.

Bílá barva ornamentálních skvrn a pruhů, často přítomných na ocasních (ale i křídelních) perech, je dána absencí melaninu, který je důležitý pro pevnost a odolnost per. V místech bílé ornamentace je tedy zvýšené riziko poškození pera či jeho napadení ektoparazitami (Kose *et al.* 1999). Samotná délka dělá pera náchylnější k mechanickému porušení (odřetí,

³ Odlišný vznik než u kolibříků, papoušků a ledňáčků. U momotovitých úzký segment vzniká postupným ošoupáním praporu pera (Bleissweiss 1987).

ulomení, zachycení predátorem, aj.). Neporušenost ornamentu, která vynikne právě širokým rozevřením ocasních per, tak může samici informovat o kvalitě peří i celkové kondici samce (Fitzpatrick 1998).

4. Vliv prodloužených ocasních per na fitness samce

Fitness, neboli biologickou zdatnost jedince, můžeme zjednodušeně definovat jako schopnost jedince přežít a rozmnožit se v daném prostředí (Orr 2009). Za jednotlivé komponenty biologické zdatnosti bývá považována životaschopnost (*viabilita*), plodnost (*fertilita*) a sexuální zdatnost (*atraktivita*, či řekněme úspěšnost v pohlavním výběru) (Flegr 2007). Vliv prodloužených ocasních per na atraktivitu samce bude zhodnocen samostatně v rámci 5. kapitoly.

4.1. Vliv na viabilitu

Již od počátku studia pohlavního výběru byl pohlavním ornamentům přisuzován (ať již přímý či nepřímý) potenciálně negativní efekt na přežívání svého nositele (Darwin 1871, Fisher 1930, Zahavi 1975). Modifikace určitého znaku nad jeho optimální velikost může mít dopad na lokomotorické schopnosti jedince, a zvýšit tak riziko predace či snížit efektivitu v obstarávání potravy (Oufiero & Garland 2007, Swallow & Husak 2011). Vyšší energetický výdej spojený s přidáním váhou nadměrného ornamentu a trade-off mezi investicí do tvorby ornamentu a imunitního systému může způsobovat častější vystavení oxidačnímu stresu a ve výsledku může vést k urychlenému procesu senescence (Dowling & Simmons 2009). Zhoršená imunokompetence také zvyšuje šanci být parazitován (Folstad & Karter 1992).

Zkoumání vlivu ocasních ornamentů na různé prvky viability by mělo objasnit jejich schopnost indikovat kvalitu a kondici ornamentovaného samce.

4.1.1. Vliv na lokomotorické schopnosti

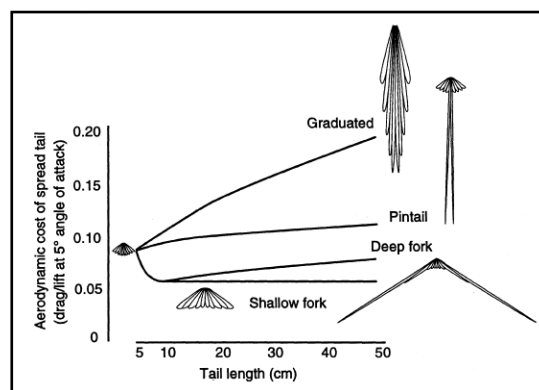
Ocasní pera většiny ptáků jsou důležitou součástí jejich letového aparátu. Zastávají významnou aerodynamickou funkci při manévrování a zajišťování stability v pomalém letu a přistávání (Thomas 1997).

Různé potravní, habitatové a migrační strategie mají různé nároky na letové schopnosti, což se také odráží v různých ocasních morfologiích (Norberg 1995). Pakliže přirozeně vybraná délka a tvar ocasu odpovídají optimalizaci vzhledem ke specifickým letovým požadavkům

daného druhu, potom by měla ocasní pera prodloužená skrze pohlavní výběr *nad* toto optimum představovat pro svého nositele zátěž, především ve smyslu zvýšeného odporu a momentu setrvačnosti (Tubaro 2003).

Nejméně nákladným ocasním ornamentem se z aerodynamického hlediska zdá být hluboce vidličnatý typ, neboť prodloužená krajní pera mohou do určité délky zlepšit schopnost manévrování. Vyskytly se však i názory, že k jejich prodloužení mohlo dojít přirozeným výběrem (Norberg 1994, Evans 1998), nebo alespoň do té míry, že původní výhoda daná přirozeně o něco delšími krajními pery mohla “nastartovat” Fisherův proces výběru, v němž byla posléze pera prodloužena za své aerodynamické optimum (Thomas 1997) (obr. 3).

Prodloužení centrálních per u jehlicovitých (*pin tail*) a graduálních typů ocasů naopak žádnou iniciální přirozenou výhodu v letu nejspíš nepředstavovalo, a díky své aerodynamické nákladnosti mohlo vzniknout jako kvalitu indikující handicap (Thomas 1993).



Obr. 3: Grafické znázornění závislosti aerodynamické náročnosti na délce různě tvarovaných ocasních per. Aerodynamické optimum představuje ocas triangulárního tvaru, naopak dlouhý graduální ocas je aerodynamicky nejnáročnější. (Thomas 1997)

4.1.2. Vliv na obstarávání potravy

Ovlivnění aerodynamické funkce ocasu může mít negativní vliv na schopnost jedince obstarat si potravu, a to především u druhů, které svou potravu získávají lovem v aktivním letu. Velikost ornamentu může jedince navíc udělat nápadnějším pro svou kořist (Kotiaho 2001).

Jedním z možných způsobů, jak tento vliv hodnotit, je srovnání efektivity lovu u samců a samic, neboť u samic se předpokládá, že délka jejich ocasních per více odpovídá aerodynamickému optimu (Lande 1980), a měly by tedy v získání potravy vykazovat větší efektivitu než samci. Vyšší úspěšnost v lovu byla u samic pozorována například u tyrana

vidloocasého (*Tyrannus forficatus*), u nějž jsou samčí ocasní pera až o 40 % delší než samičí (Teather 1992). Tento druh se ovšem během hnízdního období stravuje pouze v rámci svého hnízdního teritoria, pozorované rozdíly v úspěšnosti by tedy mohly ukazovat i na odlišné potravní strategie, které se mohly vyvinout za účelem zmírnění potravní konkurence mezi samcem a samicí na omezeném území (Teather 1992).

Další možnost představují manipulativní experimenty. U vlaštovky obecné se samci s experimentálně prodlouženými krajními ocasními pery lišili vůči samicím a kontrolním samcům v charakteru jednotlivých donášek potravy mládřatům, váhově se však donášky v rámci různých skupin výrazně nelišily (Møller 1989). Donášky manipulovaných samců se skládaly z většího počtu menších kořistí, což je z hlediska energetických výdajů nevýhodné (Møller 1989). Samci, u nichž byla pera zkrácena (tedy přiblížena k aerodynamickému optimu), byli úspěšní v lovu proporcionálně větší kořisti (Møller & de Lope 1994). Podobné výsledky přinesly i experimenty s prodloužením krajních ocasních per u samic břehule říční (*Riparia riparia*) (Matyjasiak *et al.* 1999, 2000).

Vliv experimentálního prodloužení lépe snášeli samci s přirozeně delšími ocasními pery, což může potvrzovat hypotézu, že prodloužená pera signalizují dobrou kondici samce (Møller & de Lope 1994).

Experimentální zkrácení ornamentálně prodloužených ocasních per u strdimila zelenopláštíkového (*Nectarinia johnstoni*) vedlo ke zvýšení jeho létací aktivity a efektivity v lovu hmyzu za letu (Evans & Thomas 1992, Evans & Hatchwell 1992).

4.1.3. Vliv na fyziologické funkce

4.1.3.1. Imunitní systém

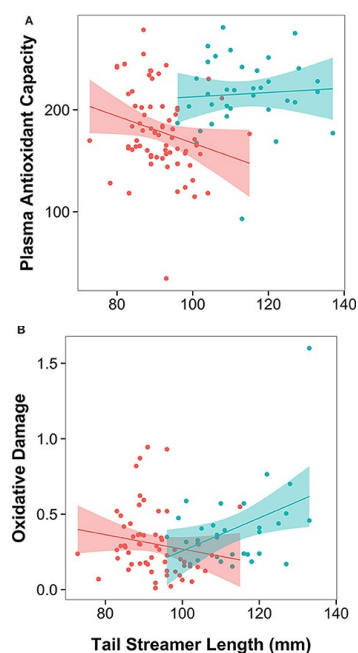
Podle imunokompetenční hypotézy zvyšuje testosteron expresi samčích sekundárních pohlavních znaků a zároveň předpokládá, že působí imunosupresivně (Saino *et al.* 1995). Hladina testosteronu by tedy měla pozitivně korelovat s délkou ocasních per, a zároveň by tyto dva parametry měly být v negativní korelaci s mírou parazitických onemocnění. Výsledky experimentů na vlaštovce obecné ukazují, že samci s vyvinutějším ocasním ornamentem mají vyšší hladinu testosteronu, vykazují větší rezistenci vůči parazitům (Saino & Møller 1994) a zároveň jsou schopni efektivnější imunitní odpovědi (Saino *et al.*, 1997). To by mohlo také podpořit hypotézu, že míra ornamentace je kondičně závislá a že břemeno spojené s tvorbou ornamentu (zde možná snížená imunokompetence) se liší v závislosti na zdatnosti jedinců.

4.1.3.2. Redoxní homeostáza

Zvýšený energetický i metabolický výdej spojený s nadoptimální velikostí ocasních per, častější sociální interakce v podobě agrese jiných samců, či zvýšený zájem samic má potenciální vliv na nadměrnou tvorbu reaktivních forem kyslíku ROS (Tomášek 2018), které mohou při své akumulaci způsobit nevratné poškození DNA, RNA a dalších buněčných složek, což může ve výsledku vést k rychlejšímu stárnutí organismu (Dowling & Simmons 2009).

Komparativní studie dvou poddruhů vlaštovky obecné (*Hirundo r. erythrogaster* a *H. r. rustica*), které se liší v pohlavní signalizaci (u *H.r.erythrogaster* je vybíraným znakem ventrální zbarvení, zatímco u *H.r.rustica* nejspíš (pravděpodobně) délka ocasních per (Scordato & Safran 2014)), ukazuje, že délka ocasních per samců *H.r.rustica* pozitivně koreluje s mírou oxidačního poškození, zatímco u samců *H.r.erythrogaster* je znatelná opačná tendence (obr. 4). To by mohlo signalizovat zvýšený energetický výdej spojený s prodloužením ocasních per nad jejich optimum. Opačná tendence u samců *H.r.erythrogaster* může být naopak spojena se suboptimální délkou ocasních per, danou negativní pohlavní selekcí na tento znak u tohoto poddruhu (Vitousek *et al.* 2016).

Jak velký vliv má ale u ptáků míra oxidačního poškození skutečně na stárnutí a přežívání je otázkou. Ve srovnání se savci mají ptáci relativně ke své velikosti větší energetický výdej i rychlejší metabolismus, přesto se dožívají relativně mnohem delšího věku. Tažní ptáci navíc mohou zátěž v podobě oxidačního stresu snášet mnohem lépe (Constantini 2008).



Obr. 4: Grafické znázornění závislosti antioxidační kapacity a oxidačního poškození na délce ocasních per u *H. r. erythrogaster* (červeně) a *H. r. rustica* (modře). (Vitousek *et al.* 2016)

4.1.4. Vliv délky ocasních per na přežívání a její závislost na věku samce

Pakliže je exprese pohlavních ornamentů kondičně závislá, potom by samci s vyvinutějším ornamentem měli vykazovat lepší viabilitu než méně ornamentovaní samci, a měli by tedy být také úspěšnější v přežívání (Jennions *et al.* 2001, Romano *et al.* 2017). V případě samčích ocasních ornamentů by tedy délka ocasních per měla pozitivně korelovat s viabilitou a přežíváním. Některé studie u vlaštovky obecné to potvrzují (Møller 1991, Møller 1994, Hasegawa *et al.* 2014), jiné však nikoliv (Møller & Szep 2002). Délka ocasních per byla spolu

s délkou ostruh a velikostí hlavových laloků (všechny tyto znaky jsou nejspíš pohlavně vybraným znakem) pozitivně spjata s přežíváním u bažanta obecného (*Phasianus colchicus*) (Papeschi & Dessi-Fulgheri 2003). Žádný signifikantní vztah naopak nebyl nalezen mezi přežíváním a pohlavně vybranou délkou ocasu u fregatky vznešené (*Fregata magnificens*) (González-Jaramillo *et al.* 2019).

Míra či velikost ornamentace může být také pozitivně korelována s věkem jedince a vyvinutý ornament tedy může přímo dokazovat schopnost přežití (Manning 1985). To by byl například případ ocasní vlečky páva korunkatého, u kterého se s věkem zvyšuje počet per s oky i jejich délka, přičemž samice se zdají preferovat samce s co největším počtem ok (Manning 1989). Pozitivní závislost délky ocasních per na věku jedince byla zaznamenána například také u tyrana vidloocasého (Regosin 2001), lyrochvosta nádherného (Smith 1965), lejskovce rajského (Mizuta 1998) a vlaštovky obecné (Møller 1994).

4.2. Kompenzační znaky

Zdá se, že spolu s nákladnými pohlavními znaky, mohlo přirozeným výběrem dojít k evoluci jistých dalších znaků, které náklady pohlavního ornamentu do jisté míry kompenzují (Møller 1996). V souvislosti s prodlouženými ocasními pery tak pravděpodobně zároveň došlo k prodloužení křídel, čímž se do určité míry zmírnilo aerodynamické břímě dlouhého ocasu (Balmford *et al.* 1994). Přítomnost možných kompenzačních znaků je tedy třeba brát v potaz, pakliže máme hodnotit reálné negativní efekty ornamentu, a jejich zanedbání, například při manipulativním experimentu, kdy může vést k chybným závěrům (Oufiero & Garland 2007).

5. Vliv prodloužených ocasních per na atraktivitu samce

Atraktivitu samce neboli jeho úspěšnost v procesu pohlavního výběru můžeme hodnotit na základě relativního počtu úspěšných páření s různými samicemi u polygamních druhů, nebo na základě celkového počtu vnitropárových a mimopárových paternit či data první snůšky v hnízdním období u monogamních druhů (Johnstone 1995). Korelativní studie nabízí možnost zjistit, nakolik by mohla délka ocasních per vysvětlovat přirozenou varianci v reprodukčním úspěchu samců. Manipulativní experimenty s prodlužováním či zkracováním ocasních per zas umožňují zkoumat přímý efekt velikosti ornamentu na samičí volbu partnera.

5.1. Vliv prodloužených ocasních per na atraktivitu samce v různých párovacích systémech

5.1.1. Vztah ornamentace a párovacího systému

U polygamních druhů, kde se reprodukční úspěch jednotlivých samců může dramaticky lišit a pohlavní výběr zde působí nejsilněji, lze očekávat nejkontrastnější pohlavní dimorfismus. Míra pohlavního dimorfismu může být ve skutečnosti spojena spíše s relativním podílem samců a samic na rodičovské péči, která je u polygynních a promiskuitních druhů ze strany samců obecně menší nebo zcela chybí. Samec, oprostěn od rodičovských povinností, si může dovolit energii a čas, které by jinak investoval do péče o potomky, vložit do snahy získat co největší počet kopulací s různými samicemi (Winquist & Lemon 1994).

Méně či více výrazný rozdíl ve fenotypu samců a samic můžeme ale nalézt také u mnoha monogamních druhů, u kterých by se očekávalo, že pohlavní výběr bude spíše slabý (Møller & Birkhead 1994), a kde se na rodičovské péči většinou podílejí v různých měřítkách jak samice, tak samci. Rozdíly v reprodukčním úspěchu samců v rámci monogamie, které se mohou odrážet v pohlavním dimorfismu, lze vysvětlit dvěma způsoby: (1) některé samice jsou dříve připravené k páření než jiné, mohou si tedy vybírat z většího počtu samců ty kvalitnější a dřívejší iniciace prvního snášení jim poskytne výhodu v možném druhém či třetím hnízdění (O'Donald 1972), (2) pohlavní výběr zde operuje skrze mimopárové kopulace (EPC= extra-pair copulations) (McFarlane et al. 2010).

5.1.2. Polygamie

U promiskuitních druhů se samci i samice mohou pářit s vícero jedinci. Samec se nepodílí na rodičovské péči (v případě hnízdních parazitů jako jsou například africké vdovky (*Vidua* sp.) jsou zproštěny rodičovské péče i samice) a neobstarává ani žádné zdroje. U polygynních druhů se samec páří s více samicemi, které se páří většinou pouze s tímto samcem. Samec může obhajovat teritoria, v jejichž rámci samice hnízdí a která zároveň nabízí zdroje potravy. V případě polyandrie je tomu naopak. Samice se zde páří s více samci a obhájí teritorium a zdroje, zatímco samci mohou obstarávat veškerou rodičovskou péči. Příkladem polyandrického druhu s prodlouženými ocasními pery může být ostnák bažantí (*Hydrophasianus chirurgus*) (Andersson 1994).

5.1.2.1. Párování v leku

Specifický druh páření na hranici polygynie a polygynandrie představuje párování v leku, při kterém se samci shromažďují na zvláštních místech (tokaništích), v rámci kterých obhájí malá teritoria, na nichž před přítomnými samicemi hlasitě předvádí své ornamenty. Ty navštěvují tokaniště výhradně za účelem oplodnění a mohou se pářit i s více samci: samec následně neposkytuje žádnou rodičovskou péči, ochranu, ani potravní zdroje v rámci teritoria (výjimka např. u dropů: Morales *et al.* 2001) – poskytují pouze své geny. Reprodukční úspěch je zde mezi samci velmi nevyvážený: nejatraktivnější samec se může pářit se všemi samicemi, zatímco ostatní samci se nemusí rozmnožit vůbec (Andersson 1994). Silný pohlavní výběr zde predikuje výrazný pohlavní dimorfismus (Höglund 1989).

Mezi druhy s lekovým způsobem páření, které jsou výrazně pohlavně dimorfní v délce ocasu, patří například páv korunkatý (a mnoho dalších bažantů), lyrochvost nádherný a většina druhů rajek. Vliv délky ocasu na reprodukční úspěch byl zkoumán například na vidě Jacksonově (*Euplectes jacksoni*) (Andersson 1989) a pávu korunkatém (Petrie 1991).

5.1.2.2. “Teritoriální” polygamie

V rámci teritoriální polygynie samec obhájí teritorium, v němž samice hnízdí a na jehož území si samec i samice obstarávají potravu. Ve výběru samce by tak vedle fenotypu samce mohly figurovat přímé výhody ve smyslu kvality a rozsahu jeho teritoria. Příkladem druhů s teritoriální polygynií, u nichž se zkoumal vliv velikosti ocasního ornamentu na reprodukční úspěch samce, jsou některé druhy vid z rodu *Euplectes* (*E. macroura*, *E. ardens*, *E. progne*) (Andersson 1994).

5.1.3. Monogamie

V rámci monogamie utváří samci a samice páry, které mohou trvat pouze po dobu jednoho až několika hnízdních období, nebo po celý život. Monogamie je převládajícím párovacím systémem ptáků, ale u více než 70 % druhů byly v různé míře doloženy mimopárové paternity (EPP = extra-pair paternity) (Griffith *et al.* 2002) a tzv. sociální monogamie je tedy v zásadě jistou formou genetické polygamie. Přítomnost a míru EPP mohou ovlivnit různé skutečnosti, jaké je například tažnost druhů (u migrujících druhů je předpokládána vyšší míra EPP) (Spottiswoode & Møller 2004), nebo s tím související synchronizované hnízdění a hustota hnízd na dané lokalitě. EPP se také předpokládají vyšší u druhů, kde samice a mláďata nejsou natolik odkázána na rodičovskou péči samce (Møller & Birkhead 1993).

Samci mohou skrze mimopárové kopulace zvýšit svůj reprodukční úspěch, přestože to někdy může být na úkor obhájení paternity ve svém vlastním hnízdě, jak ukázal experiment u cukernatky kapské (*Promerops cafer*) (McFarlane *et al.* 2010). Jaké výhody plynou z EPC samicím, představuje o něco složitější otázku. Nabízí se adaptivní vysvětlení, že samice, které byly méně úspěšné v párování, mohou skrze EPC získat kvalitnější geny pro své potomky, než by získaly od svého sociálního partnera. Pohlavní ornamenty samce, jako jsou prodloužená ocasní pera, pak mohou sloužit jako důkaz kvality a vodítko volby.

5.2. Příklady druhů, u nichž byl zkoumán vliv délky ocasních per na reprodukční úspěch

5.2.1. Modelový druh: vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*)

Vlaštovka obecná se stala modelovým druhem pro výzkum pohlavního výběru, především samičí volby (Hasegawa 2017). Jedná se o drobného, inaktivního, sociálně monogamního pěvce s kosmopolitním rozšířením a relativně vysokou mírou mimopárových paternit (kolem 30-ti %), vyskytujícího se v šesti poddruzích, lišících se především ve velikosti těla, délce krajních ocasních per a ventrálního zbarvení (Scordato & Safran 2014). Fenotypická odlišnost má patrně původ v odlišné pohlavní signalizaci jednotlivých poddruhů (Wilkins *et al.* 2016): u *H. r. rustica* je za pohlavně vybíraný znak považována délka krajních ocasních per (Møller 1988), u *H.r.erythrogaster* ventrální zbarvení (McGraw *et. al.* 2004), u *H. r. transitiva*

do určité míry oba znaky (Vortman *et al.* 2011) a u *H. r. guttularis* barva krční skvrny a velikost bílých skvrn na ocasu (Hasegawa 2011). Všechny poddruhy jsou do určité míry pohlavně dimorfní jak v délce ocasních per, tak ve ventrálním zbarvení (Scordato & Safran 2014).

Nejstudovanějším z tohoto druhového komplexu byl za posledních 30 let evropský poddruh *H. r. rustica* (Pap *et al.* 2019). Ve srovnání s ostatními poddruhy má nejdelší ocasní pera a nejsvětlejší břišní zbarvení, což napovídá, že délka ocasních per je u tohoto pod intenzivnějším pohlavním výběrem než u ostatních poddruhů.

Délka ocasních per samce byla u *H. r. rustica* negativně korelována s datem počátku párování a první snůšky v hnízdním období (Bańbura 1986, Møller 1990) a pozitivně s počtem získaných mimopárových paternit (Møller & Tegelström 1997, Saino *et al.* 1997), což by význam délky ocasních per v pohlavním výběru u tohoto poddruhu potvrdovalo. Nedávná studie (Pap *et al.* 2019) srovnávající populace *H.r.rustica* v České republice a Rumunsku však ukázala, že intenzita výběru určitého znaku (délka per, ventrální zbarvení) se může výrazně lišit v závislosti na věkové skupině, pohlaví i samotné populaci, přičemž délka ocasních per samce hrála u české populace významnější roli pouze u mladších (první hnízdění) samic. To by bylo v souladu i s výsledky studie u kanadské populace *H. r. erythrogaster* (Kleven *et al.* 2006), u níž nejvýznamněji predikovala reprodukční úspěch samce přirozeně delší pera, ač byla u tohoto poddruhu u jiné populace zjištěna preference pro tmavé ventrální zbarvení a kratší ocasní pera (McGraw *et al.* 2004). Další studie (Lifjeld *et al.* 2011) u zmíněné kanadské populace ukázala, že velká míra kovariance reprodukčního úspěchu a určitého znaku může být ve skutečnosti vysvětlena věkem, pakliže jsou věk a velikost znaku pozitivně spojeny. Potvrzovaly by to i výsledky nedávné studie u české populace *H. r. rustica* (Michalkova *et al.* 2019), kde v rozporu s dřívějšími studiemi u tohoto poddruhu nejlépe vysvětloval participaci v mimopárovém páření věk samce i samice, nikoli ornamentace samotná.

5.2.2. Ostatní druhy: korelativní studie

(A) Páv korunkatý (*Pavo cristatus*)

Samci během toku zvedají a rozevírají svou vlečku z prodloužených nadocasních per, kde každé pero nese jedno barevné “oko”. Barvitost a počet ok a celková délka krovečních per je pozitivně spjata s věkem jedince (Manning 1989). Nejdelší “ocas” by tedy měl mít nejvíce ok.

Výsledky korelativních studií (Petrie 1991, Yasmin & Yahya 1996):

Varianci v pářicím úspěchu samců jednoho toku nejvíce vysvětlovala míra vyvinutosti ocasní vlečky: počet úspěšných páření silně pozitivně koreloval s počtem ok na ornamentu. Úspěšnost byla do jisté míry pozitivně spojena i délkou námluvních volání (Yasmin & Yahya 1996).

(B) Vida Jacksonova (*Euplectes jacksoni*)

Mimo dobu páření mají samci kryptické zbarvení jako samice, před dobou tokání ale přepeřují do černého a narostou jim až 20 cm dlouhá ocasní pera. Samci si připravují vlastní “taneční” kruhy (dancing rings), z nichž během toku opakovaně vyskakují až jeden metr vysoko. (Andersson 1989)

Výsledek korelativní studie (Andersson 1989):

Nejsilnějším prediktorem pářicího úspěchu se zdála být délka ocasu a frekvence skoků, přičemž délka ocasu pozitivně korelovala s tělesnou kondicí.

(C) Vida dlouhoocasá (*Euplectes macroura*):

V době páření mají samci černý šat s žlutými rameny, ocasní pera narostou až 2x delší než jsou mimo dobu rozmnožování. Samci obhajují rozsáhlejší teritoria, v nichž “předpřipravují” základ hnízda pro samice (*cock-nests*), “samčí hnízda”. (Savalli 1994a)

Výsledek korelativní studie (Savalli 1994a):

Nebyla nalezena žádná významná spojitost mezi jakýmkoli morfologickým znakem samce a jeho úspěchem v páření ani kvalitě teritoria. Délka ocasu tedy u tohoto druhu nemusí hrát tak důležitou roli ve výběru partnera, jako byla pozorována u jiných (více dlouhoocasých) druhů rodu *Euplectes*. Jediným signifikantním korelátém pářicího úspěchu byl počet předpřipravených “kohoutích” hnízd v teritoriu. Význam ocasních per samců by u tohoto druhu mohl být spojen spíše s intrasexuální kompeticí o hnízdní teritoria (Savalli 1994b).

(D) Cukernatka kapská (*Promerops cafer*)

Nektarivorní, sociálně monogamní pěvec s velmi vysokou mírou EPP (ca 65%) (McFarlane *et al.* 2009), teritoriální během hnízdního období. Samec má víc jak dvakrát delší ocas než samice

a předvádí ho i během konfrontace s jinými samci či vetřelci. Samice přilétají na hnízdní teritorium až po samcích. (Calf *et al* 2003)

Výsledek korelativní studie (Calf *et al* 2003):

Nebyla nalezena žádná korelace mezi délkou ocasu a samičí fekunditou, úspěšným vylítnutím mláďat ani velikostí teritoria. V rámci studie nebylo přihlíženo k EPP.

(E) Lejskovec rajský (*Terpsiphone paradisi*)

Insektivorní, tažný pěvec s hnízdní teritorialitou. Sociálně monogamní, známky EPC pozorovány. Na stavbě hnízda, inkubaci i krmení se podílí oba rodiče. Samci se na jednom území mohou vyskytovat ve třech podobách: bílí s dlouhým ocasem (WL=white long), hnědí s dlouhým ocasem (RL=rufous long) a hnědí s krátkým ocasem (RS=rufous small), přičemž délka ocasu WL je větší než u RL a RS samci jsou pravděpodobně mladší jedinci. Samice připomínají RS samce a mezi samicemi nejsou výrazné rozdíly v délce ocasu. (Mizuta 1998)

Výsledek korelativní studie (Mizuta 1998):

Datum snesení prvního vejce bylo negativně korelováno s délkou ocasních per samců: dlouhoocasí samci se začali dříve pářit než krátkoocasí samci. Nebyl nalezen signifikantní rozdíl mezi velikostí snůšek, počtu vylíhnutých a úspěšně vylíhnutých mláďat u WL a RL, u obou byla velikost snůšky ale větší než u RS. Dřívější párování a větší snůšky může být spojeno s věkem samic, neboť zkušenější samice jsou dříve připravené k páření, což jim také dává možnost vybrat si z relativně většího počtu samců a přednostně volit starší, a tedy i zkušenější samce.

(D) Tyran vidloocasý (*Tyrannus forficatus*)

Insektivorní, tažný, v době hnízdění obhajují samci větší teritorium, v němž se hnízdící pár živí. U obou pohlaví jsou výrazně prodloužena krajní ocasní pera, u samce ale až o 50 % víc než u samice. Hnízdo staví sama samice, na inkubaci a krmení mláďat se však podílí i samec. Samci se ze zimovišť vrací na hnízdiště dříve než samice. (Regosin & Pruett-Jones 2001)

Výsledek korelativní studie (Regosin & Pruett-Jones 2001):

Datum přiletu samice byl negativně korelován s délkou jejích ocasních per, což může svědčit o vyšší kvalitě či zkušenosti dlouhoocasých samic. Negativní korelace byla nalezena i mezi délkou ocasních per u samců i samic a počátkem snášení, což znamená, že samice si přednostně vybíraly dlouhoocasé samce. Délka ocasních per u samců i samic byla pozitivně korelována s velikostí snůšky.

5.3. Příklady druhů, u nichž byl zkoumán vliv délky ocasních per na atraktivitu pomocí manipulativních experimentů

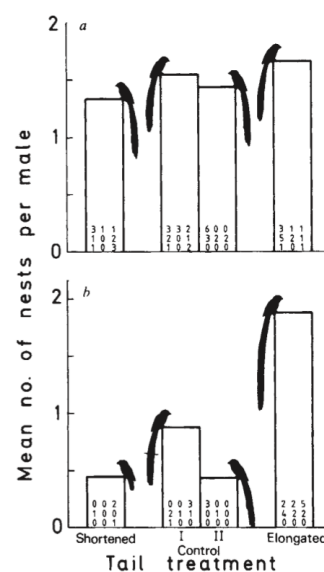
Manipulativní experimenty většinou zahrnují vytvoření různých skupin samců, v jejichž rámci jsou prováděny manipulace ocasních per, a sice prodloužením či zkrácením. Prodloužení může být dosaženo přilepením ústřížků koncových per samce, u něž byla ocasní pera zkrácena. Kontrolní skupiny mohou být ponechány bez manipulace, nebo může být vytvořena druhá kontrolní skupina, kde jsou pera samců ustřižena a opět přilepena zpět, aby bylo možné kontrolovat, zda samotné ustřižení a přilepení nemá vliv na chování manipulovaného samce.

Manipulace délky ocasních per by měla být v rozsahu variability délky ocasních per u přirozené populace, aby nedošlo k ovlivnění samičí volby skrze nadnormální stimul v případě nepřirozeně velkého prodloužení per (Pryke & Andersson 2002).

(A) **Vida kohoutí (*Euplectes progne*)** (Andersson 1982)

V rámci experimentu bylo vytvořeno několik skupin samců se stejnou přirozenou délkou ocasních per. Každá skupina byla tvořena 4 samci, kde jednomu ze samců byla pera zkrácena, druhému prodloužena a zbylí dva samci sloužili jako kontrolní, přičemž na jednom z nich bylo provedeno kontrolní zkrácení a opětovné přilepení ocasních per. Úspěšnost samců v páření byla porovnáвана na základě aktivních hnízd v teritoriu. Před manipulací se počet aktivních hnízd jednotlivých samců výrazně nelišil.

Po manipulaci ocasních per se výrazně změnil reprodukční úspěch samců. Samci s prodlouženými pery měli nejvíce aktivních hnízd, zatímco samci se zkrácenými pery nejméně (obr. 5).



Obr. 5: Sloupcový graf ukazuje vliv manipulace na počet aktivních hnízd v teritoriu (b) ve srovnání s přirozenou variabilitou (a). (Andersson 1982).

(B) **Vida límcová (*Euplectes ardens*)** (Pryke & Andersson 2005)

Manipulace byla provedena pouze zkrácením a sice před ustanovením jednotlivých teritorií, aby se zhodnotil vliv délky ocasu v teritoriální kompetici mezi samci. Kvalita a rozsah teritoria, které jednotliví samci obhájili, se ukázala být na manipulaci nezávislá.

Samci, u nichž byla pera zkrácena, strávili více času námluvními lety, přesto byl ve výsledku jejich reprodukční úspěch ve srovnání s nemanipulovanými samci téměř třikrát menší.

(C) **Vida vějířová (*Euplectes axillaris*)** (Pryke & Andersson 2002)

Experimentální skupiny sestávaly ze čtyř samců, kde jednomu samci byla pera zkrácena a druhému prodloužena s ohledem na přirozenou variabilitu v délce ocasů, třetímu samci byla pera prodloužena do nepřirozené délky a čtvrtý samec byl ponechán bez manipulace jako kontrolní. Přestože samci s nadpřirozeně dlouhými pery byli méně aktivní v námluvních letech, zaznamenali největší reprodukční úspěch ze všech skupin (62 % z aktivních hnízd). Nejméně aktivních hnízd se bez výrazných rozdílů nacházelo v teritoriích kontrolních a krátkoocasých samců.

(D) **Cukernatka kapská (*Promerops cafer*)** (McFarlane *et al.* 2009)

V přirozené populaci nebyl signifikantní vztah mezi celkovým ročním reprodukčním úspěchem a délkou ocasu. Manipulace spočívala pouze ve zkrácení ocasních per, a sice po vytvoření sociálních párů, ale ještě před samotnou kopulací.

Manipulace měla signifikantní efekt na rozdíl úspěšnosti samců skrze EPP. Samci s nezkrácenými ocasy byli výrazně úspěšnější v získání EPP než samci se zkrácenými ocasy. Na druhou stranu, samci s krátkými ocasy měli oproti dlouhoocasým samecům výrazně méně mimopárových mláďat ve vlastním hnízdě. Tři čtvrtiny všech hnízd obsahovaly alespoň jedno mládě zplozené mimo sociální pár, v jedné polovině případů byla obě mláďata mimopárová a v jedné čtvrtině těchto případů bylo každé mládě od jiného mimopárového samce.

(E) **Strdimil zelenoplášťový (*Nectarinia johnstoni*)** (Evans & Hatchwell 1992)

Manipulace spočívala v prodloužení a zkrácení s ohledem na přirozenou variabilitu v délce per. Ocasy kontrolních samců byly ustřiženy a přilepeny zpět ve stejné délce. Kontrolní samci i samci s prodlouženými ocasy snížili letovou aktivitu. Manipulace neměla vliv na čas strávený agresivními interakcemi a ani na velikost teritoria. Velikost a kvalita teritorií úspěšně spárovaných samců a těch co zůstali nespárovaní se nelišila, úspěšní samci však měli delší ocasy než ti nespárovaní. Byla zde negativní korelace mezi délkou ocasu a datem iniciace páření, samice co přilétají dříve se nejspíš preferenčně párují s dlouhoocasými samci.

(F) **Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*)** (Møller 1988)

Do čtyř skupin bylo náhodně rozděleno 44 samců. V rámci první skupiny byla pera zkrácena o 20mm, v průměru o 19,8%. Samcům ve druhé skupině byla pera prodloužena o 20mm, v průměru došlo o zvětšení o 16,5%. Samcům třetí skupiny byla pera ustřižena a nalepena zpět pro kontrolu efektu manipulace. Čtvrtou skupinu tvořili kontrolní samci ponechaní bez manipulace. Samci s prodlouženými pery se spárovali v průměru 4x rychleji než samci se zkrácenými pery a častěji měli následně dvě snůšky. Snůšek se u všech skupin se nelišily velikostně ani váhově. Dva sami, kteří se nespáрили vůbec byli se zkrácenými ocasy.

Četnost pokusů samců o EPC se u jednotlivých skupin nelišila, v počtu úspěšných kopulací byli však výrazně úspěšnější samci s prodlouženými ocasními pery a mimopárové paternity se vyskytovali především v hnízdech kontrolních a krátkoocasých samců.

6. Závěr

Teorie vysvětlující pářící preference a vznik excesivních pohlavních ornamentů nabízí několik možností, jak chápat roli prodloužených ocasních per v pohlavním výběru u ptáků. Velikost ornamentu může být spjatá s dominancí, a tedy i schopností hájit teritorium a potravní zdroje, a potom by mohla samičí volba dlouhoocasého samce probíhat na základě přímé volby. Mechanismus Fisherova procesu bychom zase například mohli dát do spojitosti se vznikem hluboce vidličnatých ocasů. Ty mohly v přirozeném prodloužení vylepšovat schopnosti obstarávat potravu, a samice je tedy mohly preferovat na základě přímé výhody z kvalitnější péče o potomky. Tím se mohl rozběhnout „neřízený“ proces Fisherovy *runaway selection*, kterým mohla být ocasní pera postupně prodloužena za své aerodynamické optimum. Samci s nákladnými graduálními ocasy, jako je vada kohoutí či vada Jacksonova, mohou fyzicky náročnými námluvními lety a skoky signalizovat dobrou kondici a kvalitní genotyp.

Seznam literatury

- Andersson, Malte, and Leigh W. Simmons. "Sexual selection and mate choice." *Trends in ecology & evolution* 21.6 (2006): 296-302.
- Andersson, Malte. "Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences." *Evolution* 40.4 (1986): 804-816.
- Andersson, Malte. "Female choice selects for extreme tail length in a widowbird." *Nature* 299.5886 (1982): 818-820.
- Andersson, Malte. *Sexual selection*. Vol. 72. Princeton University Press, 1994.
- Andersson, Staffan. "Sexual selection and cues for female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25.6 (1989): 403-410.
- Balmford, Andrew, Ian L. Jones, and Adrian LR Thomas. "How to compensate for costly sexually selected tails: the origin of sexually dimorphic wings in long-tailed birds." *Evolution* 48.4 (1994): 1062-1070.
- Bañbura, Jerzy. "Sexual dimorphism in wing and tail length as shown by the Swallow *Hirundo rustica*." *Journal of Zoology* 210.1 (1986): 131-136.
- Berglund, Anders, Angelo Bisazza, and Andrea Pilastro. "Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility." *Biological Journal of the Linnean Society* 58.4 (1996): 385-399.
- Bitton, Pierre-Paul, and Stéphanie M. Doucet. "A multifunctional visual display in elegant trogons targets conspecifics and heterospecifics." *Behavioral Ecology* 25.1 (2014): 27-34.
- Boland, C. R. J., M. C. Double, and G. Barry Baker. "Assortative mating by tail streamer length in Red-tailed Tropicbirds *Phaethon rubricauda* breeding in the Coral Sea." *Ibis* 146.4 (2004): 687-690.
- Calf, K. M., C. T. Downs, and M. I. Cherry. "Territoriality of Cape Sugarbirds (*Promerops cafer*) between and within breeding seasons." *Ostrich-Journal of African Ornithology* 74.1-2 (2003): 125-128.
- Costantini, David. "Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies." *Ecology letters* 11.11 (2008): 1238-1251.

CUERVO, JOSÉ JAVIER, and ANDERS PAPE MØLLER. "Phenotypic variation and fluctuating asymmetry in sexually dimorphic feather ornaments in relation to sex and mating system." *Biological Journal of the Linnean Society* 68.4 (1999): 505-529.

Darwin, Charles. "1871 The descent of man, and selection in relation to sex." *London: Murray* 415 (1871).

Darwin, Charles. *The Origin of Species; And, the Descent of Man*. Modern library, 1859.

Dowling, Damian K., and Leigh W. Simmons. "Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276.1663 (2009): 1737-1745.

Evans, Matthew R. "Selection on swallow tail streamers." *Nature* 394.6690 (1998): 233-234.

Evans, Matthew R., and B. J. Hatchwell. "An experimental study of male adornment in the scarlet-tufted malachite sunbird: I. The role of pectoral tufts in territorial defence." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29.6 (1992): 413-419.

Evans, Matthew R., and B. J. Hatchwell. "An experimental study of male adornment in the scarlet-tufted malachite sunbird: II. The role of the elongated tail in mate choice and experimental evidence for a handicap." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29.6 (1992): 421-427.

Fisher, Ronald A. "The evolution of sexual preference." *The Eugenics Review* 7.3 (1915): 184.

Fischer, R. A. "The genetical theory of natural selection. Clarendon." (1930).

Fitzpatrick, S. "Tail length in birds in relation to tail shape, general flight ecology and sexual selection." *Journal of Evolutionary Biology* 12.1 (1999): 49-60.

Fitzpatrick, Susan, and Peter Price. "Magpies' tails: damage as an indicator of quality." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40.3 (1997): 209-212.

Fitzpatrick, Susan. "Birds' tails as signaling devices: markings, shape, length, and feather quality." *The American Naturalist* 151.2 (1998): 157-173.

Fitzpatrick, Susan. "Patterns of morphometric variation in birds' tails: length, shape and variability." *Biological Journal of the Linnean Society* 62.1 (1997): 145-162.

FLEGR, Jaroslav. *Úvod do evoluční biologie*. Praha: Academia, 2007. Galileo. ISBN 978-80-200-1539-6.

Folstad, Ivar, and Andrew John Karter. "Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap." *The American Naturalist* 139.3 (1992): 603-622.

González-Jaramillo, Mónica, José Luis Rangel-Salazar, and Horacio De La Cueva. "Influence of natural tail streamer asymmetry and tail length on annual apparent survival of adult Magnificent Frigatebird (*Fregata magnificens*)." *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90 (2019).

Grafen, Alan. "Biological signals as handicaps." *Journal of theoretical biology* 144.4 (1990): 517-546.

Griffith, Simon C., Ian PF Owens, and Katherine A. Thuman. "Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function." *Molecular ecology* 11.11 (2002): 2195-2212.

Hamilton, William D., and Marlene Zuk. "Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?." *Science* 218.4570 (1982): 384-387.

Hasegawa, M. "Sexual selection on multiple ornaments in the Barn Swallow *Hirundo rustica gutturalis*." *PhD thesis* (2011).

Hasegawa, Masaru, et al. "Colourful males hold high quality territories but exhibit reduced paternal care in barn swallows." *Behaviour* 151.5 (2014): 591-612.

Hasegawa, Masaru, et al. "Reproductive advantages of multiple female ornaments in the Asian Barn Swallow *Hirundo rustica gutturalis*." *Journal of Ornithology* 158.2 (2017): 517-532.

Higginson, A. D., and T. Reader. "Environmental heterogeneity, genotype-by-environment interactions and the reliability of sexual traits as indicators of mate quality." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276.1659 (2009): 1153-1159.

Hoglund, Jacob, and Linda Saterberg. "Sexual selection in common toads: correlates with age and body size." *Journal of Evolutionary Biology* 2.5 (1989): 367-372.

Irestedt, Martin, et al. "An unexpectedly long history of sexual selection in birds-of-paradise." *BMC evolutionary biology* 9.1 (2009): 235.

Jennions, Michael D., Anders P. Moller, and Marion Petrie. "Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis." *The Quarterly Review of Biology* 76.1 (2001): 3-36.

Johnson, Kristine, et al. "Male mating strategies and the mating system of great-tailed grackles." *Behavioral Ecology* 11.2 (2000): 132-141.

- Johnstone, Rufus A. "Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence." *Biological Reviews* 70.1 (1995): 1-65.
- Jones, Adam G., and Nicholas L. Ratterman. "Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin?." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106.Supplement 1 (2009): 10001-10008.
- Jones, Ian L., and Fiona M. Hunter. "Mutual sexual selection in a monogamous seabird." *Nature* 362.6417 (1993): 238-239.
- Kleven, Oddmund, et al. "Male tail streamer length predicts fertilization success in the North American barn swallow (*Hirundo rustica erythrogaster*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59.3 (2006): 412-418.
- Knell, Robert J., et al. "Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications." *Trends in ecology & evolution* 28.1 (2013): 38-47.
- Kokko, Hanna, et al. "The evolution of mate choice and mating biases." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270.1515 (2003): 653-664.
- Kokko, Hanna. "Should advertising parental care be honest?." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265.1408 (1998): 1871-1878.
- Kose, Mati, Raivo Mänd, and Anders Pape Møller. "Sexual selection for white tail spots in the barn swallow in relation to habitat choice by feather lice." *Animal Behaviour* 58.6 (1999): 1201-1205.
- Kotiaho, J. S., and M. Puurtinen. "Mate choice for indirect genetic benefits: scrutiny of the current paradigm." *Functional Ecology* 21.4 (2007): 638-644.
- Kotiaho, Janne S. "Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence." *Biological Reviews* 76.3 (2001): 365-376.
- Lande, Russell. "Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters." *Evolution* (1980): 292-305.
- Lifjeld, Jan T., et al. "Age before beauty? Relationships between fertilization success and age-dependent ornaments in barn swallows." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65.9 (2011): 1687-1697.
- Manning, J. T. "Choosy females and correlates of male age." *Journal of theoretical biology* 116.3 (1985): 349-354.

Manning, John T. "Age-advertisement and the evolution of the peacock's train." *Journal of Evolutionary Biology* 2.5 (1989): 379-384.

Matyjasiak, P., et al. "Examining the cost of experimentally imitated ornaments." *Ethology* 106.7 (2000): 665-668.

Matyjasiak, P., et al. "Foraging cost of a long tail ornament: an experiment with sand martin females." *Ethology* 105.6 (1999): 521-530.

McFarlane, Mhairi L., et al. "Long tails matter in sugarbirds—positively for extrapair but negatively for within-pair fertilization success." *Behavioral Ecology* 21.1 (2010): 26-32.

McGraw, Kevin J., et al. "European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown." *Behavioral Ecology* 15.5 (2004): 889-891.

Micháľková, Romana, et al. "Extra-pair paternity patterns in European barn swallows *Hirundo rustica* are best explained by male and female age rather than male ornamentation." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73.9 (2019): 119.

Mizuta, Taku. "The breeding biology of the black paradise flycatcher *Terpsiphone atrocaudata*." *Japanese Journal of Ornithology* 47.1 (1998): 25-28.

Møller, A. P., and H. Tegelström. "Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41.5 (1997): 353-360.

Møller, A. P., and T. R. Birkhead. "The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity." *Evolution* 48.4 (1994): 1089-1100.

Møller, A. P., et al. "Ectoparasites and host energetics: house martin bugs and house martin nestlings." *Oecologia* 98.3-4 (1994): 263-268.

Møller, A., and Michael Jennions. "How important are direct fitness benefits of sexual selection?." *Naturwissenschaften* 88.10 (2001): 401-415.

Møller, Anders Pape. "Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow." *Nature* 332.6165 (1988): 640-642.

Møller, Anders Pape. "Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*." *Animal Behaviour* 39.3 (1990): 458-465.

MØLLER, ANDERS PAPE. "The cost of secondary sexual characters and the evolution of cost-reducing traits." *Ibis* 138.1 (1996): 112-119.

- Møller, Anders Pape. "The effect of feather nest lining on reproduction in the swallow *Hirundo rustica*." *Ornis Scandinavica* (1991): 396-400.
- Møller, Anders Pape. "Viability costs of male tail ornaments in a swallow." *Nature* 339.6220 (1989): 132-135.
- Morales, Manuel B., Frédéric Jiguet, and Beatriz Arroyo. "Exploded leks: what bustards can teach us." *Ardeola* 48.1 (2001): 85-98.
- Murphy, Troy G. "Racketed tail of the male and female turquoise-browed motmot: male but not female tail length correlates with pairing success, performance, and reproductive success." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61.6 (2007): 911-918.
- Norberg, R. Åke. "Swallow tail streamer is a mechanical device for self-deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoeuvrability." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 257.1350 (1994): 227-233.
- Norberg, U. M. "How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals." *Functional Ecology* (1995): 48-54.
- O'Connor, Jingmai, et al. "Unique caudal plumage of *Jeholornis* and complex tail evolution in early birds." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.43 (2013): 17404-17408.
- O'DONALD, P. E. T. E. R. "Sexual selections by variations in fitness at breeding time." *Nature* 237.5354 (1972): 349-351.
- Orr, H. Allen. "Fitness and its role in evolutionary genetics." *Nature Reviews Genetics* 10.8 (2009): 531-539.
- Oufiero, C. E., and T. Garland Jr. "Evaluating performance costs of sexually selected traits." *Functional Ecology* (2007): 676-689.
- Pape Møller, Anders, and Tibor Szép. "Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction." *Ecology* 83.8 (2002): 2220-2228.
- Papeschi, Anna, and Francesco Dessì-Fulgheri. "Multiple ornaments are positively related to male survival in the common pheasant." *Animal Behaviour* 65.1 (2003): 143-147.
- Petrie, Marion, Halliday Tim, and Sanders Carolyn. "Peahens prefer peacocks with elaborate trains." *Animal Behaviour* 41.2 (1991): 323-331.

- Pryke, Sarah R., and Staffan Andersson. "A generalized female bias for long tails in a short-tailed widowbird." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269.1505 (2002): 2141-2146.
- Pryke, Sarah R., and Staffan Andersson. "Experimental evidence for female choice and energetic costs of male tail elongation in red-collared widowbirds." *Biological Journal of the Linnean Society* 86.1 (2005): 35-43.
- Regosin, Jonathan V., and Stephen Pruett-Jones. "Sexual selection and tail-length dimorphism in Scissor-tailed Flycatchers." *The Auk* 118.1 (2001): 167-175.
- Romano, A., N. Saino, and A. P. Møller. "Viability and expression of sexual ornaments in the barn swallow *Hirundo rustica*: a meta-analysis." *Journal of evolutionary biology* 30.10 (2017): 1929-1935.
- Saino, N., A. P. Møller, and A. M. Bolzerna. "Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): an experimental test of the immunocompetence hypothesis." *Behavioral Ecology* 6.4 (1995): 397-404.
- Saino, N., and A. P. Møller. "Secondary sexual characters, parasites and testosterone in the barn swallow, *Hirundo rustica*." *Animal Behaviour* 48.6 (1994): 1325-1333.
- Saino, Nicola, et al. "Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270.1532 (2003): 2485-2489.
- Saino, Nicola, et al. "Song and immunological condition in male barn swallows (*Hirundo rustica*)." *Behavioral Ecology* 8.4 (1997): 364-371.
- Savalli, Udo M. "Sexual dimorphism and sex ratio in the Yellowshouldered Widowbird *Euplectes macrourus* soror." *Ostrich* 65.3-4 (1994a): 297-301.
- Savalli, Udo M. "Tail length affects territory ownership in the yellow-shouldered widowbird." *Animal Behaviour* 48.1 (1994b): 105-111.
- Savalli, Udo M. "The evolution of bird coloration and plumage elaboration." *Current ornithology*. Springer, Boston, MA, 1995. 141-190.
- Scordato, Elizabeth SC, and Rebecca J. Safran. "Geographic variation in sexual selection and implications for speciation in the Barn Swallow." *Avian Research* 5.1 (2014): 8.
- Smith, L. H. "Changes in the tail feathers of the adolescent lyrebird." *Science* 147.3657 (1965): 510-513.

- Spottiswoode, Claire, and Anders Pape Møller. "Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds." *Behavioral Ecology* 15.1 (2004): 41-57.
- Swallow, John, and Jerry Husak. "Compensatory traits and the evolution of male ornaments." *Behaviour* 148.1 (2011): 1-29.
- Teather, Kevin. "Foraging patterns of male and female scissor-tailed flycatchers (Patrones de Forrajeo en Individuos de Ambos Sexos de *Tyrannus forficatus*)." *Journal of Field Ornithology* (1992): 318-323.
- Thomas, Adrian LR. "On the aerodynamics of birds' tails." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 340.1294 (1993): 361-380.
- Thomas, Adrian LR. "On the tails of birds." *Bioscience* (1997): 215-225.
- TOMÁŠEK, Oldřich. Condition dependence of sexually selected ornaments in birds. Praha, 2018. Dizertační práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Albrecht, Tomáš.
- Tubaro, Pablo L. "A comparative study of aerodynamic function and flexural stiffness of outer tail feathers in birds." *Journal of avian biology* 34.3 (2003): 243-250.
- Vitousek, Maren N., et al. "Signal traits and oxidative stress: a comparative study across populations with divergent signals." *Frontiers in Ecology and Evolution* 4 (2016): 56.
- Vortman, Yoni, et al. "The sexual signals of the East-Mediterranean barn swallow: a different swallow tale." *Behavioral Ecology* 22.6 (2011): 1344-1352.
- Weatherhead, Patrick J., and Raleigh J. Robertson. "Offspring quality and the polygyny threshold: the sexy son hypothesis." *The American Naturalist* 113.2 (1979): 201-208.
- Wilkins, M. R., et al. "Phenotypic differentiation is associated with divergent sexual selection among closely related barn swallow populations." *Journal of Evolutionary Biology* 29.12 (2016): 2410-2421.
- Winqvist, Todd, and Robert E. Lemon. "Sexual selection and exaggerated male tail length in birds." *The American Naturalist* 143.1 (1994): 95-116.
- Xiaoting, Zheng, Zhang Zihui, and Hou Lianhai. "A new enantiornithine bird with four long rectrices from the Early Cretaceous of northern Hebei, China." *Acta Geologica Sinica-English Edition* 81.5 (2007): 703-708.

Yasmin, Shahla, and H. S. A. Yahya. "Correlates of mating success in Indian peafowl." *The Auk* (1996): 490-492.

Zahavi, Amotz. "Mate selection—a selection for a handicap." *Journal of theoretical Biology* 53.1 (1975): 205-214.

Zahavi, Amotz. "The cost of honesty (further remarks on the handicap principle)." *Journal of theoretical Biology* 67.3 (1977): 603-605.