

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Karolína Bílková

Postkopulační pohlavní výběr a fenotyp spermie

Postcopulatory sexual selection and sperm phenotypes

Bakalářská práce

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

Praha 2015

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Tomáši Albrechtovi, Ph.D. za odborné vedení a cenné připomínky v průběhu zpracování bakalářské práce. Dále děkuji celé rodině, Jardovi a Majce, kteří mě při psaní této práce i v průběhu celého studia podporovali.

Prohlášení:

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

V Praze 14. 5. 2015

Podpis

Abstrakt

Postkopulační pohlavní výběr probíhá formou kompetice spermií a samičí skryté volby. Tato bakalářská práce shrnuje formou literární rešerše dosavadní poznatky o vlivu postkopulačního pohlavního výběru na morfologii a fenotyp spermií. Zabývám se jak modelovými druhy obratlovců, tak bezobratlými. V první části práce jsou uvedeny fenotypové znaky spermií, které jsou ovlivněny kompeticí spermií a promiskuitou a které mohou ovlivňovat reprodukční úspěch samce. Konkrétně jde o délku, rychlost, motilitu, životnost spermií a množství ejakulátu. Postkopulační pohlavní výběr nepůsobí u všech skupin živočichů stejně, v důsledku silného postkopulačního výběru mohou u některých skupin vznikat morfologické adaptace spermií, které umožňují jejich vzájemnou kooperaci v samičím pohlavním traktu. V druhé části je představen jev skryté volby samice, který probíhá v jejím reprodukčním traktu, a s ní úzce související fenomén koevoluce morfologie spermií a reprodukčního traktu samic.

Klíčová slova: postkopulační pohlavní výběr, kompetice spermií, skrytá volba samice, kooperace spermií, fenotyp spermií

Abstract

Postcopulatory sexual selection has two basic components, sperm competition and cryptic female choice. In this thesis I summarize available data of the influence of postcopulatory sexual selection on sperm morphology and phenotype, focusing on both vertebrates and selected invertebrate taxa. In the first part of my thesis, I provide an overview of sperm phenotype adaptations that are influenced by the sperm competition and may closely determine male fertilization success. These are the length of sperm, sperm swimming speed and motility, longevity of sperm and the amount of ejaculate produced. Sperm phenotypes that evolve under strong postcopulatory selection may also involve morphological adaptations allowing sperm to mutually cooperate in the female reproductive tract. The cryptic female choice, in which female selectively use sperm after the sperm enters her reproductive tract, and the coevolution of sperm morphology and female reproductive tract is presented in the second part of this thesis.

Key words: postcopulatory sexual selection, sperm competition, female cryptic choice, sperm cooperation, sperm phenotype

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Postkopulační pohlavní výběr	1
2. Spermie.....	3
2.1 Morfologie spermie	3
3. Kompetice spermií a jejich adaptace	5
3.1 Délka spermie.....	5
3.1.1 Variabilita v délce spermie.....	8
3.2 Motilita a rychlost spermie.....	10
3.3 Životnost a energetika spermií	12
3.4 Velikost ejakulátu a produkce spermií	13
4. Kooperace spermií.....	17
4.1 Shlukování spermií.....	17
4.2 Paraspermie a euspermie	19
4.2.1 Morfologie paraspermií a euspermií.....	19
4.2.2 Funkce paraspermií	21
5. Skrytá volba samice.....	22
5.1 Koevoluce morfologie spermie a samičího reprodukčního traktu.....	23
6. Závěr.....	26
7. Seznam použité literatury	27

1. Úvod

O pohlavním výběru jako o evolučním procesu se uvažuje už více než 100 let (Darwin 1871). Tento proces favorizuje geny, které zvyšují reprodukční úspěch jejich nositele (Birkhead & Pizzari 2002). Na základě těchto genů se v populaci zvyšuje počet jedinců nesoucích znaky preferované opačným pohlavím. Tyto znaky zvyšují reprodukční úspěch na úkor jedinců, kteří tyto znaky nevykazují (Darwin 1871). Pohlavní výběr je jednou složkou přirozeného výběru, druhou složku tvoří přírodní výběr. V přírodním výběru vyhrávají v boji o existenci ti jedinci, kteří se dokážou nejlépe adaptovat na měnící se podmínky prostředí a nejlépe využijí dostupné zdroje. Při pohlavním výběru vítězí ti jedinci, kteří naleznou zdatného partnera, rozmnoží se a své geny předají další generaci.

Prekopulační pohlavní výběr, který probíhá před kopulací se dělí na intrasexuální a intersexuální (Anderson 1994). Při intrasexuálním výběru mezi sebou soupeří jedinci stejného pohlaví, nejčastěji samci o samice (male-male choice). Intersexuální výběr probíhá mezi oběma pohlavími, nejčastěji si samice vybírají nejvhodnějšího a co nejkvalitnějšího samce (female choice). Samice také často zohledňují výsledek intrasexuálního výběru, kdy se páří se samcem, který v soubojení či souboji vyhrál (Anderson 1994).

Pohlavní výběr ovlivňuje znaky, na nichž závisí výsledek soubojení a volba partnera při intrasexuálním i intersexuálním výběru. Nazývají se sekundární (epigamní) pohlavní znaky a bývají více zřetelné u samců (u nich většinou probíhá intenzivnější pohlavní výběr). Svým nositelům mohou v očích opačného pohlaví zvyšovat atraktivitu a zvyšovat reprodukční úspěch před konkurenty (Eberhard 1996). Mohou posloužit také při soubojích. Mezi tyto znaky patří nápadné zbarvení, výrazné ornamenty, rohy, parohy, zpěv apod. Tyto znaky mohou být ale někdy extrémní a mohou svým nositelům snižovat fitness (Anderson 1994). Pro samici je výhodné zvolit si atraktivního partnera, jelikož tuto atraktivitu zdědí i jeho potomci. Silně vyvinuté sekundární pohlavní znaky u jedince odráží také vysokou kvalitu jeho genů (Zahavi 1975; Anderson 1994). Pro jejich nositele jsou nákladné a pouze jedinec, který se i přes tento handicap dožil reprodukčního věku, prokázal svou kvalitu. Mezi neznámější příklady nákladných sekundárních pohlavních znaků patří dlouhá ocasní pera pávů korunkatých (*Pavo cristatus*). Čím nápadnější a delší pera samec má, tím více může být ohrožován predátory (teorie handicapu, Zahavi 1975). Samcům výrazné sekundární pohlavní znaky zvyšují reprodukční šance u samic, jelikož jsou mezi ostatními samci více vidět (Anderson 1994). Mezi další kritéria, která samice u samců hodnotí patří např. velikost těla, zbarvení a sociální postavení (Calsbeek & Bonneaud 2008; Dean *et al* 2011; Fukuda & Karino 2013; Kamimura 2013).

1.1 Postkopulační pohlavní výběr

Zatímco zpočátku bylo pohlavní rozmnožování vnímáno jako kooperace mezi samcem a samicí, po roce 1960 převážil individualistický pohled a začalo být vnímáno jako střet zájmů obou pohlaví. Bylo zjištěno, že pohlavní výběr probíhá i po kopulaci (Birkhead 2010). Nazývá

se postkopulační pohlavní výběr a probíhá od inseminace až po samotné oplození vajíčka. Jde o zásadní mechanismus uplatňující se při evoluci morfologie a funkčnosti spermií. Postkopulační pohlavní výběr sestává ze dvou složek, kompetice spermií a skryté volby samice (Parker 1970; Birkhead 1998). Obě složky postkopulačního pohlavního výběru mají patrně vliv na některé fenotypové vlastnosti spermií - jejich rychlost, motilitu (pohyblivost), velikost, životnost a kooperaci, avšak situace se může u jednotlivých taxonů lišit (Snook 2005).

Kompetice spermií probíhá prostřednictvím samčích gamet, spermií, o oplození samičího vajíčka. Ke kompetici spermií dochází u druhů, u nichž samice kopuluje s více samci během jedné fertlní periody. Je to období, během něhož může inseminace vést až k oplození vajíčka (Parker 1970). Výhodné pro spermie mohou být v jejich kompetici různé fenotypové znaky, na které postkopulační pohlavní výběr působí stabilizující silou (Snook 2005; Calhim *et al.* 2007). U druhů s vnitřním oplozením kompetice spermií probíhá v reprodukčním traktu samice. U živočichů s vnějším oplozením (např. ryby, žáby) může být kompetice spermií ovlivněna prostředím, ve kterém k oplození dochází (např. Byrne *et al.* 2003). Kompetice spermií je adekvátní intrasexuálnímu procesu prekopulační fáze pohlavního výběru, čili kompetici mezi samci.

Skrytá volba samice je schopnost samic ovlivnit, který ze samců, s nimiž kopulovala, oplodní její vajíčka. Probíhá skrytě v samičím reprodukčním traktu (Birkhead 1998; Birkhead & Pizzari 2002). Samice mohou spermie některých samců upřednostnit před jinými, a tak získat např. lepší geny pro potomky. Toto upřednostnění může probíhat selekcí na určité fenotypové znaky spermií, díky kterým mohou mít při kompetici spermií výhodu (Thornhill 1983). Kryptický výběr partnera samicí je adekvátní intersexuálnímu procesu prekopulační fáze pohlavního výběru, čili samičí volbě.

Obě formy postkopulačního pohlavního výběru představují významné evoluční síly. Selektce na fenotyp spermií probíhá na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni. V této bakalářské práci, která je rešerší dosavadních poznatků u různých sledovaných taxonů se zabývám vlivem postkopulačního pohlavního výběru na fenotypové vlastnosti spermií, které mohou ovlivnit úspěšnost spermií při jejich kompetici o oplození vajíčka. Tuto úspěšnost mohou ovlivnit mnohé další parametry, např. i fyziologické vlastnosti spermie, např. odolnost vůči oxidačnímu stresu, stabilita akrozomu, načasování a řízení akrozomální reakce (souvisí s proteinem CD46) a v neposlední řadě i proteiny na povrchu spermie (zejména protein IZUMO, který je klíčový při fúzi plazmatické membrány spermie s vajíčkem) a interakce s proteiny samičího pohlavního traktu a povrchu vajíčka (primární fúzogenní protein CD9) (Le Naour *et al.* 2000; Inoue *et al.* 2005; Clift *et al.* 2009; Šebková *et al.* 2014). Tímto problémem se ale v bakalářské práci nezabývám. Hlavní důraz kladu především na komparativní studie u obratlovců, menší pozornost věnuji bezobratlým, hlavně dobře prostudovaným skupinám.

2. Spermie

Spermie patří mezi jedny z nejvariabilnějších eukaryotických buněk napříč taxony (Calhim *et al.* 2007). Díky postkopulačnímu pohlavnímu výběru pozorujeme obrovskou diverzitu v morfologii samčích i samičích pohlavních orgánů i diverzitu spermií a vajíček (Birkhead 2010). Postkopulační pohlavní výběr působí v evoluci na morfologii spermií jako stabilizující síla. Dochází k selekci spermií na optimální fenotyp a co nejlepší konkurenceschopnost ejakulátu prostřednictvím mechanismů, jako je maximalizace rychlosti a životnosti spermií (Calhim *et al.* 2007). Výjimečná není ani vzájemná kooperace spermií (Immler *et al.* 2007).

Spermie poprvé pozoroval Anthony van Leeuwenhoek, dánský nadšenec, který si svépomocí vyráběl mikroskopy. Kromě spermií, které pozoroval v ejakulátech lidí, psů, králíků, ryb, ptáků i hmyzu zkoumal také krevní buňky či bakterie. Zpočátku se Leeuwenhoek domníval, že spermie nesouvisí s reprodukcí. Při jedné z pitev ale objevil spermie v chámovodu a varlatech a tento objev jej přivedl k myšlence, že varlata jsou místem vzniku spermií. Později připodobnil spermie k semínkům a samice k úrodné půdě. Také předpokládal, že ve spermií se nachází miniatura celého organismu, ačkoliv se mu nikdy nepodařilo tyto miniatury pod mikroskopem najít (Gilbert 2013).

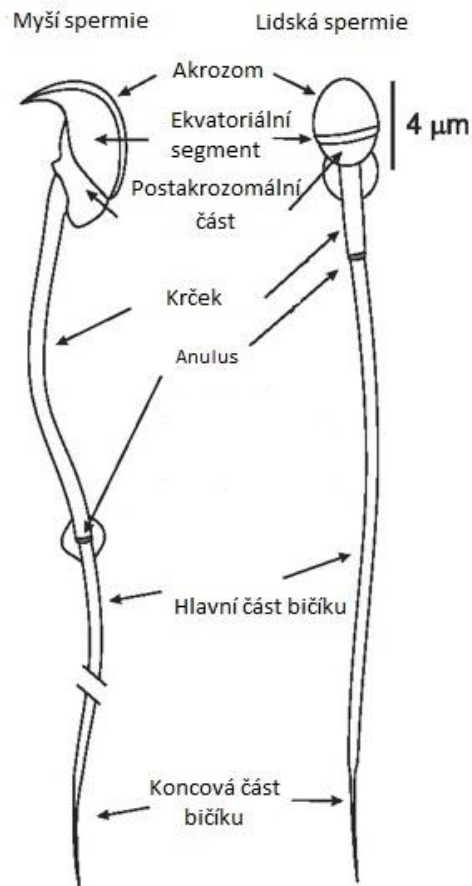
2.1 Morfologie spermie

Samčí pohlavní buňku tvoří hlavička, krček a bičík a všechny tyto části pokrývá cytoplazmatická membrána. Hlavička spermie nese genetickou informaci-haploidní jádro a enzymy, cytoplazma je velmi redukována. Rozlišujeme akrozomální a postakrozomální část hlavičky. V přední akrozomální části hlavičky se nachází akrozomální váček neboli akrozom. Akrozom vzniká splynutím váčků Golgiho aparátu. Je to modifikovaný sekreční váček, obsahující proteolytické enzymy (např. akrozin, hyaluronidázu). Akrozomální enzymy slouží k průniku jádra spermie do vajíčka (oocytu) skrze *zonu pellucidu* a *coronu radiatu*, které obalují vajíčko. Akrozom je od plazmatické membrány oddělen vnější akrozomální membránou a od jádra vnitřní akrozomální membránou. Postakrozomální část hlavičky je od akrozomální oddělena ekvatoriálním segmentem.

Krček spermie začíná v místě styku plazmatické a jaderné membrány. Nachází se v něm koncentricky uspořádané mitochondrie. Mitochondrie generují energii v podobě molekul ATP (adenosintrifosfát) nezbytné k pohybu bičíku. Také se zde nachází proximální a distální centriola. Centriola je útvar složený z devíti trojic mikrotubulů. Jsou nezbytné pro vznik axonemy bičíku a pohyb jader od sebe při mitóze. Krček mitochondrie končí v místě zvaném anulus, který odděluje část bičíkovou (obr. 1, Darszon *et al.* 2011).

K pohybu většiny spermií slouží bičík. Výjimkou jsou spermie hlístic, které bičík nemají a pohybují se amébovitě pomocí panožek (LaMunyon & Ward 1998). Bičíkem probíhá axonema, útvar z mikrotubulů zakotvených v proximální centriole na bázi jádra spermie. Uvnitř axonemy jsou dva centrální mikrotubuly, kolem nich je dalších 9 párů mikrotubulů. Mikrotubuly jsou tvořeny

protofilamenty. Základní strukturu bičíku tvoří kromě tubulinu i další proteiny, nezbytný pro pohyb spermie je dynein. Váže se na mikrotubuly, hydrolyzuje molekuly ATP a dokáže převádět chemickou energii na mechanickou. Pohyb bičíku je způsoben klouzavým pohybem vnějších párů mikrotubulů.



Obr. 1. Morfologie myší a lidské spermie. Spermie se liší zejména tvarem hlavičky a akrozomu. Myší spermie mají apikální háček a akrozom srpkovitého tvaru, lidská spermie má hlavičku a akrozom zaoblený. Převzato a upraveno podle Darszon *et al.* 2011.

3. Kompetice spermií a jejich adaptace

Kompetice spermií ovlivňuje fenotypové vlastnosti spermií jako je rychlost, motilita (pohyblivost), délka, životnost (Morrow & Gage 2000; Snook 2005). Některé z těchto vlastností může kompetice favorizovat, například rychlejší plavání nebo velikost spermií (Morrow & Gage 2000; Kleven *et al.* 2008). Tak má kompetice vliv na fertilizační úspěch samců. V jejich zájmu je kvalitu spermií maximalizovat. U různých druhů živočichů mohou mít vlastnosti spermií rozdílné účinky, např. s rostoucí rychlostí spermií může u jednoho taxonu klesat životnost spermií, zatímco u jiného taxonu nemusí být životnost spermií ovlivněna. Konkrétními vlastnostmi spermií na které má postkopulační pohlavní výběr vliv se zabývám v jednotlivých podkapitolách. Uvádím také studie, které žádný vliv kompetice spermií na jejich fenotyp neobjevily. Navzdory jejich významu však zůstávají podrobné mechanismy na úrovni gamet málo prozkoumané (Gage *et al.* 2004).

Intenzita kompetice spermií je často měřena jako relativní hmotnost varlat, která stoupá se zvyšující se celkovou hmotností těla (např. Harcourt *et al.* 1981; Møller & Briskie 1995; Byrne *et al.* 2002; Preston *et al.* 2003; Pitcher *et al.* 2005), může být ale stanovována i přímo, například u ptáků molekulární detekcí výskytu mimopárových mláďat v populaci (Griffith *et al.* 2002).

3.1 Délka spermie

Jak kompetice spermií, tak skrytá volba samice mohou u některých druhů živočichů favorizovat delší spermie (Snook 2005). Ty mohou zvýšit konkurenceschopnost ejakulátu prostřednictvím mechanismů jako je rychlejší plavání či schopnost odstrčit menší spermie (Thornhill 1983; LaMunyon & Ward 1998). Velké spermie jsou favorizovány např. u háďátka, kořenohuba a mūr (Radwan *et al.* 1996; LaMunyon & Ward 1998; Morrow & Gage 2000).

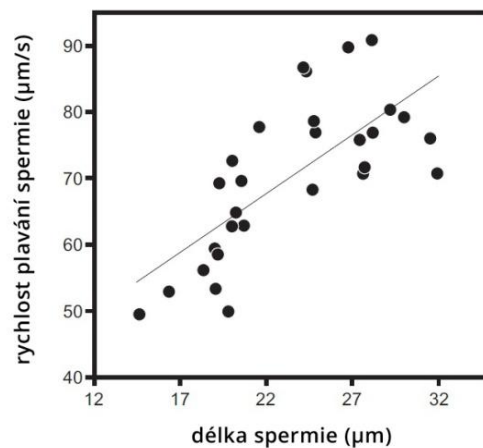
Samci podle Parkera (1970) investují do velkého počtu malých spermií. V praxi ale můžeme pozorovat, že velikost spermií (měřená jako celková délka) se díky selekci postkopulačním pohlavním výběrem u některých taxonů mění (Birkhead & Pizzari 2002; Miller & Pitnick 2002; Snook 2005). Produkce velkých a dlouhých spermií je však nákladná (Pitnick *et al.* 1995). Jako první potvrdili evoluční vztah mezi délkou spermií a intenzitou kompetice spermií Gomendio a Roldan (1991).

Stále zůstává nejasné, zda vztah mezi délkou a rychlostí spermií závisí na typu oplození. Podle srovnávací studie Simpson *et al.* (2013) u druhů s vnějším oplozením plavou rychleji spermie s delším bičíkem a kratší hlavičkou, u druhů s vnitřním naopak plavou rychleji spermie s kratším bičíkem a delší hlavičkou. Tento výsledek ale kontrastuje s výsledkem Helfenstein *et al.* (2009) a Mossman *et al.* (2009). Délka spermií také může korelovat s morfologií samičího reprodukčního traktu jak u bezobratlých, tak obratlovců (např. Briskie & Montgomerie 1992; Pitnick *et al.* 1995; Morrow & Gage 2000; Miller & Pitnick 2002; Higginson *et al.* 2012; Dallai *et al.* 2014). Těmito studiemi se podrobněji zabývám v kapitole Skrytá volba samice.

Velké spermie háďátka obecného (*Cenorhabditis elegans*) mají výhodu nad menšími, protože jsou rychlejší. Háďátko může být hermafrodit, vzácně se vyskytují i samci. Samci produkují větší spermie v porovnání s hermafroditou, a proto mají kompetiční výhodu. Velké spermie mohou menší z reprodukčního traktu samice vytlačit (LaMunyon & Ward 1998). U pavoukovce kořenohuba Robinova (*Rhyzoglyphus robini*) má větší velikost spermií souvislost s vyšší úspěšností oplození (Radwan *et al.* 1996). Spermie háďátka a kořenohuba jsou zvláštní tím, že nemají bičík a pohybují se amébovitě (LaMunyon & Ward 1998). Souvislost mezi větší velikostí a rychlostí či úspěšností při oplození tak může být ovlivněna touto neobvyklou morfologií spermie (Morrow *et al.* 2001).

Výzkum 74 druhů motýlů z čeledí babočkovití, běláskovití, otakárkovití, modráskovití a soumračníkovití (*Nymphalidae*, *Pieridae*, *Papilionidae*, *Lycaenidae*, *Hesperiidae*) odhalil pozitivní vztah mezi velikostí jejich dvou typů produkovaných spermií a velikostí těla (měřena jako rozpětí předních křídel). Motýli produkují eupyrenní a apyrenní spermie. Eupyrenní spermie slouží k oplození vajíčka, apyrenní spermie vajíčko oplodnit nemohou (Gage 1994). Jelikož jsou velmi pohyblivé, uvažuje se, že by mohly pomáhat euspermiím při jejich cestě k vajíčku. Také slouží jako reprodukční investice samců, která nutí promiskuitní samice oddálit páření s jinými samci (Cook & Wedell 1999). Jejich velikost u motýlů korelovala navzájem, navíc velikost eupyrenních spermií rostla s vyšším rizikem kompetice spermií. Kompetice spermií tak u motýlů přednostně selektuje právě na větší investici do spermií schopných oplodnit vajíčko (Gage 1994). Také ejakuláty samců mūr (*Lepidoptera*) obsahují apyrenní a eupyrenní spermie, jejichž délka u 135 zkoumaných druhů spolu korelovala. Délka obou typů spermií také korelovala s relativní hmotností varlat (Morrow & Gage 2000). U lejnožrouta (*Ontophagus binodis*) je běžná alternativní reprodukční strategie. V populaci bývá kolem 70 % samců velkých s výraznými rohy, zbylých 30 % jsou samci menší. Nemají rohy a fenotypově se více podobají samici, se kterými tajně kopulují. Tito samci čelí většímu riziku kompetice spermií, a proto musí do ejakulátu investovat více. Jejich spermie jsou delší než spermie velkých samců, přesto jim velikost v kompetici spermií žádnou výhodu nepřináší (Tomkins & Simmons 2000). Na vnitrodruhové úrovni u cvrčka dvouskvrnného (*Gryllus bimaculatus*) nemá kompetice spermií žádný vliv na jejich délku. Samci vyšlechtění k produkci dlouhých spermií navíc nebyli při oplození ve výhodě před samci produkujícími krátké a průměrně dlouhé spermie (Morrow *et al.* 2001).

Studie efektu kompetice spermií na jejich délku u ryb se různí. Stockley *et al.* (1997) našli negativní efekt kompetice spermií, kdy s její intenzitou délka spermií klesala. Delší spermie měly také v porovnání s kratšími spermii sníženou životnost a byly motilní kratší dobu. V kontrastu s tímto výsledkem je studie od Balshine (2001), kdy delší spermie měly polygammí druhy cichlid v porovnání s jejich blízkými příbuznými monogammími. U polygammích druhů cichlid probíhá intenzivní kompetice spermií (Balshine 2001; Fitzpatrick *et al.* 2009). U polygammích druhů byla průměrná délka spermie 23,1 μm , u monogammích druhů 20,9 μm (Balshine 2001). Delší spermie také vykazovaly vyšší rychlost plavání (obr. 2, Fitzpatrick *et al.* 2009).



Obr. 2. Vztah mezi rychlostí plavání spermíí a jejich délkou u cichlidovitých ryb 0,5 min po aktivaci. Převzato a upraveno podle Fitzpatrick *et al.* 2009.

Srovnávací analýza u 100 druhů paropuchovitých žab (*Myobatrachidae*) odhalila souvislost mezi intenzitou kompetice spermíí a jejich morfologií. Tyto žáby patří mezi živočichy s vnějším oplozením. Na jejich gamety tak může mít vliv i prostředí. S rostoucí kompeticí spermíí rostla u žab délka bičíku spermie. Velikost hlavičky korelovala s velikostí varlat. Také bylo zjištěno, že u žab pářících se na souši má spermie delší hlavičku než u těch, jež se páří ve vodě (Byrne *et al.* 2003).

U ptáků se výsledky studií zkoumajících vliv kompetice spermíí na jejich délku velmi liší. Pozitivní korelace mezi délkou spermíí a délkou samičích skladovacích tubulů (SST) byla nalezena ve srovnávací studii 20 druhů severoamerických pěvců (Briskie & Montgomerie 1992). V těchto specializovaných orgánech mohou samice skladovat spermie až 10 týdnů. Uvažuje se proto, že morfologie těchto tubulů může délku spermíí ovlivňovat. Délka tubulů je v průměru 2x delší než je celková délka spermie. To znamená, že pokud se spermie v tubulu seřadí za sebou, vzniknou dvě vrstvy spermíí. Počet vrstev spermíí ve skladovacích tubulech se mezi samicemi různých druhů liší, u pěvců jsou obvyklé dvě vrstvy (Briskie & Montgomerie 1993). Novější studie u 21 druhů pěvců odhalila korelaci mezi délkou spermie a stupněm mimopárové paternity, kdy druhy s vyšší úrovní mimopárové paternity mají delší spermie i delší skladovací tubuly v porovnání s druhy s nižší úrovní mimopárové paternity. Probíhá u nich tedy stabilizující selekce na délku spermie (Briskie *et al.* 1997). Situace u ptáků je však patrně komplexní, jak bude popsáno níže v odstavci o variabilitě v délce spermíí.

Rozporuplné výsledky přinesl výzkum zaměřený zejména na dvě čeledi pěvců, pěnkavovité a pěnicovité (*Fringillidae* a *Sylviidae*). Zatímco u čeledi pěnkavovitých (18 druhů) rostla s intenzitou kompetice spermíí (indikátorem byla relativní hmotnost varlat) délka krčku i bičíku spermie, u čeledi pěnicovitých (22 druhů) byl tento vztah opačný. Možnými důvody proč studie přinesla odlišné výsledky může být např. koevoluce samičího reprodukčního traktu a délky spermie či kompromis mezi životností spermíí a jejich velikostí. Srovnávací analýzy příliš mnoha dat také mohou druhově

specifické vztahy maskovat (Immler & Birkhead 2007). Na vnitrodruhové úrovni rychlost plavání spermií u zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) závisí nejen na jejich celkové délce, ale zejména na poměru hlavičky a bičíku, kdy nejrychleji plavou spermie s kratší hlavičkou v poměru k jejich bičíku. Rychlost spermií je u zebříček dědičná (Mossman *et al.* 2009). Samci zebříček selektovaní na produkci delších spermií zplodili více potomků (až 64 %) než samci produkující kratší spermie (36 %). Rychlost spermií samců selektovaných na delší spermie byla vyšší v porovnání se samci selektovanými na krátké spermie. Zůstává tedy nejasné, zda reprodukční úspěch u zebříček ovlivňuje rychlost spermií nebo jejich délka (Bennison *et al.* 2014).

Pozitivní vztah mezi kompeticí spermií a jejich délkou našla také studie u savců. Byla provedena na 28 druzích primátů a 14 druzích hlodavců. Samci druhů, u nichž jsou samice polyandrinní (páří se s více než jedním samcem) mají v porovnání s druhy, kde jsou samice monoandrinní (páří se pouze s jedním samcem) výrazně delší spermie (Gomendio & Roldan 1991). Novější studie na 31 druzích primátů tento vztah nepotvrdila, našla ale pozitivní korelaci mezi intenzivní kompeticí o objemem krčku spermií. Samci druhů, u nichž jsou samice polyandrinní mají spermie s delším krčkem a větší varlata než samci monoandrinních druhů (Anderson & Dixson 2002). O rok později ovšem komparativní studie 83 druhů savců nenašla žádný vztah ani mezi intenzitou kompetice spermií a celkovou délkou spermie, ani jejich jednotlivých komponent-hlavičky, krčku či bičíku (Gage & Freckleton 2003).

3.1.1 Variabilita v délce spermie

Variabilita ve velikosti spermií pravděpodobně přímo ovlivňuje úspěšnost samců při oplození. Tato variabilita je u živočišných druhů obrovská (Miller & Pitnick 2002; Snook 2005). Velkou variabilitu v délce spermií nacházíme nejen mezi různými živočišnými druhy, ale také mezi populacemi jednoho druhu. Postkopulační pohlavní výběr u ptáků působí na morfologii spermií v evoluci jako stabilizující síla a dochází k selekci na optimální fenotyp spermie (Birkhead *et al.* 2005; Calhim *et al.* 2007; Kleven *et al.* 2008). Podle studie Immler *et al.* (2008) postkopulační pohlavní výběr snižuje variabilitu v morfologii spermií nejen mezi samci v populaci, ale také v rámci ejakulátu samce. Dále může být variabilita v morfologii spermií ovlivněna nejen postkopulačním pohlavním výběrem, ale i inbreedingem (Immler *et al.* 2008).

U samic některých druhů (např. sociálního hmyzu a ptáků) se vyskytují specializované útvary pro uchování spermií (sperm storage tubules, SSTs), které mohou mít druhově specifickou morfologii (délku) (viz výše Briskie *et al.* 1997). Délka spermie by měla odpovídat délce SSTs, příliš dlouhé a příliš krátké spermie mohou být znevýhodněny. To nemusí hrát roli, pokud není druh promiskuitní, stabilizující selekce na délku spermie se však může projevit u promiskuitních druhů.

Skutečně bylo na mezidruhové úrovni potvrzeno, že u pěvců, u nichž probíhá intenzivní kompetice spermií, dochází ke snížení variability v morfologii jejich spermií a samci produkují spermie s optimálním fenotypem (Birkhead *et al.* 2005; Calhim *et al.* 2007; Immler *et al.* 2008; Kleven

et al. 2008; Lifjeld *et al.* 2010). Intenzita kompetice spermií byla odhadnuta na základě frekvence mimopárové paternity a relativní hmotnosti varlat (Kleven *et al.* 2008). Na vnitrodruhové úrovni se tento vztah zatím prokázat nepodařilo. U druhů, u nichž postkopulační pohlavní výběr nepůsobí tak intenzivně a kompetice spermií je slabá, je vnitrodruhová variabilita samčích spermií větší (Birkhead *et al.* 2005; Calhim *et al.* 2007; Immler *et al.* 2008).

Ve srovnávací studii sociálního hmyzu (19 druhů mravenců a 8 druhů včel) pro které je typická polyandrie, byla také, stejně jako u ptáků, nalezena nižší variabilita v délce spermií v porovnání s druhy, pro které je typická monoandrie. Stejně jako u ptáků se zdá, že vyšší promiskuita vede ke snížené variabilitě v délce spermií byla nalezena jak mezi samci v rámci populace, tak v rámci ejakulátů jednotlivých samců (Fitzpatrick & Baer 2011). U sociálního hmyzu samice ukládají spermie ve svém reprodukčním traktu až několik desítek let, proto se u druhů s polyandrií díky intenzivnímu postkopulačnímu výběru předpokládá evoluce na optimální fenotyp spermie (den Boer *et al.* 2009; Fitzpatrick & Baer 2011).

Vnitrodruhové studie částečně podporují teorii, že variabilita v morfologii spermií vzrůstá u druhů s nízkou kompeticí spermií, a nemusí se jednat pouze o délku spermie. Při analýze 20 druhů pěvců spárovaných dle příbuznosti se spermie hýla obecného (*Pyrrhula pyrrhula*) v porovnání se spermii hýla škraboškového (*Pyrrhula erythaca*) morfologicky lišily nejvíce ze všech druhů zahrnutých do studie. Spermie hýlů obecných jsou ve srovnání se spermii ostatních pěvců krátké. Hlavička spermií hýla obecného je oválného tvaru, zatímco hlavička hýla škraboškového a ostatních pěvců je špičatá a připomíná spirálu. Hýl obecný má také extrémně malá varlata, což naznačuje, že kompetice spermií je u tohoto druhu nízká či může zcela chybět (Birkhead *et al.* 2006). Ta může být příčinou neobvyklé morfologie spermií (Birkhead *et al.* 2005; Birkhead *et al.* 2006). Mezi populacemi zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata*) byla nalezena mimořádná variabilita v délce spermií mezi samci. Tato variabilita je opět vysvětlována jako důsledek nízké úrovně kompetice spermií u tohoto druhu a malou selekcí na fenotyp spermie (Birkhead *et al.* 2005).

Samci vrabce domácího (*Passer domesticus*) jsou pod silným selekčním tlakem vedoucím k maximalizaci jejich fertilizačního úspěchu, jelikož samice často provádí mimopárové kopulace. Navzdory intenzivnímu postkopulačnímu výběru najdeme ale v ejakulátu samce velkou variabilitu v délce spermií (40 % variabilita v celkové délce spermií, 76 % v délce hlavičky spermií). Ejakuláty obsahující delší spermie mají vyšší procento motilních spermií v porovnání s ejakuláty obsahující kratší spermie. Spermie s kratší hlavičkou vzhledem k bičíku plavou ale rychleji a také mají delší životnost (Helfenstein *et al.* 2009). Samci vrabce tedy produkují jak dlouhé, tak krátké spermie s různě dlouhými či krátkými hlavičkami v poměru k bičíku, což se zdá v určitém rozporu s teorií, že postkopulační pohlavní výběr působí jako stabilizující selekce znevýhodňující spermie s extrémní morfologií a redukující variabilitu v jejich velikosti (např. Calhim *et al.* 2007; Kleven *et al.* 2008). Chybí však data o vztahu mezi morfologií spermií a fertilizačním úspěchem u vrabců. Studie na jiných

druzích zatím nepotvrdily, že samci se středně dlouhými spermii jsou v populaci zvýhodněni. Tento vztah byl studován např. u střízlíků zahradních (*Troglodytes aedon*) (Cramer *et al.* 2013).

S intenzitou postkopulačního pohlavního výběru souvisí délka i variabilita apikálního háčku u spermii hlodavců (Šandera *et al.* 2013). Háčku jako znaku souvisejícímu s kompeticí spermii u hlodavců se věnuje v kapitole Kooperace spermii.

3.2 Motilita a rychlost spermie

Rychlost, motilita (pohyblivost) a počet motilních spermii v ejakulátu jsou důležitými faktory mající vliv na úspěšnost oplození (Snook 2005; Kleven *et al.* 2009). Poslední dvě dekády se výzkum zaměřil zejména na kompetici spermii a její vliv na morfologii a rychlost spermii. Rychlost plavání se s intenzitou kompetice spermii u některých druhů živočichů zvyšuje (Nascimento *et al.* 2008; Fitzpatrick *et al.* 2009). Teoretické modely předpokládají, že delší spermie plavou rychleji a rychlejší spermie se tak dostanou k vajíčku dříve a jsou tak při kompetici spermii konkurenceschopnější (Snook 2005; Lüpold *et al.* 2009). Na motilitu a rychlost spermii má vliv mnoho faktorů, nejen délka, na kterou se výzkum nejprve zaměřil. Nyní se zdá, že velkou roli při motilitě a rychlosti spermii hraje morfologie a poměry různých částí spermie - hlavičky, krčku a bičíku (Helfenstein *et al.* 2009). Jiné faktory také musí být brány v potaz při vnějším oplození, jiné při vnitřním oplození (Simpson *et al.* 2013).

Jednou z průkopnických studií prokazujících vztah mezi velikostí a rychlostí spermii v rámci druhu byla studie na háďátcích obecných (*Cenorhabditis elegans*). Spermie háďátka nemají bičík a jejich pohyb je amébovitý. Většinu populace tvoří hermafroditi (99,9 %) schopni samooplození, samci (0,1 %) jsou vzácní. Jejich spermie se velikostně liší. Samci produkují větší spermie, které jsou až 10x rychlejší než spermie hermafroditů. Jejich produkce je sice nákladnější, ale v kompetici se spermii hermafroditů vítězí (LaMunyon & Ward 1998).

Také ve vnitrodruhové studii mořské ježovky (*Heliocidaris erythrogramma*), živočicha s vnějším oplozením, byla nalezena pozitivní korelace mezi délkou spermii a jejich rychlostí. Tento vztah byl potvrzen v rámci jednotlivých samčích ejakulátů, při porovnání ejakulátů mezi samci byl ale tento vztah slabý nebo úplně chyběl (Fitzpatrick *et al.* 2010).

U ryb, živočichů s převážně vnějším oplozením, je úspěšnost oplození také závislá na rychlosti plavání spermii. Ejakuláty obsahující rychlejší spermie se dostanou dříve k mikropylu vajíčka (malý otvor pro vstup spermie do vajíčka u ryb) a oplodní jej (Gage *et al.* 2004; Rosengrave *et al.* 2008). U cichlidovitých ryb z jezera Tanganyika mají druhy s vyšší úrovní kompetice spermii rychlejší a delší spermie a větší relativní hmotnost varlat. Vyšší rychlost spermii neměla na jejich životnost negativní vliv (Fitzpatrick *et al.* 2009). Kompetice zvýhodňuje rychleji plavající spermie např. u lososa (*Salmo salar*) a slunečnice obecné (*Lepomis macrochirus*) (Burness *et al.* 2004; Gage *et al.* 2004). U lososa měly rychleji plavající spermie kratší životnost (Gage *et al.* 2004). Podle fylogenetické analýzy se z pomalejších spermii vyvinuly rychlejší a poté se zvětšila i jejich velikost

(Gage *et al.* 2004; Fitzpatrick 2009). Byl zkoumán též vliv celkového počtu motilních spermií v ejakulátu a délka bičíku. Ani jedna z těchto vlastností nebyla při kompetici spermií u ryb významná (Gage *et al.* 2004). U živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) rychlost plavání spermií byla vyšší s vyšším rizikem predace. Tato malá ryбка čelí nejvyššímu riziku predace v dolních tocích ze strany větších ryb (např. *Hoplias malabaricus*, *Crenicichla frenata*), které se ale v horních přítocích díky přírodním překážkám v podobě peřejí a vodopádů nevyskytují (Elgee *et al.* 2010). Další studie u živorodky duhové objevila vztah mezi rychlostí plavání spermií a stářím ejakulátů. Mladší ejakuláty vykazovaly v porovnání se staršími ejakuláty téhož samce vyšší rychlost plavání. Žádné rozdíly v životnosti spermií mezi různě starými ejakuláty téhož samce se ale nenašly (Gasparini *et al.* 2014).

Na mezidruhové úrovni ve studii provedené na 40 druzích pěvců z čeledi vlhvcovitých (*Icteridae*) byl nalezen vztah mezi morfologií spermií a rychlostí. Rychlost plavání spermie klesá se zvyšující se délkou hlavičky. S rostoucí délkou krčku spermie se zvyšuje celková délka bičíku mezi délkou bičíku a rychlostí byla nalezena pozitivní korelace (Lupold *et al.* 2009). Také na vnitrodruhové úrovni u vrabce domácího (*Passer domesticus*) byla morfologie spermie určujícím faktorem pro rychlost plavání spermie (Helfenstein *et al.* 2009), viz kapitola Délka spermie. Rychlost a motilita spermií roste s intenzitou kompetice spermií (Kleven *et al.* 2009). Navíc u sociálně monogamních pěvců roste rychlost spermií s frekvencí mimopárové paternity. Mezi rychlostí spermií a velikostí snůšky, která koreluje s dobou uskladnění spermií v samičích skladovacích tubulech však nebyl nalezen žádný vztah (Kleven *et al.* 2009).

Motilita spermií je velmi důležitá u druhů, u nichž samice spermie skladují v reprodukčním traktu (Snook 2005). Skladovací tubuly slepice (*Gallus gallus domesticus*) obsadí rychleji spermie s větší motilitou. Samci, kteří produkují spermie s větší motilitou, zplodí až 73,3 % potomstva (Birkhead *et al.* 1999). Rovněž u krocanů divokých (*Meleagris gallopavo*) více motilní spermie oplodní více vajíček. Spermie s větší motilitou snáze pronikne periviteliní membránou vajíčka a dojde k fúzi jejich jader (Donoghue *et al.* 1998). Pro spermie je reprodukční trakt samice nepřátelským prostředím díky jeho spermicidním účinkům (Holman & Snook 2006). Spermie s větší motilitou rychleji uniknou před poškozením do samičích tubulů. To může být důvodem jejich většího zastoupení v tubulech (Birkhead *et al.* 1999).

Srovnávací studie provedená na savcích, konkrétně u primátů odhalila, že motilita spermií je ovlivněna pářícím systémem. Samci a samice makaka rhesus (*Macaca mulatta*) a šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) jsou promiskuitní, během krátké časové periody se páří s více partnery. Samice gorily západní (*Gorilla gorilla*) se páří s jedním dominantním samcem (jsou monogamní), který má harém samic (je polygynní). U lidí (*Homo sapiens*) počet partnerů ovlivňují kulturní zvyky (lidské společnosti jako celek jsou z 83 % polygynní, ze 16 % monogamní a z 1 % polyandrické). S intenzitou kompetice spermií rostla jejich rychlost. Nejrychlejší spermie mají samci makaka a šimpanze, zatímco spermie gorily jsou nejpomalejší. Rychlost lidských spermií se nachází mezi těmito dvěma extrémy (Nascimento *et al.* 2008). U jelena iberského (*Cervus elaphus hispanicus*) spermie s abnormální

morfologií mají menší motilitu a šanci na oplození (Malo *et al.* 2004). Novější studie našla vztah mezi morfologií různých částí spermie a rychlostí. Spermie s delší hlavičkou a spermie s delším bičíkem plavou rychleji. Naopak spermie s delším krčkem plavou pomaleji (Malo *et al.* 2006). To je překvapivé, protože teoretické modely předpokládají, že delší krček obsahuje více mitochondrií a ATP (adenosintrifosfát) sloužícího jako zásobárna energie a spermie s vyšším obsahem ATP tak mohou plavat rychleji. Tento vztah byl prokázán u ryb s vnějším oplozením (Vladič *et al.* 2002), viz kapitola Životnost a energetika spermií. Důležitým faktorem ovlivňujícím též rychlost a trajektorii plavání jsou poměry délky jednotlivých částí bičíku, kdy spermie s delší koncovou částí bičíku vykazují vyšší rychlost plavání (Malo *et al.* 2006).

Na motilitu a rychlost spermií mohou mít vliv i další faktory. Nelze vyloučit vliv samice, kterým se zabývám v kapitole Skrytá volba samice a také kooperace spermií, kterou se zabývám v samostatné kapitole. Rychlost spermií může mít na spermie i negativní vliv. S rostoucí rychlostí spermií může být snížena jejich životnost (Gage *et al.* 2004; Levitan *et al.* 2000). Rychlost spermií u ryb také může souviset s alternativními reprodukčními technikami (Gage *et al.* 2004), viz kapitola Životnost a energetika spermií.

3.3 Životnost a energetika spermií

V přírodě může mít na úspěšnost oplození vliv životnost spermií. Jde o interval přežití spermie. Měří se obvykle jako časová perioda, po kterou všechny spermie pozorované pod mikroskopem vykazují pohyb (Vladič *et al.* 2002). Při tření ryb samci a samice nemusí gamety uvolňovat současně, a tak budou mít výhodu déle žijící spermie (Gage *et al.* 2004).

Zda s rostoucí rychlostí spermií klesá jejich životnost, zůstává nejasné, jelikož studie se liší. U afrických cichlid neměla rychlost spermií na jejich životnost vliv (Fitzpatrick *et al.* 2009). Opačný výsledek ale přinesl výzkum u lososa a slunečnice (Burness *et al.* 2004; Gage *et al.* 2004). Také u ježovky měla vyšší rychlost spermií negativní vliv na jejich životnost (Levitan *et al.* 2000). Ježovka *Strongylocentrotus purpuratus* má v porovnání s ježovkou *Strongylocentrotus droebachiensis* rychlejší spermie, ty ale mají nižší životnost (Levitan 1993). U již zmiňovaného vrabce domácího (*Passer domesticus*) souvisí s životností spermií jejich morfologie. Ejakuláty samců obsahující delší spermie mají vyšší procento motilních spermií bezprostředně po ejakulaci (65 % motilních spermií). Tyto spermie ale velmi rychle ztrácí svou motilitu a po 345 sekundách vykazují motilitu už jen 15 % spermií. Ejakuláty obsahující kratší spermie vykazují menší motilitu (40 % motilních spermií), ovšem tyto spermie mají delší životnost (Helfenstein *et al.* 2009).

ATP (adenosintrifosfát) je nukleotid, který je hlavním zdrojem chemické energie při metabolických procesech v buňce (Vilar *et al.* 1980). Slouží k pohybu bičíku a tak k motilitě spermií. Ve spermiích vzniká dvěma procesy, oxidativní fosforylací a glykolýzou. Oxidativní fosforylace probíhá v mitochondriích v přední části krčku spermií, zatímco glykolýza v enzymech vázaných na bičík spermie. Enzymy tak mohou poskytnout energii i vzdálenému konci bičíku (Ford

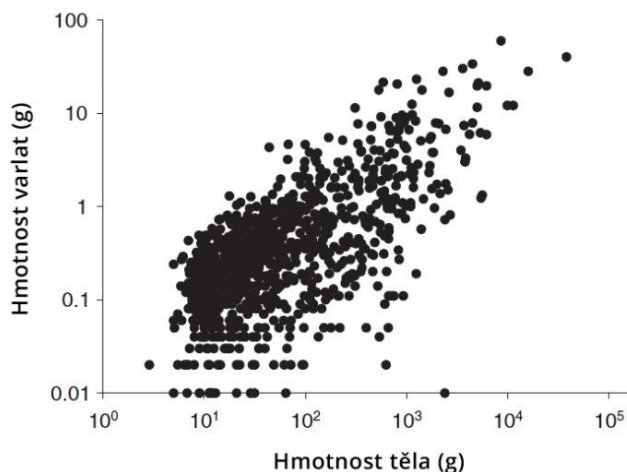
2006). Hydrolyza ATP na ADP (adenosinmonofosfát) a Pi (fosfát) předchází pohybu bičíku a dochází při ní k uvolnění energie (Vilar *et al.* 1980).

U některých druhů ryb se vyvinuly i alternativní reprodukční techniky, jako je tomu např. u slunečnice obecné (*Lepomis macrochirus*) či lososa obecného (*Salmo salar*). Kromě teritoriálních samců, kteří se třou v blízkosti samice existují i „sneaker“ samci. Ti se třou tajně v blízkosti teritoriálních samců a samic (Vladič *et al.* 2002; Burness *et al.* 2004). V češtině by byl tomuto výrazu asi nejbližší proutník nebo intrikán, dále ale budu používat anglický výraz „sneaker“. „Sneaker“ samci jsou na rozdíl od teritoriálních samců malí, rozdíl v jejich velikosti může činit až 99 % (Vladič *et al.* 2002). Dospívají předčasně, pro samice jsou neatraktivní a do produkce spermií investují více než teritoriální samci. Ti jsou tak vystaveni velkému riziku kompetice spermií ze strany „sneaker“ samců. Přestože „sneaker“ samci mají pouze zlomkové množství spermií v porovnání s teritoriálními samci (asi 20 %), dokážou oplodnit stejný počet vajíček (Vladič *et al.* 2002). Jejich spermie mají vyšší počáteční rychlost plavání, ale jejich spermie jsou motilní kratší dobu ve srovnání se spermii teritoriálních samců. Vyšší počáteční rychlost je velice výhodná, jelikož většina vajíček je oplozena během 5 až 10 vteřin po ejakulaci. U spermií „sneaker“ samců slunečnice obecné byla objevena až o 50 % vyšší intracelulární zásoba ATP, která je možná důvodem, proč jejich spermie plavou rychleji (Burness *et al.* 2004). Rozdíly v životnosti u spermií „sneaker“ a teritoriálních samců lososa obecného ale potvrzeny nebyly (Vladič *et al.* 2002).

Při výzkumu více než 300 druhů savčích spermií byl objeven vztah mezi délkou a objemem krčku a délkou bičíku (Cardullo & Baltz 1991). Objem a délka krčku se lineárně zvyšuje s délkou bičíku, spolu s délkou krčku roste počet mitochondrií a koncentrace ATP (Cardullo & Baltz 1991; Vladič *et al.* 2002). Bylo proto navrženo, že spermie s delším krčkem mají větší počet aktivních mitochondrií a mohou tak mít větší kapacitu pro ATP syntézu na pohon bičíku (Cardullo & Baltz 1991). V mezidruhové studii zkoumající spermie pěvců byly nalezeny rozdíly v koncentraci ATP. Spermie s delším krčkem sice vykazovaly vyšší hladinu intracelulárního ATP, tyto vyšší koncentrace ale neměly na rychlost plavání spermií daného druhu žádný vliv (Rowe *et al.* 2012).

3.4 Velikost ejakulátu a produkce spermií

Jak už bylo zmíněno výše, znakem intenzivní kompetice spermií je velká relativní hmotnost varlat, která koreluje s produkcí spermií (Harcourt *et al.* 1981; Møller & Briskie 1995; Byrne *et al.* 2002; Preston *et al.* 2003; Pitcher *et al.* 2005). Relativní hmotnost varlat stoupá se zvyšující se celkovou hmotností těla, vztah je znázorněn na obr. 3 (Harcourt *et al.* 1981; Byrne *et al.* 2002; Pitcher *et al.* 2005). Největší varlata mají samci promiskuitních druhů. U čeledi lidoopů (*Pongidae*) nalezneme největší varlata u šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*). Samci jsou velmi promiskuitní, jejich varlata váží až 120g. Naopak samci goril (*Gorilla gorilla*) a orangutanů (*Pongo pygmaeus*) promiskuitní nejsou. Hmotnost jejich varlat je vzhledem k hmotnosti těla nižší, tj. 30 g a 35 g (Harcourt *et al.* 1981).



Obr. 3. Vztah mezi hmotnostmi varlat a hmotnostmi těla. Převzato a upraveno podle Pitcher *et al.* 2005.

U ptáků souvisí relativní hmotnost varlat s frekvencí mimopárové paternity (Møller & Briskie 1995; Pitcher *et al.* 2005). Druhy s vysokou frekvencí mimopárové paternity (např. strnad pestrý *Calcarius pictus* či modropláštník modrofialový *Malurus splendens*) mají velká varlata vzhledem k velikosti těla v porovnání s druhy s nízkou či žádnou frekvencí mimopárové paternity (Møller & Briskie 1995). Velikost varlat také roste s velikostí snůšky, kdy cílem samců promiskuitních druhů je oplodnit co nejvíce samičích vajíček a mít tak velký počet potomků (Pitcher *et al.* 2005).

Velká relativní hmotnost varlat se vyvinula patrně proto, aby samci ptáků při četných mimopárových kopulacích či samci jiných promiskuitních druhů byli schopni produkovat, skladovat i ejakulovat dostatek spermií a vyhnuli se riziku jejich úplnému vyčerpání (Pitcher *et al.* 2005). Tento jev byl potvrzen také u ovce domácí (*Ovis aries*, plemeno Soay). Samci s velkými varlaty měli v rámci populace reprodukční výhodu nad samci s menšími varlaty (Preston *et al.* 2003).

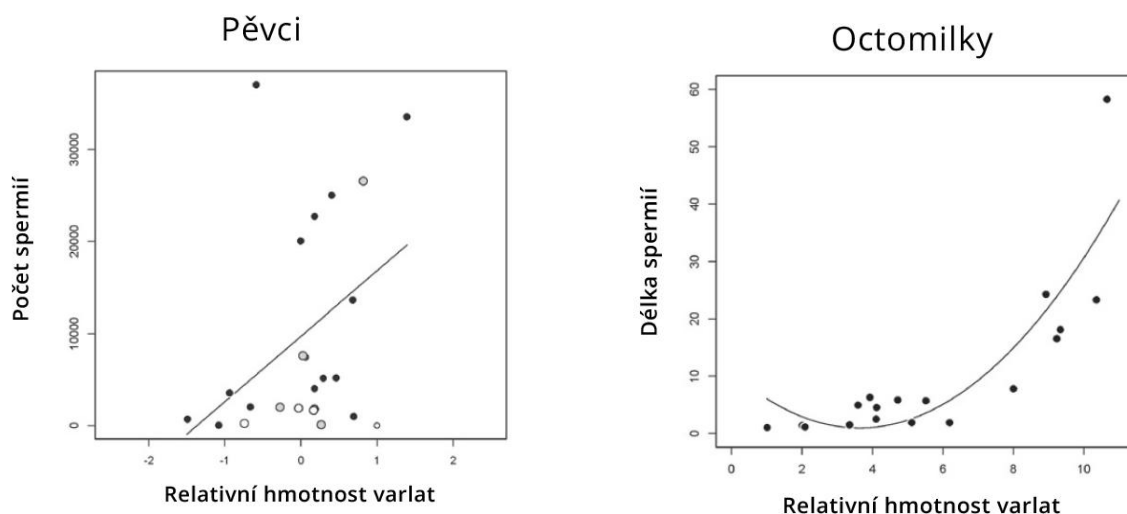
Pokud se samice páří s více než jedním samcem, samcovou prioritou je nejen zvýšená produkce spermií, ale také co nejvyšší zdatnost jeho spermií (Byrne *et al.* 2002; Kilgallon & Simmons 2005). Kompetice spermií ovlivňuje kvalitu a množství ejakulátu a samci jsou schopni přizpůsobit jeho množství (tzv. alokace), kvalitu a také počet spermií v něm obsažených (Kilgallon & Simmons 2005). Tato schopnost strategického přidělu ejakulátu je jev známý jako fenotypová plasticita ejakulátu (Kelly & Jennions 2011). Produkce spermií se zdá být pro samce nákladnou. Je na ně vyvíjen tlak, aby spermie adaptivně alokovali, zejména pokud je intenzita kompetice spermií vysoká. V posledních 20ti letech byla vytvořena celá řada teoretických modelů, které předpovídají, co konkrétně ovlivňuje velikost ejakulátu (Kelly & Jennions 2011).

1) Prvním důvodem je riziko a přítomnost ostatních samců-rivalů těsně před kopulací. Pokud je přítomný jeden rival, samec zvýší velikost svého ejakulátu oproti situaci, pokud by jiný samec nebyl

přítomný. Naopak pokud je samců-rivalů více, samec do velikosti ejakulátu nebude investovat tolik, protože intenzita kompetice spermií bude příliš vysoká (Kelly & Jennions 2011).

Samec může investovat do počtu spermií, jejich celkové délky a velikosti, zvýšit jejich motilitu nebo při riziku mimopárových kopulací zvýšit celkové množství ejakulátu (Pitnick *et al.* 1995; Birkhead *et al.* 2002; Preston *et al.* 2003; Pitcher *et al.* 2005; Immler *et al.* 2011). Schopnost samců investovat do ejakulátu byla studována i u lidí. Muži měli v ejakulátu více motilních spermií po zhlédnutí obrázků se sexuální tematikou představovanou jednou ženou a dvěma muži (představující konkurenci) v porovnání s ejakulátem po shlédnutí obrázků jen se ženou. Vliv na pohyblivost spermií měly ale také psychické a fyzické faktory, kdy více pohyblivých spermií měli muži vyrůstající v městském prostředí a s vyšší sexuální aktivitou. Negativní vliv na kvalitu lidských spermií také představuje kouření, alkohol a nošení mobilních telefonů v předních kapsách kalhot (Kilgallon & Simmons 2005).

Přestože samci většiny zvířat produkují obrovské množství malých spermií, někteří produkují malý počet velkých spermií a to nás vede k myšlence, že u samců dochází ke kompromisu mezi velikostí a počtem spermií. Tento kompromis by se mohl měnit s rizikem kompetice spermií (Immler *et al.* 2011). Tato hypotéza byla testována na hmyzu a ptácích, konkrétněji u octomilek a pěvců. Pěvci s intenzivní kompeticí spermií investují do jejich počtu, zatímco octomilky do jejich velikosti (Pitnick *et al.* 1995; Immler *et al.* 2011). Pro pěvce jakožto větší živočichy (obratlovce) s většími těly i reprodukčními orgány je vyšší počet spermií výhodný, protože v reprodukčním traktu samice dochází ke zředění ejakulátu, hustota spermií je menší a vyšší počet spermií je kompenzován jejich menší velikostí. U menších živočichů (bezobratlí), v tomto případě octomilek je výhodná větší velikost spermií, které mohou spermie jiných samců z reprodukčního traktu samice vypudit a vyhrát tak v kompetici. Oba vztahy jsou znázorněny na obr. 4 (Immler *et al.* 2011).



Obr. 4. Délka a počet spermií v závislosti na intenzitě kompetice spermií. Vlevo: vztah mezi počtem spermií a relativní hmotností varlat u pěvců. Vpravo: vztah mezi délkou spermií a relativní hmotností varlat u octomilek.

Převzato a upraveno podle Immler *et al.* 2011.

Při výzkumu 42 druhů octomilek (rod *Drosophila*) byla nalezena obrovská variabilita v délce spermií, které mohou být až 20x delší než velikost samce. Daní za produkci takto dlouhých spermií je pravděpodobně opožděná dospělost samců v porovnání se samicemi. Pro toto prodloužené sexuální dospívání byly u octomilek navrženy 2 hypotézy. Hypotéza o produkci spermií navrhuje, že produkce takto dlouhých spermií vyžaduje více času a energie než kratší spermie, a tak je délka spermií a samcova dospělost kompromisem. Druhá hypotéza navrhuje, že délka dospívání je funkcí velikosti těla a u octomilek byl mezi velikostí těla a délkou spermií prokazatelný vztah. Podpořeny byly obě hypotézy, byl nalezen vztah mezi délkou spermií a dospělým věkem samců a také vztah mezi velikostí těla samce a jeho dospělým věkem (Pitnick *et al.* 1995).

2) Druhým důvodem může být fakt, zdali už samice kopulovala a pokud ano, tak kolikrát. Teoretický model předpovídá, že pokud je samice pannou, může samec předpokládat, že se samice znovu pářit nebude. Pokud už samice kopulovala, může mít ve skladovacích orgánech přítomny spermie jiných samců. Možná je to překvapivé, ale samec bude při kopulaci se samicí-pannou produkovat ejakulátu méně, protože riziko, že samice bude kopulovat s dalším samcem, vyhodnotí jako nízké a více ejakulátu investuje do kopulace s promiskuitní samicí (Kelly & Jennions 2011). Důkazem tohoto chování mohou být zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), které jsou známé mimopárovými kopulacemi, k nimž dochází po skončení období páření v páru. Při těchto mimopárových kopulacích samci maximalizují kvalitu i počet spermií v ejakulátu, kdy je v něm obsaženo až 7x více spermií než v běžném ejakulátu při párové kopulaci. Tento ejakulát může oplodnit až 84 % vajíček, zřejmě v důsledku většího počtu spermií. Důležité je ale i načasování mimopárové kopulace (Birkhead *et al.* 2002).

3) Třetím důvodem může být kvalita samice. Považuje-li samec samici za atraktivní a kvalitní, investuje do ejakulátu více. Pokud samec kopuluje se samicemi, jejichž kvality jsou velmi rozdílné, ponechá si samec více ejakulátu pro použití při pozdějších kopulacích (Kelly & Jennions 2011).

4. Kooperace spermií

V předchozích kapitolách jsem se věnovala postkopulačnímu výběru a jeho vlivu na produkci a některé morfologické adaptace spermií. V zájmu každé samice je, aby byla oplozena všechna vajíčka spermiemi nesoucími ty nejlepší geny pro potomky. Prioritou každé spermie je udělat cokoliv, aby to byla právě ona, která oplodní samičí vajíčko. To může znamenat i dočasné spojenectví mezi některými spermiemi, kooperaci. Na několika místech jsem zmínila kooperaci spermií jako faktor, který může souviset jednak s postkopulačním pohlavním výběrem, tak i s morfologickými adaptacemi samotných spermií (Moore *et al.* 2002; Immler *et al.* 2007). Kooperace nastává při kompetici spermií mezi ejakuláty různých samců, kdy sesterské spermie (pocházející od stejného samce) vzájemnou týmovou spoluprací získávají pro sebe přímé zisky, kdy spermie oplodní vajíčko sama nebo nepřímé zisky, kdy pomůže své sesterské spermii (Pizzari & Foster 2008). Kooperace spermií je předpokládána u druhů s vysokou mírou kompetice spermií.

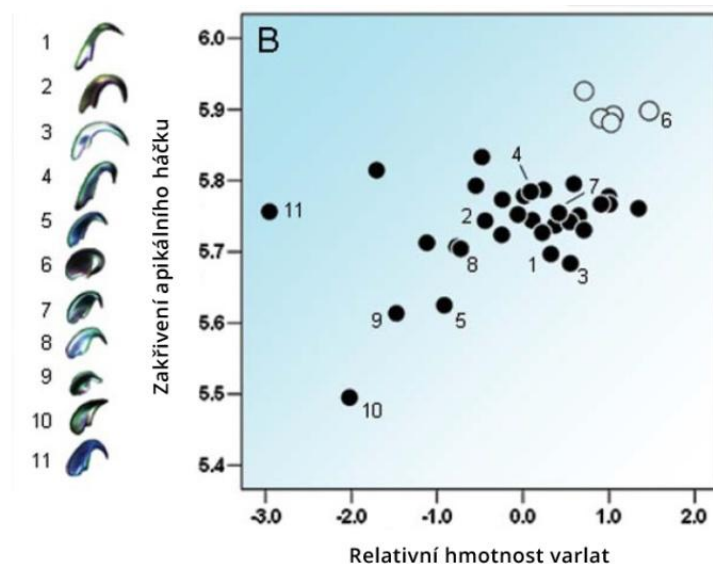
4.1 Shlukování spermií

Shlukování spermií bylo nalezeno u několika taxonů obratlovců i bezobratlých, kdy mezi sebou párují dvě až stovky spermií, nejčastěji před nebo krátce po ejakulaci (Pizzari & Foster 2008). Spermie se spojují v oblasti hlavičky, která je tomu morfologicky přizpůsobena např. zploštělou stranou nebo apikálním háčkem (Mackie & Walker 1974; Immler *et al.* 2007). Rychlost plavání je pro spermie důležitá (viz kapitola Motilita a rychlost spermií), protože samičí reprodukční trakt pro spermie představuje nehostinné prostředí a čím rychleji spermie dorazí k vajíčku, tím menší poškození jí hrozí (Holman & Snook 2006). Vzájemná kooperace spermií, kdy spermie utváří shluky, má vliv na jejich motilitu, rychlost a efektivnější migraci k vajíčku (Pizzari & Foster 2008). Za přítomnosti ejakulátů více samců v reprodukčním traktu samice či v laboratorních podmínkách mohou být spermie schopny rozpoznávat své příbuzné a na základě této příbuznosti tvořit shluky (Fisher & Hoekstra 2010).

U obratlovců, spermie potkana obecného (*Rattus norvegicus*) se do sebe vzájemně zaklesnou apikálními háčky na hlavičkách spermií a vytvoří shluky o počtu 5 až 50 jedinců. Tyto shluky plavou rychleji než spermie, které plavou samostatně (Immler *et al.* 2007). U myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*) se spermie spojují velmi protáhlým apikálním háčkem, kterým se zaháknou o bičík jiné spermie a vytvoří shluky až o tisících spermií, které opět plavou rychleji než jednotlivci (Moore *et al.* 2002). Naopak u myši domácí (*Mus musculus*), kde spermie tvoří shluky o 3 až 30 jedincích, nemá shlukování spermií na jejich rychlost vliv (Immler *et al.* 2007). Schopnost tvořit vláčky by mohla souviset s mírou kompetice spermií daného druhu. Apikální háček se mezi druhy myšovitých hlodavců skutečně výrazně liší svou velikostí, tvarem a zakřivením a promiskuitní druhy (s větší velikostí varlat) mají spermie s delšími, výrazněji zakřivenějšími apikálními háčky, což naznačuje větší tendenci k tvoření vláčků (Immler *et al.* 2007; Šandera *et al.* 2013). Vztah mezi

zakřivením apikálního háčku a relativní hmotností varlat je znázorněn na obr. 5. U druhů s intenzivní kompeticí spermií tak patrně probíhá silná selekce jak na rychlost a kooperaci spermií, tak na morfologii apikálního háčku.

Základním předpokladem výše uvedeného je, že vláčky tvoří vždy pouze příbuzné spermie (ideálně spermie jednoho samce). U spermií hlodavců rodu *Peromyscus* byla pozorována schopnost spermií vytvářet shluky o 2 až 40 jedincích, které plavou rychleji než jednotlivé spermie. Tyto shluky jsou skutečně vytvářeny na základě genetické příbuznosti spermií. Křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*) je velmi promiskuitní. Jeho spermie vytváří shluky pouze se sesterskými spermii, pocházejícími od stejného samce. Spermie křečka *Peromyscus polionotus*, který je monogamní, oproti tomu v laboratorních podmínkách při smíchání ejakulátů více samců tvořily shluky bez ohledu na genetickou příbuznost (Fisher & Hoekstra 2010).



Obr. 5. Vztah mezi zakřivením háčku a relativní hmotností varlat. Hlavičky spermií vykazují velkou variabilitu mezi hlodavci: (1) *Rattus tuneyi*, (2) *Mastomys coucha*, (3) *Leopoldamys sabanus*, (4) *Niviventer cremoriventer*, (5) *Bandicota bengalensis*, (6) *Apodemus argenteus*, (7) *Maxomys surifer*, (8) *Acomys cahirinus*, (9) *Paruromys dominator*, (10) *Bunomys fratrorum*, (11) *Notomys alexis*. Světlé body značí druhy patřící do rodu *Apodemus*.

Převzato a upraveno podle Immler *et al.* 2007.

Ke shlukování či párování spermií dochází již v nadvarletí během jejich zrání (Moore & Moore 2002; Johnston *et al.* 2007). Shlukování spermií nebylo pozorováno jen u hlodavců, ale například i ptakořitných či vačnatců. U vačic se spermie párují díky spojení hlaviček přes plazmatické membrány pokrývající akrozom a chovají se jako samostatné jednotky se dvěma bičíky. Spárované spermie mají koordinovaný pohyb, což výrazně zvyšuje jejich rychlost v porovnání s nespárovanou spermii. Trajektorie jejich plavání je přímější (Moore & Moore 2002). Čím více spermií ježury australské (*Tachyglossus aculeatus*) tvoří shluk, tím vyšší má shluk motilitu v porovnání s menšími shluky či samostatně plavajícími spermii (Johnston *et al.* 2007).

Také u bezobratlých najdeme důkazy o párování a shlukování spermií. Spermie potápníka vroubeného (*Dytiscus marginalis*) jsou k párování přizpůsobeny plochou stranou, kterou se k sobě přiloží a vytvoří pár. Bičíky zůstanou volné, k plavání využívají oba a jedna spermie zůstane lehce předsunuta před druhou (Mackie & Walker 1974). Shluky spermií střechatky *Parachauliodes japonicus* se před uložením do samičí spermatéky rozpadnou a spermie jsou uloženy samostatně (Hayashi 1998). Vyšší rychlost shluků může být výhodná a favorizována při kompetici spermií, neboť reprodukční trakt samice je prostředí viskózní a nehostinné. Větší a těžší shluky spermií střechatky tak mají při plavání výhodu (Hayashi 1998). U střevlíka *Carabus insulicola* mohou být rychleji plavající shluky výhodné, pokud samci hrozí odmítnutí jeho spermatoforu samičí (Takami & Sota 2007).

Kooperaci spermií zmíněnou výše můžeme označit za altruismus spermií. Altruismus se do popředí zájmu dostal díky sociobiologii v 60. a 70. letech 20. století (Pizzari & Foster 2008). Při altruismu spermie obětuje své vlastní zájmy ve prospěch jiných. Jinak řečeno, spermie se nerozmnoží a přenechá tuto možnost jiné spermii, které pomůže. Tato strategie může ovlivnit morfologii spermií.

4.2 Paraspermie a euspermie

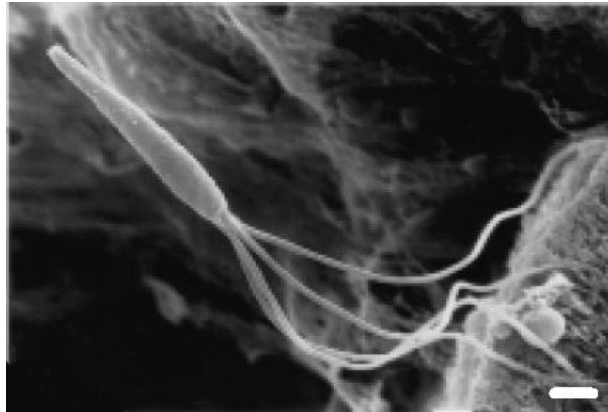
Existují druhy živočichů, u nichž dochází k heteromorfismu (polymorfismu) spermií, kdy se spermie mezi sebou morfologicky liší (Swallow & Wilkinson 2002). Příčinu tohoto heteromorfismu ale stále neznáme (Hayakawa 2007). Variabilita ve velikosti a tvaru spermií nastává nejen mezi samci v rámci druhu, ale i v rámci ejakulátů jednotlivých samců (Oppliger *et al.* 2003). Jde o tzv. paraspermie a euspermie (někdy také nazývané jako apyrenní a eupyrenní spermie).

4.2.1 Morfologie paraspermií a euspermií

Euspermie jsou schopny oplození vajíčka, zatímco druhý typ, paraspermie, vajíčko oplodnit nemohou. Paraspermie můžeme rozdělit do tří skupin podle vzhledu jádra. Apyrenní spermie jádro nemají, oligopyrenní spermie mají méně jaderné hmoty a hyperpyrenní spermie, které mají více jaderné hmoty vzhledem k euspermiím (Meves 1903 podle Hayakawa 2007). Často se s paraspermiemi setkáváme u bezobratlých živočichů, zatímco u obratlovců byly paraspermie prokázány pouze u kostnatých ryb. Na jejich velikostní a tvarovou variabilitu může mít vliv kompetice spermií (Baker & Bellis 1988). Paraspermie mohou tvořit významný podíl ejakulátu (Holman & Snook 2006; Pizzari & Foster 2008).

Při spermatogenezi u plže *Pomacea canaliculata* pozorujeme u paraspermií nejprve laločnatá jádra, která jsou později degradována a vyloučena sekrečními granuly z buňky. Paraspermie také mají oproti euspermiím s jedním bičíkem bičíků více, obvyklý počet je 3 a více (obr. 6, Winik *et al.* 2001). U dalšího plže, bahenky tmavé (*Viviparus ater*), závisí na délce paraspermií schopnost samce oplodnit úspěšně samičí vajíčka. Čím delší parapermie samec má, tím zplodí více potomků. Tento jev také

může souviset se skrytou volbou samice. Ta může favorizovat samce, v jejichž ejakulátech jsou delší spermie (Oppliger *et al.* 2003).



Obr. 6. Paraspermie plže *Pomacea canaliculata*.

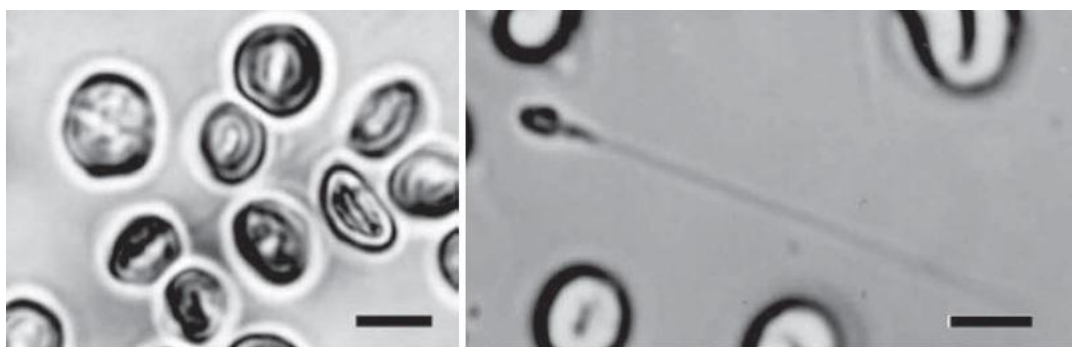
Měřítka 1 μm . Převzato a upraveno podle Winik *et al.* 2001.

Zatím nejvíce důkazů o heteromorfismu spermií máme u hmyzu. Cikáda *Graptosaltria nigrofuscata* produkuje dlouhé (123,4 μm) a krátké spermie (78,7 μm). Oba typy tvoří shluky, delší spermie mají navíc téměř 1,6x delší jádro než mají kratší spermie. V samičích spermatékách jsou ale skladovány pouze dlouhé spermie, proto se předpokládá, že krátké spermie představují paraspermie, které se neúčastní oplození (Kubo-Irie *et al.* 2003). Oplození u octomilky (*Drosophila pseudoobscura*) probíhá dlouhými euspermiemi, které jsou až 4x delší než paraspermie. Euspermie mají také delší hlavičku. Paraspermie tvoří po ejakulaci až 44 % ejakulátu, ale uskladněny jsou v samičích reprodukčních orgánech pouze euspermie (Snook *et al.* 1994). Ejakulát bource morušového (*Bombyx mori*) obsahuje až 4x více paraspermií než euspermií. Při spermatogenezi jádro euspermií zůstává v přední části hlavičky, zatímco u paraspermií je peristaltickým „ždímavým“ pohybem z buňky zcela vypuzeno. Euspermie jsou oproti paraspermiím až 2x delší (Kawamura *et al.* 2000). Bez přítomnosti paraspermií v ejakulátu nemusí k oplození vajíček u bource morušového vůbec dojít. Pokud byl v pokusu z ejakulátu vždy jeden typ spermií zcela odstraněn, a to jak euspermie, tak paraspermie, tak k oplození nedošlo. Teprve když oba typy spermií byly v ejakulátu přítomny, bylo oplozeno okolo 80-95 % vajíček (Sahara & Takemura 2003).

U motýlů a můr jsou ve většině případů paraspermie kratší a tenčí v porovnání s euspermiemi (Gage 1994; Morrow & Gage 2000). U motýlů se délka paraspermií pohybuje mezi 216–756 μm a délka euspermií mezi 345–1545 μm , u můr délka paraspermií mezi 106–883 μm a délka euspermií mezi 110–12675 μm (Gage 1994; Morrow & Gage 2000). Byla nalezena také souvislost mezi množstvím paraspermií produkovaných samcem a mírou promiskuity samic. Samice motýla běláška řepkového (*Pieris napi*) jsou promiskuitní v závislosti na tom, kolik paraspermií se nachází v ejakulátu samce, s nímž kopulují, může to být až 90 %. Ve spermatékách samic, které kopulovaly s více než jedním samcem, bylo nalezeno méně paraspermií než ve spermatékách samic, které kopulovaly

jenom jednou. Samec, který má v ejakulátu více paraspermii, čelí nižšímu riziku, že samice bude kopulovat s dalším samcem a jeho spermii tak nebudou vajíčka oplozena (Cook & Wedell 1999).

U obratlovců máme důkaz o existenci paraspermii pouze u kostnatých ryb. Jedním z důvodů tohoto nedostatku může být fakt, že morfologicky odlišné spermie mohou být považovány za malformace a nemusí jim proto být věnována pozornost (Swallow & Wilkinson 2002). Vranka Gilbertova (*Hemilepidotus gilberti*) je mořský druh ryby s alternativní reprodukční technikou. Produkuje imotilní paraspermie, které mají oválný tvar, délku 5–7 μm , obvykle 2 jádra, bičík chybí. Hlavička euspermii obsahuje jádro diskovitého tvaru, spermie mají krátký krček a dlouhý bičík (až 20 μm). Paraspermie tvoří až 50 % objemu ejakulátu. Žádná produkce paraspermii neprobíhá bez produkce euspermii a naopak (obr. 7, Hayakawa *et al.* 2002a).



Obr. 7. Spermie vranky Gilbertovy, vlevo paraspermie, vpravo euspermie. Měřítko 5 μm . Převzato a upraveno podle Hayakawa *et al.* 2002a.

4.2.2 Funkce paraspermii

Bylo navrženo mnoho hypotéz, k čemu paraspermie mohou sloužit. Předpokládá se, že produkce paraspermii je méně nákladná než produkce euspermii (Cook & Wedell 1999), a proto by paraspermie měly sloužit k ochraně euspermii a zvyšovat tak jejich šance na přežití (Holman & Snook 2006). Paraspermie by mohly pomáhat euspermii s dopravou k vajíčku či s uskladněním v samičím reprodukčním traktu. Také by mohly být schopny odstranit ze samičích skladovacích prostor spermie cizích samců z předešlých kopulací či zabránit přístupu k vajíčku spermii ejakulovaným samcem až po nich tvorbou shluků, zátek či bariér připomínajících sítě (Baker & Bellis 1988; Kura & Nakashima 2000). Hypotéza o tom, že paraspermie brání euspermii rivalů v přístupu k vajíčkům zůstává u vranky Gilbertovy nepotvrzena. Paraspermie vytvoří kolem euspermii shluky, takže euspermie skutečně nemohou oplodnit vajíčko, problémem ale zůstává fakt, že paraspermie obklopují nejen euspermie samců-rivalů, ale také sesterské euspermie (Hayakawa *et al.* 2002b). U většiny taxonů je tak funkce paraspermii neznámá a experimentální data chybí (Pizzari & Foster 2008).

Paraspermie se také mohly vyvinout jako odpověď na skrytou volbu samice, které mohou preferovat např. větší množství ejakulátu, delší či motilnější spermie a mohou hodnotit kvalitu a podíl paraspermii samce na ejakulát (Oppliger *et al.* 2003; Holman & Snook 2006).

5. Skrytá volba samice

Až dosud jsem se zabývala jevy souvisejícími s kompeticí spermií. Méně známou a studovanou formou postkopulačního výběru je samičí výběr spermií. Ten může také ovlivnit morfologické adaptace spermií, hlavně u druhů, u nichž dochází k vnitřnímu oplození a ke skladování spermií v samičím reprodukčním traktu (Birkhead 2010). Skrytá volba samice probíhá jako forma intersexuálního postkopulačního výběru (Birkhead 2010). Skrytou volbou samice je myšleno chování, fyziologické a morfologické funkce samice. Těmi může favorizovat spermie určitého samce před jinými při kopulaci i po proběhnutí kopulace, a tak ovlivňovat jejich šance na reprodukci (Thornhill 1983; Pitnick & Brown 2000; Anderson *et al.* 2006). Výběrem konkrétních spermií pro oplození mohou ovlivnit paternitu, a tak zajistit pro potomky dobré geny od nejkvalitnějších samců (Ward *et al.* 2008). Každá vlastnost, která zvyšuje úspěch samce při oplození, např. délka jeho penisu, snižuje možnost kontroly nad pářením samici (Thornhill 1983).

V praxi je obtížné rozlišit mezi skrytou volbou samice a kompeticí spermií, protože tento proces probíhá skrytě uvnitř samičího těla a nelze jej pozorovat přímo (Birkhead 1998; Birkhead & Pizzari 2002). Na rozdíl od kompetice spermií, jevu skryté volby samice, nebylo v minulosti věnováno tolik pozornosti. Byla považována za méně účinnou a důležitou, i když může jít o hodně podceňovanou sílu pohlavního výběru. Až do 80. let 20. století byl výzkum postkopulačního pohlavního výběru zaměřen především na samce. U samic se výzkum týkal pouze prekopulačního pohlavního výběru (Birkhead 2010). Pravděpodobně je to však jev rozšířený, skrytá volba samice byla v přírodě prokázána u více než 100 druhů (Eberhard 1996). Nejprve ale studium tohoto jevu vyžadovalo pochopení mechanismů spojených s inseminací, oplozením a skladováním spermií v samičím reprodukčním traktu. Nejvíce důkazů o existenci jevu skryté volby samice se zatím povedlo najít u bezobratlých živočichů (např. Thornhill 1983; Miller & Pitnick 2002; Ward *et al.* 2008; Peretti & Eberhard 2010; Higginson *et al.* 2012).

Samice může mít kontrolu nad přenosem spermií jak při probíhající kopulaci, tak také po ní. Pokud samce nenechá dokončit inseminaci, nemusí dojít k úspěšnému oplození vajíčka (Thornhill 1983). Po kopulaci může samice použít k oplození jen spermie preferovaného (např. dominantního) samce, vypudit či přesunout spermie subdominantních samců v rámci svého reprodukčního traktu nebo odmítnout spermatofor nevhodného či neatraktivního samce (Pizzari & Birkhead 2000; Wagner *et al.* 2004; Bussiégre *et al.* 2006; Cordoba-Aguilar 2006; Peretti & Eberhard 2010; Dean *et al.* 2011). Vypuzení spermií je zachyceno na obr. 8. Kritériem pro vypuzení spermií může být kromě postavení samce také stáří jeho ejakulátu (Snook & Hosken 2004; Wagner *et al.* 2004).

U ryb s vnějším oplozením je také nezanedbatelný vliv vaječnickové tekutiny na spermie. Tu samice ryb uvolňuje s vajíčky při tření a ovlivňuje chování spermií (Rosengrave *et al.* 2008). U pstruha obecného (*Salmo trutta morpha fario*) vaječnicková tekutina samic ve srovnání s vodou prodlužuje motilitu a oplozovací schopnost spermií (Lahnsteiner 2002). Spermie sivena severního

(*Salvelinus alpinus*) při vyšších koncentracích vaječnickové tekutiny mají lineárnější trajektorii plavání (Turner 2002; Urbach *et al.* 2005).



Obr. 8. Samice racka tříprstého (*Rissa tridactyla*) vypuzující sperma z jejího reprodukčního traktu.

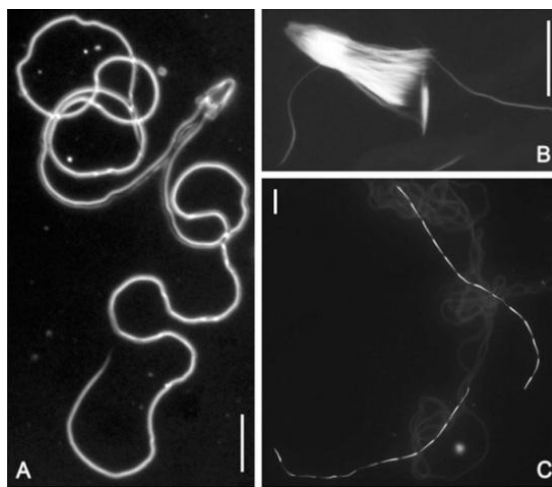
Převzato a upraveno z Wagner *et al.* 2004.

5.1 Koevoluce morfologie spermie a samičího reprodukčního traktu

Vliv kryptického výběru na fenotyp spermie se těžko studuje. Určitým vodítkem může být srovnání koevoluce samičího pohlavního traktu a morfologie spermií napříč druhy. Skrytá volba samice jako složka pohlavního výběru podporuje konflikt mezi pohlavími. Díky němu můžeme pozorovat koevoluci a selekci na různé samčí a samičí znaky, mnohdy jdoucí až do extrémů (Miller & Pitnick 2002; Anderson *et al.* 2006). Tato koevoluce mezi pohlavími může řídit u obou pohlaví vývoj až k populační divergenci, reprodukční izolaci a nakonec i speciaci (Birkhead & Pizzari 2002).

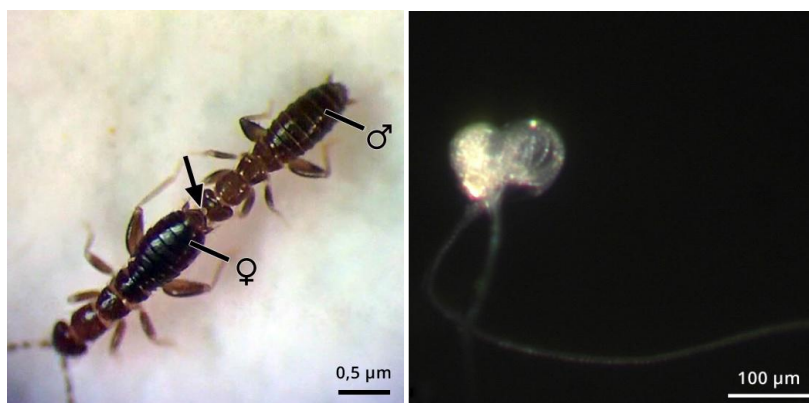
Bylo ukázáno, že evoluce samičího reprodukčního traktu souvisí s délkou spermie (Miller & Pitnick 2002; Higginson *et al.* 2012). Srovnávací studie octomilek odhalila souvislost mezi délkou spermií a samičích tubulů. Samice ve svých dlouhých tubulech skladuje přednostně dlouhé spermie. Samci v populaci samic, jež měly delší tubuly, začali tvořit delší spermie. Samci octomilky (*Drosophila bifurca*) produkují spermie až 20x delší, než je velikost jejich těla, které mohou měřit až 6 centimetrů. Produkce takto dlouhých spermií je pro samce velmi nákladná. Z toho důvodu dospívají později než samice. Rozdíly v délce spermií u octomilek jsou největší v celé živočišné říši (Pitnick *et al.* 1995). V novější studii byli samice a samci octomilky (*Drosophila melanogaster*) selektováni na různou délku skladovacích tubulů a spermií. Délka spermií významně vzrostla při selekci samic na dlouhé skladovací tubuly, což koresponduje s výsledkem předchozí studie. Samci z populací selektovaných na dlouhé spermie také zplodili více potomků v porovnání se samci s kratšími spermii. Délka samičích skladovacích tubulů tak u octomilky představuje mechanismus skryté volby samice založené na délce spermií (Miller & Pitnick 2002). V již zmiňované studii Morrow & Gage (2000) samice můr (*Lepidoptera*) favorizují dlouhé eupyrenní spermie, jejichž délka koreluje s délkou samičích spermaték. Na délku apyrenních spermií délka spermatéky vliv neměla.

Ve studii provedené na čeledi potápníkovitých (*Dytiscidae*) souvisela délka spermií se samičím skladovacím orgánem (receptákulem). Spermie u různých druhů potápníků vytvářejí 3 formy konjugátů, které jsou na obr. 9. Prvním typem jsou páry spojené hlavičkami. Druhým typem jsou agregáty, skupiny spermií obsahujících kolem 25 spermií, které mají hlavičky u sebe v čele útvaru. Třetím typem jsou struktury nazývané „rouleaux“, kdy jsou spermie řazené v útvaru hlavičkami za sebou. Tento útvar může být až 3x delší, než je celková délka spermií v něm obsažených. Byl nalezen pozitivní vztah mezi délkou konjugátů a délkou samičího reprodukčního traktu. Výsledky této studie tedy naznačují, že samičí reprodukční trakt řídí evoluci morfologie spermií (Higginson *et al.* 2012).



Obr. 9. Typy konjugace spermií u potápníkovitých: A) páry, B) agregáty, C) „rouleaux“. Měřítko 20 μm . Převzato a upraveno podle Higginson *et al.* 2012.

Dalším příkladem koevoluce délky spermie a obří samičí spermatéky jsou drobnělky (*Zorotypus impolitus*) z třídy hmyzu. Drobnělky se vyznačují neobvyklým externím přenosem spermií, kdy samec přikládá samici k abdomenu spermatofor. Spermatofor připomíná kapku o průměru 100 μm a obsahuje pouze jedinou sbalenou spermii dlouhou 3 mm a širokou 3 μm . Délka spermie je přibližně stejná, jako celková délka těla samičky (méně než 4 mm). Předávání spermatoforu i jeho detail jsou na obr. 10 (Dallai *et al.* 2014). V experimentu trvajícím 8 hodin přenesl samec celkem 22 spermatoforů (Dallai *et al.* 2013). Jeho pravděpodobným cílem je zaplnit samičí spermatéku pouze jeho spermiemi a znemožnit tak páření samice s dalším samcem. Zda jsou samice drobnělek promiskuitní či nejsou zůstává ale prozatím nejasné, další výzkum je u tohoto druhu proto nezbytný (Dallai *et al.* 2014).



Obr. 10. Vlevo: Předávání spermatoru u drobněšky (*Zorotypus impolitus*). Převzato a upraveno podle Dallai *et al.* 2013. Vpravo: Detail dvou samčích spermatorů. Převzato a upraveno podle Dallai *et al.* 2014.

Několik studií u ptáků také odhalilo souvislost mezi délkou tubulů a délkou spermií. Skladovací tubuly samic mají slepé zakončení a spermie mohou ven pouze jedním otvorem. Výhodu tak může mít spermie, která je uložena ve vrstvě nejbliže k otvoru. Počet tubulů u samice závisí na její tělesné velikosti a relativní velikosti vajíčka. Druhy produkující větší vajíčka mají více tubulů, jelikož k oplození většího vajíčka je nutný větší počet tubulů. Byla nalezena pozitivní korelace mezi délkou spermií a délkou tubulů u pěvců. Vztah mezi počtem a délkou tubulů byl ale negativní (Briskie & Montgomerie 1992).

Kromě délky spermie byl nalezen také vztah mezi délkou vejcovodu samice a objemem krčku spermie. Studie byla provedena na 48 druzích savců. Délka vejcovodu samic také pozitivně korelovala s relativní hmotností varlat u samců. Samice promiskuitních druhů savců tak mají delší vejcovod než samice monogamních druhů (Anderson *et al.* 2006).

6. Závěr

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o tom, jak postkopulační pohlavní výběr ovlivňuje vývoj fenotypu spermií a vlastnosti ejakulátu. Jinak kompetice spermií působí na druhy s vnějším a vnitřním oplozením. Při vnitřním oplození interaguje spermie s reprodukčním traktem samice. Ten má spermicidní účinky, proto je při vnitřním oplození výhodná vyšší motilita spermií. Při vnějším oplození má na spermie vliv prostředí, ve kterém dochází k oplození a rovněž vaječnicková tekutina, kterou uvolňují samice ryb s vajíčky při tření.

Při pohlavním výběru vítězí ti jedinci, kteří naleznou kvalitního partnera a rozmnoží se. Postkopulační pohlavní výběr vyplývající z promiskuity samců i samic konkrétně ovlivňuje délku, rychlost, motilitu, životnost, kooperaci spermií a množství ejakulátu. Hlavní nezodpovězenou otázkou je adaptivní význam samičí promiskuity, na kterou se hledá odpověď už přes 30 let (Birkhead 2010).

S intenzivní kompeticí spermií roste délka spermií napříč nejrůznějšími taxony, z bezobratlých jmenujme motýly a můry, u obratlovců tento vztah platí pro ryby, ptáky a primáty. U ptáků může délka spermie korelovat i s délkou samičích tubulů (např. Briskie *et al.* 1997). Kromě celkové délky spermie může kompetice ovlivňovat i jednotlivé komponenty spermií, např. délku bičíku a objem krčku spermie (Anderson & Dixson 2002; Byrne *et al.* 2003). Intenzivní kompetice spermií také snižuje variabilitu v délce spermií u sociálního hmyzu a ptáků (např. Calhim *et al.* 2007; Fitzpatrick & Baer 2011). Nesmíme ale zapomenout, že je zde i zástup studií, které žádný vliv kompetice spermií na jejich délku nenašly nebo s intenzivní kompeticí délka spermií klesala (např. Stockley *et al.* 1997; Gage & Freckleton 2003).

Pokud se samice páří s více než jedním samcem, samčí prioritou je zvýšená produkce kvalitních spermií (např. Kilgallon & Simmons 2005). Korelace mezi postkopulačním pohlavním výběrem a množstvím ejakulátu ale nemá obecné schéma, jelikož některé druhy investují do počtu spermií, jiné do velikosti (Pitnick *et al.* 1995; Immler *et al.* 2011).

Kompetice spermií také vede k jejich kooperaci, kdy se spermie sdružují do dvojic i shluků až o několika desítkách buněk. Spermie také dokáže rozpoznat své příbuzné spermie (Fisher & Hoekstra 2010).

Role skryté volby samice zůstává i nadále jen málo objasněna. Samicím umožňuje oplodnit vajíčka pouze spermii preferovaného či dominantního samce, může také vypudit starší spermie. Mezi délkou spermií a délkou samičích skladovacích orgánů probíhá koevoluce, kterou pozorujeme u obratlovců i bezobratlých (např. Higginson *et al.* 2012).

Teprve budoucí výzkum kompetice spermií může objasnit alespoň některé příčiny neplodnosti mužů a rovněž i to, zda má na vývoj spermií a ejakulátu vliv jejich koevoluce. Téma kompetice spermií u různých taxonů živočichů mě velmi zaujalo. Poznatky, které jsem získala při zpracovávání této práce bych ráda využila u diplomové práce, ve které se plánuji věnovat studiu vlivu oxidačního stresu na morfologii a motilitu spermií pčvců.

7. Seznam použité literatury

- ANDERSON, M.** Sexual selection. 1994, Princeton University Press, Princeton
- ANDERSON, M. a A. F. DIXSON.** Sperm competition: Motility and the midpiece in primates. *Nature*. 2002, vol. 416, issue 6880, s. 496-496
- ANDERSON, M. J., A. S. DIXSON a A. F. DIXSON.** Mammalian sperm and oviducts are sexually selected: evidence for co-evolution. *Journal of Zoology*. 2006, vol. 270, issue 4, s. 682-686
- BAKER, R. a M. A. BELLIS.** 'Kamikaze' sperm in mammals?. *Animal Behaviour*. 1988, vol. 36, issue 3, s. 936-939
- BALSHINE, S.** Sperm size of African cichlids in relation to sperm competition. *Behavioral Ecology*. 2001, vol. 12, issue 6, s. 726-731
- BENNISON, C., N. HEMMINGS, J. SLATE a T. BIRKHEAD.** Long sperm fertilize more eggs in a bird: a review of interspecific variation and adaptive function. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014, vol. 282, issue 1799, s. 20141897-20141897
- BIRKHEAD, T.** Cryptic Female Choice: Criteria for Establishing Female Sperm Choice. *Evolution*. 1998, vol. 52, issue 4, s. 1212
- BIRKHEAD, T. R., J. G. MARTINEZ, T. BURKE a D. P. FROMAN.** Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1999, vol. 266, issue 1430, s. 1759-1764
- BIRKHEAD, T. R. a T. PIZZARI.** Evolution of sex: Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*. 2002, vol. 3, issue 4, s. 262-273
- BIRKHEAD, T. R., F. FLETCHER, E. J. PELLATT a A. STAPLES.** Ejaculate quality and the success of extra-pair copulations in the zebra finch. *Nature*. 2002, vol. 377, issue 6548, s. 422-423
- BIRKHEAD, T. R., E. J. PELLATT, P. BREKKE, R. YEATES a H. CASTILLO-JUAREZ.** Genetic effects on sperm design in the zebra finch. *Nature*. 2005, vol. 434, issue 7031, s. 383-387
- BIRKHEAD, T. R., S. IMMLER, E. J. PELLATT a R. FRECKLETON.** Unusual sperm morphology in the eurasian bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). *The Auk*. 2006, vol. 123, issue 2, s. 383
- BIRKHEAD, T.** How stupid not to have thought of that. *Journal of Zoology*. 2010, vol. 281, issue 2, s. 78-93
- BRISKIE, J. V. a R. MONTGOMERIE.** Sperm Size and Sperm Competition in Birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1992, vol. 247, issue 1319
- BRISKIE, J. V. a R. MONTGOMERIE.** Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds. *The Condor*. 1993, vol. 95, issue 2, s. 442-454
- BRISKIE, J. V., R. MONTGOMERIE, T. BIRKHEAD.** The Evolution of Sperm Size in Birds. *Evolution*. 1997, vol. 51, issue 3, s. 937-945
- BURNESS, G., S. J. CASSELMAN, A. I. SCHULTE-HOSTEDDE, Ch. D. MOYES, R. MONTGOMERIE a G. A. PARKER.** Sperm swimming speed and energetics vary with sperm competition risk in bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2004, vol. 56, issue 1, s. 65-70
- BUSSIÉGRE, L. F., J. HUNT, M. D. JENNIONS a R. BROOKS.** Sexual conflict and cryptic female choice in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*. *Evolution*. 2006, vol. 60, issue 4, s. 792-800
- BYRNE, P. G., J. D. ROBERTS a L. W. SIMMONS.** Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002, vol. 15, issue 3, s. 347-355
- BYRNE, P. G., L. W. SIMMONS a J. D. ROBERTS.** Sperm competition and the evolution of gamete morphology in frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2003, vol. 270, issue 1528, s. 2079-2086

- CALHIM, S., S. IMMLER, T. R. BIRKHEAD a T. PIZZARI.** Postcopulatory sexual selection is associated with reduced variation in sperm morphology. *PLoS ONE*. 2007, vol. 2, issue 5, s. 413
- CALSBECK, R. a C. BONNEAUD.** Postcopulatory fertilization bias as a form of cryptic sexual selection. *Evolution*. 2008, vol. 62, issue 5, s. 1137-1148
- CARDULLO, R. A. a J. M. BALTZ.** Metabolic regulation in mammalian sperm: Mitochondrial volume determines sperm length and flagellar beat frequency. *Cell Motility and the Cytoskeleton*. 1991, vol. 19, issue 3, s. 180-188
- CLIFT, L. E., P. ANDRLÍKOVÁ, M. FROLÍKOVÁ, P. STOPKA, J. BRYJA, B. FLANAGAN, P. JOHNSON a K. DVOŘÁKOVÁ-HORTOVÁ.** Absence of spermatozoal CD46 protein expression and associated rapid acrosome reaction rate in striped field mice (*Apodemus agrarius*). *Reproductive Biology and Endocrinology*. 2009, vol. 7, issue 1, s. 29
- COOK, P. A. a N. WEDELL.** Non-fertile sperm delay female remating. *Nature*. 1999, vol. 397, issue 6719, s. 486-486
- CORDOBA-AGUILAR, A.** Sperm ejection as a possible cryptic female choice mechanism in Odonata (Insecta). *Physiological Entomology*. 2006, vol. 31, issue 2, s. 146-153
- CRAMER, Emily R. A., T. LASKEMOEN, O. KLEVEN, K. LABARBERA, I. J. LOVETTE a J. T. LIFJELD.** No evidence that sperm morphology predicts paternity success in wild house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2013, vol. 67, issue 11, s. 1845-1853
- DALLAI, R., M. GOTTARDO, D. MERCATI, R. MACHIDA, Y. MASHIMO, Y. MATSUMURA a R. G. BEUTEL.** Divergent mating patterns and a unique mode of external sperm transfer in Zoraptera: an enigmatic group of pterygote insects. *Naturwissenschaften*. 2013, vol. 100, issue 6, s. 581-594
- DALLAI, R., M. GOTTARDO, D. MERCATI, R. MACHIDA, Y. MASHIMO, Y. MATSUMURA a R. G. BEUTEL.** Giant spermatozoa and a huge spermatheca: A case of coevolution of male and female reproductive organs in the ground louse *Zorotypus impolitus* (Insecta, Zoraptera). *Arthropod Structure & Development*. 2014, vol. 43, issue 2, s. 135-151
- DARSZON, A., T. NISHIGAKI, C. BELTRAN a C. L. TREVINO.** Calcium Channels in the Development, Maturation, and Function of Spermatozoa. *Physiological Reviews*. 2011, vol. 91, issue 4, s. 1305-1355
- DARWIN, Ch.** *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. 1871, London
- DEAN, R., S. NAKAGAWA a T. PIZZARI.** The Risk and Intensity of Sperm Ejection in Female Birds. *The American Naturalist*. 2011, vol. 178, issue 3, s. 343-354
- DEN BOER, S. P. A., B. BAER, S. DREIER, S. ARON, D. R. NASH a J. J. BOOMSMA.** Prudent sperm use by leaf-cutter ant queens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2009, vol. 276, issue 1675, s. 3945-3953
- DONOGHUE, A. M., D. R. HOLSBERGER, D. P. EVENSON, & D. P. FROMAN.** Semen donor selection by in vitro sperm mobility increases fertility and semen storage in the turkey hen. *Journal of Andrology*. 1998, vol. 19, issue 3, s. 295-301
- EBERHARD, W. G.** *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. 1996, Princeton University Press, Princeton
- ELGEE, K. E., J. P. EVANS, I. W. RAMNARINE, S. A. RUSH, T. E. PITCHER a Geoffrey A. PARKER.** Geographic variation in sperm traits reflects predation risk and natural rates of multiple paternity in the guppy. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010, vol. 23, issue 6, s. 1331-1338
- FISHER, H. S. a H. E. HOEKSTRA.** Competition drives cooperation among closely related sperm of deer mice. *Nature*. 2010, vol. 463, issue 7282, s. 801-803
- FITZPATRICK, J. L., R. MONTGOMERIE, J. K. DESJARDINS, K. A. STIVER, N. KOLM a S. BALSHINE.** Female promiscuity promotes the evolution of faster sperm in cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009, vol. 106, issue 4, s. 1128-1132

- FITZPATRICK, J. L., F. GARCIA-GONZALEZ a J. P. EVANS.** Linking sperm length and velocity: the importance of intramale variation. *Biology Letters*. 2010, vol. 6, issue 6, s. 797-799
- FITZPATRICK, J. L. a B. BAER.** Polyandry reduces sperm length variation in social insects. *Evolution*. 2011, vol. 65, issue 10, s. 3006-3012
- FORD, W.C.L.** Glycolysis and sperm motility: does a spoonful of sugar help the flagellum go round?. *Human Reproduction Update*. 2006, vol. 12, issue 3, s. 269-274
- FUKUDA, S. a K. KARINO.** Male red coloration, female mate preference, and sperm longevity in the cyprinid fish *Puntius titteya*. *Environmental Biology of Fishes*. 2013, vol. 97, issue 11, s. 1197-1205
- GAGE, M. J. G.** Associations between Body Size, Mating Pattern, Testis Size and Sperm Lengths across Butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1994, vol. 258, issue 1353, s. 247-254
- GAGE, M. J. G. a R. P. FRECKLETON.** Relative testis size and sperm morphometry across mammals: no evidence for an association between sperm competition and sperm length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2003, vol. 270, issue 1515, s. 625-632
- GAGE, M. J.G., Ch. P. MACFARLANE, S. YEATES, R. G. WARD, J. B. SEARLE a G. A. PARKER.** Spermatozoal Traits and Sperm Competition in Atlantic Salmon. *Current Biology*. 2004, vol. 14, issue 1, s. 44-47
- GASPARINI, C., J. L. KELLEY a J. P. EVANS.** Male sperm storage compromises sperm motility in guppies. *Biology Letters*. 2014, vol. 10, issue 11, s. 20140681
- GILBERT, S. F.** *Developmental biology*. Tenth edition. 2013, dostupné online na: <http://10e.devbio.com/>
- GOMENDIO, M. a E. R. S. ROLDAN.** Sperm Competition Influences Sperm Size in Mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1991, vol. 243, issue 1308, s. 181-185
- GRIFFITH, S. C., I. P. F. OWENS, K. A. THUMAN a K. SAHARA.** Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*. 2002, vol. 11, issue 11, s. 2195-2212
- HARCOURT, A. H., P. H. HARVEY, S. G. LARSON a R. V. SHORT.** Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature*. 1981, vol. 293, issue 5827, s. 55-57
- HAYAKAWA Y., A. KOMARU, H. MUNEHARA.** Ultrastructural observations of eu- and paraspermogenesis in the cottid fish *Hemilepidotus gilberti* (Teleostei: Scorpaeniformes: Cottidae). *Journal of Morphology*. 2002a, vol. 253, issue 3, s. 243-254
- HAYAKAWA, Y., H. MUNEHARA a A. KOMARU.** Obstructive role of the dimorphic sperm in a non-copulatory marine sculpin, *Hemilepidotus gilberti*, to prevent other males' eusperm from fertilization. *Environmental Biology of Fishes*. 2002b, vol. 64, issue 4, s. 419-427
- HAYAKAWA, Y.** Parasperm: morphological and functional studies on nonfertile sperm. *Ichthyological Research*. 2007, vol. 54, issue 2, s. 111-130
- HAYASHI, F.** Sperm co-operation in the Fishfly, *Parachauliodes japonicus*. *Functional Ecology*. 1998, vol. 12, issue 3, s. 347-350
- HELFENSTEIN, F., M. PODEVIN a H. RICHTNER.** Sperm morphology, swimming velocity, and longevity in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2009, vol. 64, issue 4, s. 557-565
- HIGGINSON, D. M., K. B. MILLER, K. A. SEGRAVES a S. PITNICK.** Female reproductive tract form drives the evolution of complex sperm morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012, vol. 109, issue 12, s. 4538-4543
- HOLMAN, L. a R. R. SNOOK.** Spermicide, cryptic female choice and the evolution of sperm form and function. *Journal of Evolutionary Biology*. 2006, vol. 19, issue 5, s. 1660-1670

- IMMLER, S. a T. R BIRKHEAD.** Sperm competition and sperm midpiece size: no consistent pattern in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2007, vol. 274, issue 1609, s. 561-568
- IMMLER, S., H. D.M. MOORE, W. G. BREED, T. R. BIRKHEAD a T. PIZZARI.** By Hook or by Crook? Morphometry, Competition and Cooperation in Rodent Sperm. *PLoS ONE.* 2007, vol. 2, issue 1, s. 170
- IMMLER, S., S. CALHIM a T. R. BIRKHEAD.** Increased postcopulatory sexual selection reduces the intramale variation in sperm design. *Evolution.* 2008, vol. 62, issue 6, s. 1538-1543
- IMMLER, S., S. PITNICK, G. A. PARKER, K. L. DURRANT, S. LUPOLD, S. CALHIM a T. R. BIRKHEAD.** Resolving variation in the reproductive tradeoff between sperm size and number. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2011, vol. 108, issue 13, s. 5325-5330
- INOUE, N., M. IKAWA, A. ISOTANI a M. OKABE.** A novel immunoglobulin superfamily protein, Izumo, is required for sperm to fuse with eggs. *Nature.* 2005, vol. 434, issue 7030, s. 234-238
- JOHNSTON, S. D., B. SMITH, M. PYNE, D. STENZEL a W. V. HOLT.** One-Sided Ejaculation of Echidna Sperm Bundles. *The American Naturalist.* 2007, vol. 170, issue 6, s. 162-164
- KAMIMURA, Y.** Promiscuity and elongated sperm storage organs work cooperatively as a cryptic female choice mechanism in an earwig. *Animal Behaviour.* 2013, vol. 85, issue 2, s. 377-383
- KAWAMURA, N., N. YAMASHIKI, H. SAITOH a K. SAHARA.** Peristaltic squeezing of sperm bundles at the late stage of spermatogenesis in the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Morphology.* 2000, vol. 246, issue 2, s. 53-58
- KELLY, C. D., M. D. JENNIONS, G. A. PARKER, K. L. DURRANT, S. LUPOLD, S. CALHIM a T. R. BIRKHEAD.** Sexual selection and sperm quantity: meta-analyses of strategic ejaculation. *Biological Reviews.* 2011, vol. 86, issue 4, s. 863-884
- KILGALLON, S. J. a L. W. SIMMONS.** Image content influences men's semen quality. *Biology Letters.* 2005, vol. 1, issue 3, s. 253-255
- KLEVEN, O., T. LASKEMOEN, F. FOSSØY, R. J. ROBERTSON a J. T. LIFJELD.** Intraspecific variation in sperm length is negatively related to sperm competition in passerine birds. *Evolution.* 2008, vol. 62, issue 2, s. 494-499
- KLEVEN, O., F. FOSSØY, T. LASKEMOEN, R. J. ROBERTSON, G. RUDOLFSSEN a J. T. LIFJELD.** Comparative evidence for the evolution of sperm swimming speed by sperm competition and female sperm storage duration in passerine birds. *Evolution.* 2009, vol. 63, issue 9, s. 2466-2473
- KUBO-IRIE, M., M. IRIE, T. NAKAZAWA a H. MOHRI.** Functional nonequivalence of sperm in *Drosophila pseudoobscura*: morphological and functional studies on nonfertile sperm. *Journal of Insect Physiology.* 2003, vol. 49, issue 11, s. 983-991
- KURA, T. a Y. NAKASHIMA.** Conditions for the evolution of soldier sperm classes. *Evolution.* 2000, vol. 54, issue 1, s. 72-80
- LAHNSTEINER, F.** The influence of ovarian fluid on the gamete physiology in the Salmonidae. *Fish Physiology and Biochemistry.* 2002, vol. 27, issue 1/2, s. 49-59
- LaMUNYON, C. W. a S. WARD.** Larger sperm outcompete smaller sperm in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 1998, vol. 265, issue 1409, s. 1997-2002
- LE NAOUR, F., E. RUBINSTEIN, C. JASMIN, M. PRENANT, C. BOUCHEIX.** Severely reduced female fertility in CD9-deficient mice. *Science.* 2000, vol. 287, issue 5451, s. 319-321
- LEVITAN, D. R.** The importance of sperm limitation to the evolution of egg size in marine invertebrates. *American Naturalist.* 1993, vol. 141, issue 4, s. 517-536
- LEVITAN, D. R., S. WARD, S. MEYERS, P. GAGNEUX, N. M LOSKUTOFF, E. L BOTVINICK a M. W BERNIS.** Sperm velocity and longevity trade off each other and

- influence fertilization in the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000, vol. 267, issue 1443, s. 531-534
- LIFJELD, J. T., T. LASKEMOEN, O. KLEVEN, T. ALBRECHT, R. J. ROBERTSON a T. TREGENZA.** Sperm Length Variation as a Predictor of Extrapair Paternity in Passerine Birds. *PLoS ONE*. 2010, vol. 5, issue 10, s. 13456
- LUPOLD, S., S. CALHIM, S. IMMLER a T. R BIRKHEAD.** Sperm morphology and sperm velocity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2009, vol. 276, issue 1659, s. 1175-1181
- MACKIE, J.B. a M.H. WALKER.** A study of the conjugate sperm of the dytiscid water beetles *Dytiscus marginalis* and *Colymbetes fuscus*. *Cell and Tissue Research*. 1974, vol. 148, issue 4, s. 505-519
- MALO, A. F., J. G. MARTINEZ, T. BURKE a D. P. FROMAN.** Male Fertility in Natural Populations of Red Deer Is Determined by Sperm Velocity and the Proportion of Normal Spermatozoa. *Biology of Reproduction*. 2004, vol. 72, issue 4, s. 822-829
- MALO, A. F, M. GOMENDIO, J. GARDE, B. LANG-LENTON, A. J SOLER a E. R.S ROLDAN.** Sperm design and sperm function. *Biology Letters*. 2006, vol. 2, issue 2, s. 246-249
- MILLER G. T. a S. PITNICK.** Sperm-female coevolution in *Drosophila*. *Science*. 2002, vol. 298, issue 5596, s. 1230–1233
- MOLLER, A. P. a J. V. BRISKIE.** Extra-pair paternity, sperm competition and the evolution of testis size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1995, vol. 36, issue 5, s. 357-365
- MOORE, H., K. DVOŘÁKOVÁ, N. JENKINS a W. BREED.** Exceptional sperm cooperation in the wood mouse. *Nature*. 2002, vol. 418, issue 6894, s. 174-177
- MOORE, T. a H. D. MOORE.** Marsupial sperm pairing: a case of ‘sticky’ green beards?. *Trends in Ecology*. 2002, vol. 17, issue 3, s. 112-113
- MORROW, E. H. a M. J. G. GAGE.** The evolution of sperm length in moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000, vol. 267, issue 1440, s. 307-313
- MORROW, E. H., M. J. G. GAGE a J. DALE ROBERTS.** Sperm competition experiments between lines of crickets producing different sperm lengths: A Role for Sperm Size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2001, vol. 268, issue 1482, s. 2281-2286
- MOSSMAN, J., J. SLATE, S. HUMPHRIES a T. BIRKHEAD.** Sperm morphology and velocity are genetically codetermined in the zebra finch. *Evolution*. 2009, vol. 63, issue 10, s. 2730-2737
- NASCIMENTO, J. M, L. Z SHI, S. MEYERS, P. GAGNEUX, N. M LOSKUTOFF, E. L BOTVINICK a M. W BERNIS.** The use of optical tweezers to study sperm competition and motility in primates. *Journal of The Royal Society Interface*. 2008, vol. 5, issue 20, s. 297-302
- OPPLIGER, A., Y. NACIRI-GRAVEN, G. RIBI a D. J. HOSKEN.** Sperm length influences fertilization success during sperm competition in the snail *Viviparus ater*. *Molecular Ecology*. 2003, vol. 12, issue 2, s. 485-492
- PARKER, G.** Sperm competition and its evolutionary consequences in the insect. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 1970, vol. 45, issue 4, s. 525-567
- PERETTI, A. V. a W. G. EBERHARD.** Cryptic female choice via sperm dumping favours male copulatory courtship in a spider. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010, vol. 23, issue 2, s. 271-281
- PITCHER, T. E., P. O. DUNN a L. A. WHITTINGHAM.** Sperm competition and the evolution of testes size in birds. *Journal of Evolutionary Biology*. 2005, vol. 18, issue 3, s. 557-567
- PITNICK, S., T. A. MARKOW a G. S. SPICER.** Delayed Male Maturity is a Cost of Producing Large Sperm in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1995, vol. 92, issue 23, s. 10614-10618

- PITNICK, S. a W. D. BROWN.** Criteria for demonstrating female sperm choice. *Evolution*. 2000, vol. 54, issue 3, s. 1052-1056
- PIZZARI, T. a T.R. BIRKHEAD.** Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*. 2000, vol. 405, issue 6788, s. 787–789
- PIZZARI, T. a K. R. FOSTER.** Sperm Sociality: Cooperation, Altruism, and Spite. *PLoS Biology*. 2008, vol. 6, issue 5, s. 130
- PRESTON, B. T., I. R. STEVENSON, J. M. PEMBERTON, D. W. COLTMAN a K. WILSON.** Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2003, vol. 270, issue 1515, s. 633-640
- RADWAN, J.** Intraspecific Variation in Sperm Competition Success in the Bulb Mite: A Role for Sperm Size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1996, vol. 263, issue 1372, s. 855-859
- ROSENGRAVE, P., N. J. GEMMELL, V. METCALF, K. MCBRIDE a R. MONTGOMERIE.** A mechanism for cryptic female choice in chinook salmon. *Behavioral Ecology*. 2008, vol. 19, issue 6, s. 1179-1185
- ROWE, M., T. LASKEMOEN, A. JOHNSEN a J. T. LIFJELD.** Evolution of sperm structure and energetics in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012, vol. 280, issue 1753, s. 20122616-20122616
- SAHARA, K. a Y. TAKEMURA.** Application of artificial insemination technique to eupyrene and/or apyrene sperm in *Bombyx mori*. *Journal of Experimental Zoology*. 2003, vol. 297A, issue 2, s. 196-200
- SIMPSON, J. L., S. HUMPHRIES, J. P. EVANS, L. W. SIMMONS a J. L. FITZPATRICK.** Relationships between sperm length and speed differ among three internally and three externally fertilizing species. *Evolution*. 2013, vol. 68, issue 1, s. 92-104
- SNOOK, R. R., T. A. MARKOW a T. L. KARR.** Functional nonequivalence of sperm in *Drosophila pseudoobscura*: morphological and functional studies on nonfertile sperm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1994, vol. 91, issue 23, s. 11222-11226
- SNOOK, R. a D. J. HOSKEN.** Sperm death and dumping in *Drosophila*. *Nature*. 2004, vol. 428, issue 6986, s. 939-941
- SNOOK, R.** Sperm in competition: not playing by the numbers. *Trends in Ecology*. 2005, vol. 20, issue 1, s. 46-53
- STOCKLEY, P., M. J. G. GAGE, G. A. PARKER a A. P. MØLLER.** Sperm Competition in Fishes: The Evolution of Testis Size and Ejaculate Characteristics. *The American Naturalist*. 1997, vol. 149, issue 5, s. 933-954
- SWALLOW, J. G. a G. S. WILKINSON.** The long and short of sperm polymorphisms in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2002, vol. 77, issue 2, s. 153-182
- ŠANDERA, Martin, Tomáš ALBRECHT, Pavel STOPKA a Simone IMMLER.** Variation in Apical Hook Length Reflects the Intensity of Sperm Competition in Murine Rodents. *PLoS ONE*. 2013, vol. 8, issue 7, s. 68427
- ŠEBKOVÁ, N., L. DĚD, K. VESELÁ a K. DVOŘÁKOVÁ-HORTOVÁ.** Progress of sperm IZUMO1 relocation during spontaneous acrosome reaction. *Reproduction*. 2014, vol. 147, issue 2, s. 231-240
- TAKAMI, Y. a T. SOTA.** Sperm competition promotes diversity of sperm bundles in *Ohomopterus* ground beetles. *Naturwissenschaften*. 2007, vol. 94, issue 7, s. 543-550
- THORNHILL, R.** Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*. 1983, vol. 122, issue 6, s. 765-788
- TOMKINS, J. L. a L. W. SIMMONS.** Sperm competition games played by dimorphic male beetles: fertilization gains with equal mating access. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000, vol. 267, issue 1452, s. 1547-1553

- TURNER, E.** Ovarian fluid enhances sperm movement in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*. 2002, vol. 60, issue 6, s. 1570-1579
- URBACH, D., I. FOLSTAD a G. RUDOLFSEN.** Effects of ovarian fluid on sperm velocity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2005, vol. 57, issue 5, s. 438-444
- VILAR, O., P. GIOVENCO a J.C. CALAMERA.** Adenosinetriphosphate (ATP) in Human Spermatozoa II. Concentrations in Fertile Men. *Andrologia*. 1980, vol. 12, issue 3, s. 225-227
- VLADIČ, T. V., B. A. AFZELIUS, G.E. BRONNIKOV.** Sperm Quality as Reflected Through Morphology in Salmon Alternative Life Histories. *Biology of Reproduction*. 2002, vol. 66, issue 1, s. 98-105
- WAGNER, R. H., F. HELFENSTEIN a E. DANCHIN.** Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004, vol. 271, issue 4, s. 134-S137
- WARD, P. I., A. J. WILSON a C. REIM.** A cost of cryptic female choice in the yellow dung fly. *Genetica*. 2008, vol. 134, issue 1, s. 63-67
- WINIK, B. C.** Genesis of the apyrene parasperm in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampollariidae). *Journal Molluscan Studies*. 2001, vol. 67, issue 1, s. 81-94
- ZAHAVI, A.** Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 1975, vol. 53, issue 1, s. 205-214