

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní obor: Biologie

Studijní program: Biologie



Kateřina Novotná

Sekundární pohlavní znaky a stárnutí

Secondary sexual traits and ageing

Bakalářská práce

Školitel: MVDr. Oldřich Tomášek, Ph.D.

Praha 2016

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, 17. 8. 2016

Kateřina Novotná

Poděkování

Poděkování patří v první řadě mému školiteli, MVDr. Oldřichu Tomáškoví, Ph.D., jenž mne byl ochoten navést správným směrem při práci, a kdykoliv bylo potřeba, udělil mi cenné rady. Dále bych ráda poděkovala svému přítelovi a rodině, kteří mne vždy podporovali v mých vizích.

Abstrakt

Pohlavní výběr je jedním z klíčových evolučních mechanismů, který je založen na rozdílném reprodukčním úspěchu mezi jedinci. Pohlavním výběr vede k evoluci pohlavního dimorfismu a specifických druhotných pohlavních znaků. Tyto znaky mají často ornamentální povahu a mohou fungovat jako indikátory kvality a životaschopnosti jedince při výběru partnera. Ornamentální znaky mohou signalizovat životaschopnost dvěma způsoby: buď přímo, pokud jejich exprese odráží kondici a ornament predikuje pravděpodobnost budoucího přežívání; nebo nepřímo, když je jejich exprese navázána na věk jedince a výrazný ornament tak mají pouze jedinci, kteří osvědčili schopnost přežít do vysokého věku. Expese ornamentů se však může ve vysokém věku naopak snižovat v důsledku negativního vlivu stárnutí. Cílem mé práce bylo posoudit, zda a jaké ornamenti indikují věk a přežívání u volně žijících obratlovců s ukončeným růstem a zda se na expresi ornamentů projevuje vliv stárnutí.

Klíčová slova: pohlavní výběr, ornament, signál, kondice, věk, senescence, přežívání

Abstract

Sexual selection is a key evolutionary mechanism that is based on differential reproductive success among individuals. Sexual selection drives evolution of sexual dimorphism and secondary sexual traits. These traits are often of ornamental character and may function as indicators of individual quality and viability in mate-choice. Ornamental traits may signal viability in two ways: either directly, when their expression reflects body condition and ornament predicts the probability of future survival; or indirectly, if their expression is age-dependent and intense ornament express only individuals that proved the ability to survive to old age. Ornament expression may also decline in old age, however, as a result of negative effect of senescence. The aim of my thesis was to assess, whether, and which, ornaments signal individual age and survival in free-ranging vertebrates with determinate growth and whether is ornament expression affected by senescence.

Key words: sexual selection, ornament, signal, condition, ageing, senescence, survival

Obsah

Úvod.....	1
Pohlavní výběr, přírodní výběr a evoluce druhotných pohlavních znaků.....	2
Evoluční hypotézy vývoje druhotných pohlavních znaků.....	3
Ornamenty jako indikátory věku a životaschopnosti	4
Ornamenty a stárnutí	5
Základní typy pohlavních ornamentů u ptáků a savců	7
Pigmentová zbarvení: karotenoidní ornamenty.....	7
Pigmentová zbarvení: melaninové ornamenty	8
Strukturální zbarvení	9
Bílé zbarvení	9
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: prodloužená ocasní pera.....	10
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: rohy a parohy.....	11
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: laloky a hřebínky	11
Ptačí zpěv.....	11
Empirické důkazy pro vztahy mezi expresí ornamentů, věkem a přežíváním.....	12
Pigmentová zbarvení: karotenoidní ornamenty.....	12
Pigmentová zbarvení: melaninové ornamenty	13
Strukturální zbarvení	16
Bílé zbarvení	17
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: prodloužená ocasní pera.....	18
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: laloky a hřebínky	21
Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: rohy a parohy.....	22
Ptačí zpěv.....	25
Diskuse	28
Závěr.....	31
Použitá literatura	32

Úvod

Má bakalářská práce pojednává o sekundárních pohlavních znacích u různých tříd obratlovců, jejich proměnlivosti s přibývajícím věkem a vlivu jejich exprese na přežívání a stárnutí. Sekundární pohlavní znaky jsou nápadné ornamentální struktury vyvíjející se vlivem pohlavního výběru. Pohlavní výběr je považován za jeden ze základních evolučních mechanismů, jenž je založen na rozdílném reprodukčním úspěchu mezi jedinci (*Darwin 1871*). Jedním z významných faktorů určujících úspěch jedince v pohlavním výběru je jeho atraktivita pro druhé pohlaví, jež je z velké části dána mírou exprese druhotných pohlavních znaků (ornamentů). Jedna z hypotéz evoluce druhotných pohlavních znaků předpokládá, že mohou vypovídat o kvalitách svých nositelů (*Pfennig 1998*). Takový znak kvality může indikovat vyšší přežívání jeho nositele, což je aspekt, k němuž v této práci přihlížím (*Andersson 1986; Pomiankowski 1987*). Ornamentální znaky se nezdá vyvinout v nápadnou strukturu, jež naopak může pravděpodobnost přežití nositele, a tím i jeho fitness, snižovat (*Kirkpatrick 1986; Davis & O'Donald 1976*). Vzhledem k tomu, že jejich exprese je často náročná na nutriční zdroje, mohou některé ornamenty fungovat jako signály kondice a schopnosti nalézt dostatek kvalitní potravy a mohou být tudíž pozitivně ovlivněny věkem a zkušenostmi jedince (*Rosenthal & Hebets 2015; Ohlsson et al. 2002*). Zhoršování fyziologických funkcí v průběhu stárnutí však může naopak působit na expresi znaku s přibývajícím věkem negativně (*Osmond et al. 2013; Cornwallis et al. 2014*).

Cílem mé práce je na základě literární rešerše posoudit, jakou mají v současné době tyto hypotézy empirickou podporu. Nejzásadnější otázka, již si ve své práci kladu, je, zda se míra exprese nejčastěji studovaných ornamentů liší u různě starých jedinců, a pokud ano, zda jsou tyto rozdíly dány selektivním přežíváním určitých fenotypů, či zda dochází k nárůstu či naopak k senescenci v jejich expresi v průběhu života jedince. Mým cílem je také porovnat, zda se vztahy mezi mírou exprese ornamentu a věkem či přežíváním liší mezi různými typy ornamentů a mezi různými taxony obratlovců.

Pohlavní výběr, přírodní výběr a evoluce druhotných pohlavních znaků

Pohlavní výběr představuje složku přírodního výběru (Ritchie et al. 2007) a již podle Charlese Darwina je pohlavní výběr specifický existencí nápadných struktur selektovaných rozdílným reprodukčním úspěchem mezi jedinci, kdežto přírodní výběr je spatřován v rozdílech přežívání živočichů (Darwin 1871). V případě vlivu pohlavního výběru se sexuální dimorfismus utváří díky kompetici mezi jedinci stejného pohlaví a díky preferencím pohlaví opačného (Lande 1981). Samice často preferují samce s extrémně vyvinutými ornamenty, kdy jako odpověď na samičí výběr může ornamentace dosáhnout míry překračující schopnost přežívání (Kirkpatrick & Ryan 1991). Druhotné pohlavní znaky představují specifické struktury lišící se mezi pohlavími sexuálně se reprodukcujícími organismů. Jedná se o soubor nejen fenotypových znaků druhotně vyvinutých vůči primárním znakům zastávajících funkci samotné reprodukce. Sexuální dimorfismus sestává z mezipohlavních odchylek na úrovni fyziologických a morfologických struktur a behaviorismu (Prakash & Monteiro 2016). Pohlavní výběr se silněji projevuje u samců než u samic, což popisuje tzv. Darwin-Batemanovo paradigma. Důvody silnějšího pohlavního výběru u samců tkví ve vyšší proměnlivosti reprodukčního úspěchu u samců, celkově vyšší dychtivosti spářit se a nevybíravosti mezi partnerkami. V neposlední řadě samci získají více výhod z četných páření než samice (Malin Ah-King 2011). Samice jsou vybíravé z více důvodů. Preferují ty samce, kteří jim nabídnou lepší benefity, třeba v podobě potravních zdrojů. Složitější je to u druhů, u nichž samci neposkytují přímé výhody vyjma svého spermatu. Předpokládá se však, že samice mohou těžit z vyššího fitness pro své potomky výběrem partnera o určitých kvalitách (Neff & Pitcher 2005).

Rozlišujeme dva základní typy párovacích systémů: monogamii a polygamii. V rámci polygamií systémů si polygynní samci mohou udržovat harémy se samicemi, o něž mezi sebou bojují. Úspěšní samci se páří s většinou samic, kdežto samice většinou pouze s jedním samcem. V případě tzv. dominantní polygynie (samice získají zejména nejdominantnější samci) dochází k neustálým soubojům o samice, které se páří i s více samci (Nunney 1993). Typickými představiteli této strategie jsou tzv. lekové druhy, například dropovití, (*Otididae*), či tetřevovití, (*Tetraonidae*; Chargé et al. 2010; Kervinen et al. 2015). Monogamii lze popsat jako specifický případ harémové polygynie, přičemž v každém harému je jediná samice (Nunney 1993). Druhy mohou být monogamní sociálně i geneticky nebo pouze sociálně (DeWoody et al. 2000). U sociálně monogamních druhů soužijí sociální partneři, ale může docházet k plození mimopárových potomků (Invernizzi & Gilman 2015). Monogamie převládá u ptáků, kde je většinou třeba péče obou rodičů o mladá, narozdíl od savců, kde je monogamie spíše vzácná. Potenciál k polygamii u savců je daný převažující mateřskou péčí o potomky (Emlen & Oring 1977). Polygamie je rozšířenější u druhů, kde rodičovskou péčí poskytuje převážně jeden z rodičů, či u druhů, které poskytují minimum rodičovské péče, nebo v případě, kdy se naskýtá takové množství potravy, že se o mláďata může postarat jediný rodič (Nunney 1991). Polygamie má potenciál ve společenstvích, kde jsou samice

nahloučené a samci je mohou monopolizovat a přednostně se s nimi pářit. Polygynní samec může monopolizovat samici skrze monopolizaci nějakého důležitého zdroje pro samice, o něž jsou vedeny souboje. Důležitým faktorem reprodukčního úspěchu je zde dominance (Emlen & Oring 1977). Působení pohlavního výběru je všeobecně silnější v sekundárních pohlavních znacích polygammích a promiskuitních druhů než u monogammích druhů. Sexuální dimorfismus se tak u monogammích živočichů projevuje v nižších mírách (Selander 1965; Nunney 1991).

Evoluční hypotézy vývoje druhotných pohlavních znaků

Pro evoluci druhotných pohlavních znaků pohlavním výběrem bylo navrženo několik hypotéz. První je tzv. *hypotéza sexy synů*. Ta předpokládá nepřímý přínos pro samici ve spáření se samcem preferovaným ostatními samicemi. Přínos spočívá v tom, že potomek atraktivního samce po něm zdědí atraktivní znak a bude mít větší šanci najít si partnerku. Přínosem pro samici je tedy vysoká atraktivita jejích synů, a tím vyšší pravděpodobnost, že zanechají velké množství potomků. Kromě atraktivity tedy znak nemusí nevyhovovat o jiných samcových kvalitách. (Fisher 1930; Gwinner & Schwabl 2005). Evoluci extravagantních znaků dále podle této hypotézy usnadňuje fakt, že u potomků samic s preferencí pro výrazný ornament, dojde ke kombinaci genů jak pro preferenci výrazných ornamentů, tak pro výrazný ornament. Postupně se fixuje genetická vazba mezi preferencí ornamentu a fitness samců, jež usnadňuje šíření genů pro preferenci (Fisher 1930; Kokko et al. 2003). Význam atraktivity pro samčí fitness tak může vést k evoluci fenotypu, který je suboptimální z hlediska přirozeného výběru (tzv. runaway proces). Evoluce znaku směrem k větší extravaganci probíhá prostřednictvím runaway procesu do doby, kdy se ornament stává příliš velkou zátěží pro své nositele a v důsledku sníženého přežívání se vyrovná reprodukční výhoda spočívající v samčí atraktivitě (Fisher 1930).

Vedle toho *hypotéza smyslového tahu* předpokládá vývoj ornamentu na základě selektivní citlivost smyslů k určitým barvám a strukturám. Na základě smyslově nabyté preference může vzniknout preference k ornamentu (Enquist & Arak 1993). Takto vyvinuté signály napodobují podněty vyvolávající jak pozitivní odpověď v potenciálním partnerovi jako napodobení oblíbené potravy, tak podněty připomínající predátora s negativní odpovědí, ale pro samce přínosnou reakcí (samice ztuhne a samec se k ní může přiblížit, aby se spářil; Pascoal et al. 2016).

Podle *indikátorové hypotézy* mohou ornamentální znaky fungovat jako signály určitých kvalit, jimiž samec disponuje, jako jsou dobrá kondice a zdravotní stav. Výběrem kvalitního samce samice získají přímé či nepřímé výhody (Grether, 2000). Přímou výhodou je přímý užitek pro samici. Kvalitní samci mohou více materiálně přispívat samicím a mláďatům, mohou samici přinášet potravu, nebo mohou zprostředkovat přístup do teritoria se zdrojem potravy či úkrytem. Také mohou samici chránit před predátory nebo jinými samci a pomáhat jí s péčí o mladé. Přímou výhodou jsou také kvalitní spermie a

tím vyšší pravděpodobnost oplození vajíček. Tyto zmíněné výhody mají pozitivní vliv na fitness a reprodukční úspěch samice (Wagner 2011). Druhým typem výhod pro samice jsou výhody nepřímé. Nepřímé výhody nenesou žádný přímý užitek pro samici, ale představují kvalitní geny, které samec předá jejím potomkům (*hypotéza dobrých genů*). Atraktivita ornamentu v tomto případě odráží kvalitu genotypu, a díky tomu i životaschopnost samce, kterou zároveň dědí i jeho mláďata (Hadfield 2006). Spářením samice se samcem nesoucí výrazný ornament zdědí potomci otcovy dobré geny pro přežívání a po matce dobré geny preference k danému znaku, což vede k lepšímu přežívání a/nebo reprodukčnímu úspěchu mláďat. Podmínkou je, aby ornament, preference pro něj i kondice byly dědivé (Bertram et al. 2016). Kondice živočicha úzce souvisí s odolností k infekčním chorobám, nejčastěji jsou proto v tomto kontextu studovány imunitní geny. Předpokládá se, že samice si na základě výrazných ornamentů vybírají samce, kteří vykazují vysokou odolnost vůči parazitům.

K indikátorové hypotéze se váže *hypotéza hendikepů*, již postuloval Amotz Zahavi (1975). Ta navrhuje mechanismus, který by mohl zajišťovat čestnost signalizace, tedy aby si kvalitní ornament mohli dovolit pouze kvalitní jedinci. Pojmeme hendikep se rozumí druhotný pohlavní znak, který je pro svého nositele nějakým způsobem nákladný a může snižovat schopnost přežívání. Pokud se u jedince vyskytnou zároveň geny pro nízkou životaschopnost a ornament představující hendikep, má tento jedinec malou pravděpodobnost přežití. Pokud přežije do dospělosti, je patrně nositelem genů pro vysokou životaschopnost (Kirkpatrick 1986). Čím větší preference se k znaku váže, tím nápadnější ornament zatížený o to větším hendikepem se může vyvinout. Evoluce čím dál intenzivnějších ornamentů trvá do té doby, dokud pro samice převažují benefity ze spáření s takovým samcem, a dokud jsou samci schopni se se svým hendikepem dožít do doby rozmnožování (Zahavi 1975).

Ornamenty jako indikátory věku a životaschopnosti

Velké množství studií naznačuje, že pohlavní ornamenty se u mnoha druhů opravdu vyvinuly jako signály kvality a životaschopnosti svých nositelů (Andersson & Simmons, 2006). Životaschopnost jedinců může být signalizována dvěma způsoby. Za prvé, exprese ornamentů se buď může zvyšovat s věkem a může fungovat jako signál věku svého nositele. Samice by si tak mohly vybírat samce, kteří osvědčili schopnost přežít do vysokého věku. Tím by získávaly výhodu pro své potomky, kteří by tuto schopnost po otci zdědili. Delší život totiž znamená více možností se rozmnožit a dlouhověcí jedinci mají tedy vyšší pravděpodobnost zanechat více potomků. Starší jedinci mají většinou více zkušeností a dokáží obhájit kvalitnější teritoria či častěji vítězí v soubojích o sexuální partnery (Alatalo 1986). Vyšší schopnost nalézt dostatek kvalitní potravy či obhájit kvalitnější teritorium by mohla být jedním z mechanismů, který by mohl zajišťovat zvýšenou expresi ornamentů u starších jedinců (Alatalo 1986).

Za druhé, ornamenty mohou fungovat jako přímé ukazatele životaschopnosti jedince, jejichž exprese je závislá na kondici a může být nezávislá na věku (Andersson & Simmons 2006). V takovém případě, kdy jedinci s výraznými ornamenty mají zároveň geny, které jim zajišťují vyšší životaschopnost, budou se tito jedinci dožívat průměrně vyššího věku, než jedinci s méně výraznými ornamenty, a tedy s geny pro nízkou životaschopnost. Jedinci s horšími ornamenty tedy budou z populace mizet rychleji a ve vyšších věkových skupinách bude narůstat zastoupení jedinců s výraznějšími ornamenty (tzv. selektivní přežívání fenotypů). Starší jedinci díky tomu budou mít v průměru výraznější ornamenty než mladší věkové skupiny (Forstmeier et al., 2006).

Vyšší životaschopnost může souviset s vyšší odolností výrazněji ornamentovaných jedinců k parazitům či k oxidačnímu stresu. Oxidační stres je nerovnováha mezi produkcí volných radikálů a antioxidačním obranným systémem organismu. Volné radikály jsou chemické látky s nepárovými elektrony vznikající buď v přírodě nebo jako vedlejší produkty biologických a biochemických procesů (Freeman-Gallant et al. 2011). Volné radikály poškozují nukleové kyseliny, bílkoviny a membránové lipidy a tím způsobují narušení jejich fyziologických funkcí, což je považováno za jednu s hlavních příčin stárnutí (Gomes et al. 2009). Některé druhy ornamentů, jako například karotenoidní nebo pheomelanoidní zbarvení, potřebují ke své tvorbě látky, které jsou zároveň potřebné pro antioxidační obranu těla (von Schantz et al. 1999; Galván & Solano 2009). Může tak docházet k trade-off mezi expresí ornamentu a antioxidační obranou. Výrazný ornament by si v takovém případě mohli dovolit pouze kvalitní jedinci s kvalitním antioxidačním systémem a dostatečným přísunem potřebných látek v potravě. U některých typů ornamentů, jako jsou například excesivní struktury typu prodloužených ocasních per či paroží, může být nákladná nejen jejich tvorba, ale i jejich nošení. Svou hmotností a rozměry mohou ztěžovat pohyb svého nositele a mohou tak zvyšovat každodenní energetické nároky (Zahavi 1975). Většina energie je v těle produkována prostřednictvím oxidativní fosforylace v mitochondriích. Oxidativní fosforylace je však také největším zdrojem volných radikálů v těle. Zvýšené nároky na produkci energie pro nošení excesivních struktur tak mohou představovat zároveň hendikep ve formě vyšší produkce volných radikálů a tím vyšší potřeby antioxidačních mechanismů nebo zrychleného stárnutí organismu (von Schantz et al. 1999).

Ornamenty a stárnutí

Ve vyšším věku však může docházet i ke zhoršování exprese ornamentu, a to právě v důsledku stárnutí, neboli senescence. Termín senescence pocházející z latinského *senescere* (stárnutí) značí proces, jenž je charakteristický zhoršováním funkcí živého organismu v čase, spojeným se sníženou schopností odpovědi na stresové vlivy, homeostatickou nerovnováhou či nemocemi spjatými se stářím. Zhoršování funkcí nakonec vede k jejich selhání a smrti (Kirkwood 1997; Kirkwood & Holliday 1979; Williams et al.

2006). Každý organismus disponuje jinou rychlostí stárnutí na základě genetických predispozic (Austad 2009). Stárnutí je geneticky determinovaný, neadaptivní proces, a je řízen skrze přírodní výběr (Kirkwood & Holliday 1979).

Autorem zcela první teorie stárnutí byl August Weismann (1889), jenž předpokládal nevyhnutelné zhoršení funkčnosti organismu a existenci mechanismu vyvinutého přírodním výběrem, který by eliminoval "opotřebené" jedince z populace (Weismann 1889). Evoluce zmíněného eliminujícího mechanismu nebyla však nijak vysvětlena a pro jeho existenci ani souvislost s přírodním výběrem nebyla nalezena podpora (Williams 1957). Autorem první evoluční hypotézy stárnutí, tzv. teorie o akumulaci mutací (*mutation accumulation theory*), je Medawar (1952). Medawar došel k závěru, že přírodní výběr s rostoucím věkem slábne (selekční stín) a zároveň roste riziko mortality. Selekcční stín je výsledkem toho, že vysokého věku se dožije v přírodě pouze tak malé množství jedinců, že přírodní výběr již není dostatečně silný na to, aby odstranil mutace mající škodlivý účinek pouze ve vysokém věku (Medawar 1952). Williams (1957) rozvinul Medawarovu teorii v tzv. hypotézu antagonistické pleiotropie (*antagonistic pleiotropy hypothesis*). Podle ní přírodní výběr působí skrze selekci pleiotropických genů mající pozitivní účinky v mládí, ale negativní účinky ve stáří. Podle něho by k akumulaci mutací škodlivých ve vyšším věku nemohlo docházet, pokud by nebyly přírodním výběrem selektovány pro své výhodné účinky v mládí (Williams 1957). Teorie těla na jedno použití (*disposable soma theory*) předpokládá, že stárnutí je způsobené hromaděním poškození v těle v průběhu života každého organismu, a že organismus má pouze omezené množství zdrojů a energie, které může investovat buď do rozmnožování nebo do údržby a opravy tělních tkání. Organismy jsou geneticky naprogramovány tak, aby v rámci tohoto trade-off investovaly do rozmnožování a do údržby somatických tkání takové množství živin a energie, aby mu to přineslo co nejvyšší fitness v daných podmínkách. Určujícím faktorem pro evoluci délky života a tím pro množství zdrojů investovaných do údržby organismu a zpomalování stárnutí je míra mortality způsobená vnějšími vlivy. Při vysoké externí mortalitě je výhodnější investovat do rychlého rozmnožení a investice do údržby těla jsou nízké. V případě, kdy je úmrtnost způsobená vnějšími příčinami minimální, uplatní se selekce pro dlouhou délku života a pomalejší rozmnožování (Kirkwood 2002).

Obecně se předpokládá, že stárnutí na buněčné úrovni má za následek senescenci organismu jako celku (Kirkwood, 2005). Jako jedna z možných příčina stárnutí bylo navrženo zkracování nukleoproteinových struktur na koncích chromozomů, tzv. telomer (Campisi & di Fagagna 2007; Pusceddu et al., 2015). Ke zkracování telomer dochází při každém dělení diploidních buněk (Hayflick & Moorhead 1961). Ke zkracování dochází až do fáze, kdy jsou telomery zkráceny na kritickou délku a další dělení již není možné. Tehdy dojde k zástavě dělení buňky a její smrti (Hayflick & Moorhead, 1961). Zkracování telomer může být urychleno nerovnováhou mezi stresovými signálními drahami a

oxidačním stresem z volných radikálů (Kirkwood, 2005). Oxidační stres také přispívá ke stárnutí poškozováním molekulárních součástí buněk. Hromadění oxidačního poškození ve tkáních vede ke zhoršování jejich funkcí, vedoucí až k jejich ztrátě a ke smrti organismu (Kirkwood, 2005).

Zhoršení fyziologických funkcí se může projevit i sníženou expresí pohlavních ornamentů. To může být způsobeno snižující se schopností asimilovat a metabolizovat živiny potřebné pro tvorbu ornamentů (Beamonte-Barrientos et al. 2014). Za rozdíly v expresi ornamentu může také stát schopnost obstarat si potravu, která může u starých jedinců klesat (Lecomte et al. 2010).

U stárnoucích jedinců, u nichž se snižuje pravděpodobnost dožití do dalšího reprodukčního období, může být výhodnější investovat více do aktuálního rozmnožování (tzv. terminální investice; Charlesworth & Leon 1976). Může u nich tedy naopak dojít ke zvýšené expresi pohlavních ornamentů za účelem maximalizace aktuálního rozmnožení na úkor budoucího přežívání.

Základní typy pohlavních ornamentů u ptáků a savců

Pigmentová zbarvení: karotenoidní ornamenty

Jedná se o v tucích rozpustné pigmenty, isoprenoidy, nejčastěji tetraterpenoidy, dále se dělí do skupin karotenů a xanthofylů. Barviva vyskytující se u ryb, ptáků a plazů zodpovědná za červené, oranžové či žluté odstíny se vyskytují jak u živočichů, kteří je přijímají z potravy, tak u rostlin, jež karotenoidy syntetizují (Mezzomo & Ferreira 2016). Karotenoidy se vyskytují v rostlinách, houbách a mikroorganismech. Jsou součástí fotosystémů, kde mají ochrannou funkci (Pogson et al. 1996). Karotenoidy se dostávají do těl živočichů skrze potravu, posléze mohou posloužit k tvorbě provitaminu A nebo jako antioxidanty, časté je taky deponování karotenoidů do pokožky za účelem pigmentace a tvorby okrasných znaků. Udržovat karotenoidní ornament je nákladné, neboť tyto znaky jsou exprimovány skrze trade-offs mezi imunitními a antioxidačními mechanismy (Kemp et al. 2012). Existují celkem tři hypotézy pro vysvětlení nákladnosti karotenoidních ornamentů. Jedním je nedostatek karotenoidů, jenž je vysvětlen omezenou schopností využívat karotenoidy, byť jich v potravě může být dostatek, což je dáno genotypovými a fyziologickými limity organismu (Olson & Owens 1998). Přístup ke karotenoidům je také environmentálně závislý (Hill 1993; Linville & Breitwisch 1997). Ve vlhkém prostředí bývá více biomasy, a tedy i zdrojů karotenoidů (Olson & Owens, 1998). Schopnost využívat karotenoidní ornamenty může být částečně dědičná, což je dokázáno pozitivní korelací zbarvení otců a synů. Výběrem barevného samce získají samice výhodu v podobě dobrých genů pro mláďata (Hill 1991). Další hypotézu tvoří předpoklad, že karotenoidy mohou organismu výrazně uškodit kvůli přímým toxickým účinkům. Tím jsou nejvíce ohroženi herbivoři, neboť mají vysoký příjem karotenoidů, a následná detoxifikace je energeticky velmi nákladná. Nebo zcela naopak, karotenoidy výrazně napomáhají fyziologickým funkcím, například dokáží absorbovat volné radikály, a tím bránit rakovinotvornému

bujení (*Heinonen et al. 1994; Ames 1993; Olson & Owens, 1998*), a skrze steroidní hormony regulují rozmnožování (*Casagrande & Groothuis 2011*). S vysokou cenou za ornament se živočichové často vypořádávají tak, že nějak obejdou cenu za expresi znaku, zároveň však neztrácí na atraktivitě pro samice. Jedním z takovýchto hospodárných mechanismů je různé rozmístění pigmentů na těle v místech, která jsou nejvíce exponována (*Surmacki et al. 2016*). Extenzita a odstín barevných polí se může markantně lišit i mezi populacemi téhož druhu a mezi věkovými skupinami. Způsobovat to může krom genetických rozdílů přístup k odlišným zdrojům potravy v závislosti na charakteru obývaného habitatu či různá schopnost účinně deponovat karotenoidy pozřené s potravou do peří (*Hill 1993*). Schopnost získávat karotenoidy z potravy se s věkem mění a starší jedinci pak mívají sytější ornamente díky zkušenostem v hledání potravy bohaté na karotenoidy (*Val et al. 2010*). Vlivem trade-offs však s přibývajícím věkem dochází nečástečně ke snižování exprese karotenoidního ornamentu, neboť vlivem stárnutí dochází ke zhoršování tělesných funkcí, do nichž musí stárnoucí jedinec investovat na úkor exprese ornamentu (*Cornwallis et al. 2014*). Výrazný a pěkný, symetrický ornament nasvědčuje dobrému zdravotnímu stavu (*Badyaev & Young 2004*), navíc sytost karotenoidního ornamentu může spolehlivě predikovat přežívání jedince. Například ptáci s bledšími karotenoidními ornamente jsou častějším terčem parazitů, kteří ptákům zvyšují pravděpodobnost mortality (*Hõrak et al. 2001*).

Pigmentová zbarvení: melaninové ornamente

Melanocyty jsou jediným typem pigmentových buněk savců. Prekurzory melanocytů, melanoblasty, migrují z dorzální neurální trubice během ontogeneze pod vznikající epidermis (*Kelsh 2004*). Na rozdíl od karotenoidů živočichové nemusejí melanin do těla dostávat skrze potravu, neboť jej syntetizují. Melanin se tvoří v melanocytech odvozením z prekurzoru tyrosin pomocí enzymu tyrosinázy. Rozlišujeme jej na eumelanin barvící peří na černé a hnědé odstíny a pheomelanin přispívající k červenohnědým až žlutavým tónům (*Prota 1980*). Eumelanin a pheomelanin jsou syntetizovány skrze společného jmenovatele-tyrosin. Melanogeneze začíná hydroxylací L-fenylalaninu na L-tyrosin či rovnou z L-tyrosinu prostřednictvím tyrosinázy za vzniku L-dopa (L-3,4-dihydroxyphenylalaninu). Reakce pokračuje oxidací L-dopa na dopachinon-výchozí substrát pro syntézu jak eumelaninu, tak pheomelaninu (*Slominski et al. 2005*). Protein, jenž rozhoduje, jaký typ melaninu bude exprimován a určuje intenzitu melanogeneze, se nazývá agouti (*Slominski et al. 2004*). Melanin-stimulující hormon (MSH) vázaný na melanokortinový receptor 1 (Mc1r) pak stimuluje melanocyty a ty tvoří eumelanin, kdežto tzv. gen Agouti inhibuje signalizaci MSH a Mc1R, a tak melanocyty tvoří pheomelanin. Předpokládá se, že protein Agouti reguluje expresi konkrétního typu melaninu v melanocytech, a tak zodpovídá za pigmentový vzor srsti savců a peří ptáků (*Kelsh 2004*). Syntéza pheomelaninu začíná syntézou dopachinonu s cysteinem či glutathionem za vzniku cysteinyldopa a glutathionyldopa. Následuje oxidace, pak se cysteinyldopa zacyklí a vytvoří 1,4-

benzothiazinylalanin. Dalším krokem je oxidace katalyzovaná tyrosinázou či peroxidázou, konečným produktem je pheomelanin (Slominski et al., 2005). Melaninové ornamenty jsou považovány za signály kvality a samičí melaninové ornamenty se mohou u některých druhů velikostně srovnávat se samčími. Exprese melaninů u ptáků se s věkem mění, zpravidla se zintenzivňují (Veiga 1993). Melaninové ornamenty často souvisí se sociálním statutem jedince, ale již ne takovou měrou s kondicí (Budden & Dickinson 2009). Někdy mohou zvýšené exprese melaninu s věkem podléhat i ornamenty samic (Potti et al. 2014), což nasvědčuje genetické korelaci ornamentů mezi samci a samicemi (Roulin & Dijkstra 2003).

Strukturální zbarvení

Jedná se o zbarvení vzniklé vlivem rozptylu světla na nanostrukturách tělního povrchu. Se strukturálním zbarvením se setkáme zejména u plazů, obojživelníků a ryb, ale vyskytuje se i v peří ptáků. Tvoří se díky přítomnosti tzv. chromatoforů v pokožce, jež se rozdělují na žluté až oranžové xantofory, černé melanofory, stříbřité, zlaté a modravé iridofory (Macedonia et al. 2000), méně časté erytrofory zodpovědné za červenou, leukofory za bílou barvu a cyanofory tvoří modré odstíny (Kelsh 2004; Frohnhöfer et al. 2013). Chromatofory se diferencují z nervové lišty z prekursorů zvaných obecně chromatoblasty v konkrétní pigment obsahující buňky (Kelsh 2004). Iridofory obsahují membránové vrstvy, v nichž jsou vnořeny krystalky purinu. Na těchto purinových krystalcích dochází k rozptylu světelných paprsků (Macedonia et al. 2000). Krystalky jsou konkrétně tvořeny guaninem, hypoxantinem, adeninem a kyselinou močovou. Nejedná se o pigmenty v pravém slova smyslu, ale komponenty, jež mají podíl na tvorbě strukturálního zbarvení (Bagnara et al. 1979). Melanofory jsou buňkami homologickými k melanocytům a obsahují melanin. Xantofory obsahují pteridiny a karotenoidy. Leukofory mají rovněž pteridiny a karotenoidy a navíc krystalické vrstvy (Parichy & Spiewak 2015). Zvíře může dosáhnout speciálních barevných efektů díky speciálním makrostrukturám, které v sobě uzavírají barvicí mechanismy umožňující efektivnější odraz světla. Například u pávů se jedná o poloměsíčné paprsky (Kinoshita et al. 2008). Stejně jako zbarvení tvořené pigmenty je také kondičně závislé (Lanuza et al. 2014) a podává cennou informaci o nositelově kvalitě. Ptáci bývají velmi citliví na UV zbarvení. Typicky modrá čepička sýkor modřinek, (*Cyanistes caeruleus*), kterou během námluv samci vzpřimují, a lákají samice. Tato čepička může představovat klíč k dobrým genům pro samice (Andersson et al. 1998). Sytost UV ornamentu svědčí o celkovém energetickém rozpočtu samce a jeho možnostech alokovat živiny do exprese ornamentu (Siefferman & Hill 2005).

Bílé zbarvení

Achromatické ornamenty mohou zcela postrádat pigment (Mennill et al. 2003). V tomto případě bílá barva může vznikat přítomností nepigmentovaného keratinu, na němž se tvoří bílé zbarvení díky

nekoherentnímu odrazu veškerých vlnových délek viditelného spektra. Bílé zbarvení může být také způsobeno různou koncentrací melaninových pigmentů v peří peří (*Prum & Torres 2003*). Jiný způsob, jakým může vznikat bílé zbarvení, je degradační činnost bakterií, které způsobují abrazi peří. Selektive pak působí na tvorbu odolnějších struktur buď deponací melaninu nebo vtíráním výměšků uropygiální žlázy do peří. Degradace peří je silnější u samců vlivem silnějšího pohlavního výběru. Reprodukčně aktivnější jedinci mohou mít zhoršenou kvalitu peří kvůli činnosti bakterií, neboť jim kvůli péči o mladé může zbývat méně času na údržbu peří (*Ruiz-De-Castañeda et al. 2015*). Bílé ornamenty jsou dědivé a vyskytují se u spousty ptačích druhů a signalizují jak sociální status, tak samičí preference vázané ke znaku. Bílá pole často kontrastují s okolním peřím, přičemž vyšší kontrast může značit kvalitnějšího jedince (*Mennill et al. 2003*). Samci s velkými bílými skvrnami mohou být častěji terčem agresivity ze strany jiných samců, a proto by mohly být čestným znakem kvality (*McGlothlin et al. 2005*). Rozsah a intenzita bílých ornamentů pozitivně koreluje s hmotností jedince a negativně s výskytem parazitárních onemocnění. Také dostatek živin by mohl přinést jedinci dostatek energie na uspořádání keratinu a melaninových pigmentů, které by daly vznik atraktivnějšímu ornamentu (*Purves et al. 2016*).

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: prodloužená ocasní pera

Existuje množství druhů ptáků, kde se u samců vlivem působení pohlavního a přírodního výběru zároveň vyvinuly nápadně prodloužená pera, jež jsou cílem samičího výběru. Stejně jako pigmentové ornamenty i tyto již od pohledu svědčí o kondici jedince. Často prezentovaný druh pro tento ornament představuje vlaštovka obecná, (*Hirundo rustica*), se svým vidličnatým ocasem s dvěma prodlouženými krajními pery (*Møller et al. 1988*). Experimentálními úpravami délek krajních ocasních per se došlo k poznatku, že dílem sexuální selekce by tato pera mohla být prodloužena u samců i samic o 7-15 mm vůči aerodynamickému optimu (zbylá délka ocasních per by se pak vyvinula skrze přírodní výběr). K zjištění se došlo zkrácením ocasních per o 11 mm, a díky následnému zlepšení zdravotního stavu průkazného sníženou koncentrací leukocytů v krvi (*Cuervo & Ayala 2014*). Vlaštovky s různou délkou ocasních per mohou zaujmout rozdílné potravní strategie (*Nudds & Spencer 2004*), poněvadž ptáci s kratšími ocasy jsou schopni hbitějších obrátů v letu než jejich kolegové s dlouhými ocasy, a tak je lov s kratším ocasem výhodnější pro schopnost chytit dobře manévrující hmyz (*Møller 1988*). U evropského poddruhu *Hirundo r. rustica* se délka ocasních per signifikantně odráží v reprodukčním úspěchu. Samci s dlouhými pery zplodí za sezónu více potomků ve svém hnízdě i mimopárově. Asymetrie v délce ocasních per souvisí se zhoršenou schopností obstarat si potravu, což je spojováno s rizikem parazitace, poněvadž pták více času loví a méně věnuje úpravě peří.

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: rohy a parohy

Také u savců se setkáme s nadměrně vyvinutými sekundárními pohlavními znaky. Nejtypičtější z nich nalezneme u sudokopytníků v podobě rohů, výjimku tvoří jelenovití se svými parohy. Tyto struktury slouží jako zbraně při kompetici a jejich velikost a symetrie svědčí o odolnosti vůči stresu během vývoje (Markusson & Folstad, 1997), a tak si je může dovolit jen kvalitní samec. U samců s asymetrickými parohy je předpoklad pro horší schopnost přežívání, a tak těchto méně kvalitních samců v populaci ubývá s rostoucím věkem (Ditchkoff et al. 2001). Mimo dobře známé funkce parohů coby účinných zbraní, skrývají tyto vznešené ornamenty patrně informaci o plodnosti buď pro samice, nebo pro konkurenty, kteří se takto dozví o kvalitě spermií soka, což může vést ke kompetici samců na fyziologické úrovni. Samci s těmi nejmohutnějšími parohy bývají vybaveni relativně největšími varlaty a nejpohyblivějšími spermii (Malo et al. 2005). Růst parohů a rohů je kondičně závislý, což je zdokumentováno zejména u kozorožce horského (*Capra ibex*).

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: laloky a hřebínky

Hřebínky a laloky shledáváme u ptáků, zejména u hrabavých. Velikost hřebínku je zpravidla pozitivně korelována s hladinou testosteronu, jenž působí na zvyšování intenzity červeně z karotenoidů, naopak negativní je korelace s mírou parazitace. Vyšší hladina testosteronu samců odráží to, že dovedou úspěšně obhájit lepší teritoria (Yang et al. 2013).

Ptačí zpěv

Mnohé živočišné taxony při námluvách upřednostňují strategie, při nichž nesází na pestré ornamenty, avšak rovněž spolehlivě signalizují kvalitu a kondici vokalizujícího samce. V předním mozku ptáků jsou oblasti zodpovědné za učení a produkci písní. Tyto oblasti tvoří vysoké množství neuronů, které u ptáků selektivně odpovídají na akustické podněty. Selektivita se s věkem více vyhraňuje s tím, jak se pták učí nové písně. Schopnost učit se písně se může mezi druhy i poddruhy lišit (Doupe & Kuhl 1999). Schopnost učit se hlasové projevy je charakteristická vedle savců i pro pěvce, papoušky a kolibříky, a váže se zpravidla k rané fázi života, kdy si živočich zapamatovává druhově specifické akustické projevy. Ptáci se učí zpívat napodobováním písní, improvizací či sami vynalézají nové melodie. Některé ptačí druhy se jsou schopné učit i v dospělosti (Araya-Saras & Wright 2013). Schopnost učit se nové písně může indikovat kvalitu samce a pojí k sobě samičí preference (Nowicki et al. 2002).

Empirické důkazy pro vztahy mezi expresí ornamentů, věkem a přežíváním

Pigmentová zbarvení: karotenoidní ornamenty

Exprimovat v peří oranžovo-červené odstíny deponováním karotenoidních pigmentů je pokládáno za fyziologicky náročné a karotenoidní ornamenty jsou tudíž u mnoha druhů považovány za signály kondice nositele. V komparativní studii dvou populací lesňáčků žlutohrdlých, (*Geothlypis trichas*), se žluté hrdlo ukázalo jako pohlavně selektovaný znak vlivem samičí preference. Samci s většími skvrnami na hrdle měli vyšší reprodukční úspěšnost díky plození mimopárových potomků. Intenzita tohoto karotenoidního ornamentu je spjatá s přežíváním. Na přežívání má pozitivní vliv variabilita genomu hlavního histokompatibilního komplexu. Zastoupení alel třídy I a II hlavního histokompatibilního komplexu vypovídá o přítomnosti parazitů v krvi ptáka. U New Yorkské populace lesňáčka žlutohrdlého počet těchto alel predikoval absenci krevních parazitů (Dunn et al. 2008). Vzhled karotenoidních ornamentů poskytuje informaci o oxidačním stresu. Čím zářivější je hrdlo samce, tím nižší je pravděpodobnost poškození DNA oxidačním stresem a tím vyšší odolnost vůči nemocem jedinec vykazuje. S přibývajícím věkem a zkušenostmi se velikost hrdelní skvrny zvětšuje (Freeman-Gallant et al. 2010). Samice dávají přednost starším a zdravějším samcům, kteří v menší míře podléhají oxidačnímu stresu (Freeman-Gallant et al. 2011). Sytější karotenoidní ornament si může dovolit jedinec, který má dostatek karotenoidů jak na údržbu organismu, kde karotenoidy fungují jako antioxidanty, tak na expresi výrazného ornamentu. Zdravý jedinec, který dobře odolává oxidačnímu stresu mívá sytější karotenoidní zbarvení (Freeman-Gallant et al. 2011). S věkem se hrdelní skvrna samců lesňáčků žlutohrdlých, (*Geothlypis trichas*), zvětšuje. Zvýšená exprese může korespondovat s nabýváním zkušeností při obstarávání potravy bohaté na karotenoidy s rostoucím věkem (Freeman-Gallant et al. 2010).

Pro náročnost udržování karotenoidních ornamentů někteří ptáci, jako snovač kaferský, (*Euplectes orix*), preferenčně alokují metabolity do imunitního systému než do peří. S preferenční alokací karotenoidů do imunitního systému se můžeme setkat u některých starých ptáků (i jiných druhů), aby částečně vyvážili nižší imunokompetenci spojenou se stárnutím, takzvanou imunosenescenci (Edler & Friedl 2012). Selektce může působit ve prospěch investice do imunitního systému, a tím pozitivně ovlivnit délku života (Hausmann et al. 2005). Tento trade-off může být příčinou sníženého reprodukčního úspěchu starých samců, neboť nezbyvá dost živin pro investici do reprodukce (Ardia et al. 2003; Hausmann et al. 2005). Snovač kaferský každoročně přepeřuje do svatebního šatu s karotenoidním zbarvením. Koncentrace karotenoidů a intenzita zbarvení ornamentu nejprve vzrůstaly do 3-5 let a posléze se koncentrace karotenoidů snižovala a zbarvení peří postupně bledlo. Na bledosti peří se však mohou teoreticky podílet i vyšší hladiny melaninu (Edler & Friedl 2012). Exprese karotenoidních ornamentů, respektive svatebního šatu snovače kaferského, (*Euplectes orix*), nejprve vzrůstala, po pátém

roce se ale snižovala, a svatební šat snovače byl čím dál bledší. Za vyblednutím může stát vyrovnávání snížené obrannyschopnosti ve vyšším věku deponací karotenoidů do orgánů s imunitní funkcí. Jedná se o trade-off mezi expresí ornamentu a přežíváním (Edler & Friedl 2012).

S věkem se může měnit i peří samic lesňáčka lejskovitého, (*Setophaga ruticilla*), jež signalizují věk nositelky, přičemž samice starší dvou let měly světlejší ocasní pera z důsledku nižších koncentrací karotenoidů. Nižší koncentrace karotenoidů může značit méně kvalitního jedince, který deponuje málo karotenoidů do peří, například z důvodu horší schopnosti obstarat si potravu bohatou na karotenoidy (Osmond et al. 2013). Samice lesňáčka lejskovitého, (*Setophaga ruticilla*), prodělávaly sníženou expresi karotenoidních ornamentů po druhém roce života, peří tedy bylo čím dál světlejší s rostoucím věkem. To značí malé rezervy karotenoidů, kterých si samice nejsou schopny opatřit dostatečné množství pro expresi ornamentu. Světlé zbarvení by pak mohlo indikovat méně kvalitního jedince (Osmond et al. 2013).

Tabulka1. Karotenoidní ornamenty

druh	znak	charakteristika	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	detaily	citace
snovač kaferský (<i>Euplectes orix</i>)	snubní šat	intenzita	M	+,-	0	longitudinální	mezi 3-5 lety sytlejší barva než před a poté	Edler et al. 2012
lesňáček žlutý (<i>Setophaga petechia</i>)	zabarvení hrdla	intenzita	M	+	0	longitudinální		Crary & Rodewald 2012
lesňáček žlutý (<i>Setophaga petechia</i>)	zabarvení hrdla	intenzita	F	0	0	longitudinální		Crary & Rodewald 2012
lesňáček žutohrdlý (<i>Geothlypis trichas</i>)	zabarvení hrdla	intenzita	M	?	+	longitudinální		Whittingham et al. 2015
lesňáček lejskovitý (<i>Setophaga ruticilla</i>)	skvrna na boku / ocase	intenzita	F	0 / +	0	longitudinální		Osmond et al. 2013

Pigmentová zbarvení: melaninové ornamenty

U vlaštovek studie poukazují na to, že koncentrace pigmentů je dědivá a bývá vyšší u samců, přičemž hrdélko se zbarvuje intenzivněji než břicho. Sytost melaninových pigmentů samců vlaštovek může značit reprodukční úspěch, neboť samci s tmavší ventrální stranou těla začínají hnízdit dříve (Vortman et al. 2011). Při pozorování italské populace vlaštovek, (*Hirundo rustica*), bylo zjištěno, že se koncentrace melaninových pigmentů s věkem nemění, a pokud ano, pak zřejmě jen u velmi starých jedinců, starých 5-6 let. Pro zjištění této informace by bylo třeba provést ad hoc analýzu starých jedinců, ale to bylo již mimo vytyčené cíle práce (Saino et al. 2013a). Tentýž tým se zabýval dále vztahem signalizace a přežívání. Samci s převažující koncentrací eumelaninů nad pheomelaniny disponovali lepším přežíváním, neboť eumelaniny souvisí s protizánětlivou, antipyretickou a antioxidační odpovědí imunitního systému

(Ducrest et al. 2008, Saino et al. 2013b). Ani v této studii zbarvení peří nezáviselo na věku (Saino et al. 2013b). Koncentrace melaninů v peří se u vlaštovek obecných, (*Hirundo rustica*), s věkem neměnila. Mohla se měnit u senescentních jedinců (5-6 let starých), jichž byl ale ve zkoumané populaci nedostatek, a tak pro ně nebyla provedena samostatná analýza. Vyšší koncentrace eumelaninů nad pheomelaniny obsažených na ventrální straně těla korelovala pozitivně s přežíváním. Tmavší jedinci měli tedy lepší životaschopnost (Saino et al. 2013a; Saino et al. 2013b).

Oproti předešlým studiím, podle nichž se ornamenty s věkem neměnily, v následující jsou studii jsou srovnávány s věkem proměnlivé melaninové ornamenty u datla zlatého, (*Colaptes auratus*). Veškeré tmavé skvrny se zvětšovaly a více ztmavly s věkem. Šířka páska na ocase a velikost teček dosahovaly vrcholné exprese ve druhém roce života. Vedle toho odstín hrdla a délka lícního proužku měly zesílenou expresi do třetího roku života, po němž následoval pokles, za nímž by mohla stát počínající senescence. Melaninové ornamenty datla zlatého jsou pozitivně korelovány s tělesnou velikostí a kondicí, některé z nich nezávisle na věku nositelky predikují velikost snůšky a čas snášení vajíček (Wiebe & Vitousek, 2015). Kondiční závislost exprese ornamentu může souviset s hladinou kortikosteronu, která je vyšší při nutriční deficienci, a může vést k snížení koncentrace melaninů (Roulin et al. 2008). Studie považuje melaninové ornamenty za spolehlivé ukazatele kvality (Wiebe & Vitousek 2015). Expres melaninových ornamentů se u samců měnila v závislosti na věku. Skvrny tmavly s věkem a zvětšovaly se do 2.-3. roku života, poté se exprese snížila, možným důvodem je stárnutí. Ornamenty datla zlatého lze považovat za ukazatele kondice, poněvadž se v jejich vzhledu odráželo množství nutričních rezerv obsahujících melaninové prekurzory (Wiebe & Vitousek 2015).

Zcela odlišná data byla longitudinálně získaná při práci se strnádkou skřivanovitou, (*Calamospiza melanocorys*), kde se intenzita ornamentů lišila pouze mezi mladými jedinci v prvním kalendářním roce a dospělci a proměnlivost ornamentů se nepřipisuje věku, nýbrž individuální variabilitě. Barevné ornamenty jsou tak zdrojem různorodé a nezávislé informace o svém nositeli (Chaine & Lyon 2015).

Samičí výběr nabývá diferencí mezi jednotlivými populacemi, což lze uvést na příkladu Wisconsinké a New Yorkské populace lesňáčka žlutohrdlého, (*Geothlypis trichas*). Předmětem samičího výběru u Wisconsinkých samců byla černá maska, na jejíž expresi se podílela i selekce ze strany kompetice mezi samci, zatímco New Yorkské samice upřednostňovaly žluté hrdélko. Podle velikosti černé masky bylo možné odhadnout reprodukční úspěch samců. Černá maska se s věkem zvětšovala a její exprese úzce souvisela s přežíváním, neboť pozitivně korelovala s množstvím protilátek v krvi. Imunitní funkce mohou být posíleny variabilitou v hlavním histokompatibilním komplexu, neboť diverzita genomu MHC komplexu přispívá k vyšší odolnosti vůči nemocem a k lepšímu přežívání (Dunn et al. 2008). Jiný tým neobjevil zjevnou souvislost mezi velikostí černé masky a přežíváním. (Freeman-Gallant et al. 2010). Velikost černé masky pozitivně korelovala s věkem (Freeman-Gallant et al., 2010; Dunn et al. 2008), a

zároveň i s přežíváním podle jedné studie (*Dunn et al. 2008*), podle jiné studie však černá maska nijak neovlivnila schopnost přežívání (*Freeman-Gallant et al. 2010*).

Věkově závislá variabilita v ornamentech je typicky předmětem zkoumání u samců, neméně zajímavé výsledky však byly zjištěny také v longitudinální studii na samicích lejska černošedého, (*Ficedula hypoleuca*). Změnám podléhalo peří na zádech zbarvené melaninem. Stejně jako u samců téhož druhu i samičí záda tmavla s rostoucím věkem. Tmavnutí dorsální strany těla samic může být dáno věkově závislou změnou exprese genů zodpovědných za tmavé či bledé zbarvení. V tomto případě by šlo o vyšší expresi jiných genů ve stáří zodpovědných za přednostní produkci tmavšího pigmentu, tedy eumelaninu nad pheomelaninem (*Potti et al. 2014*). Mechanismy zodpovědné za přepínání syntézy eumelaninu a pheomelaninu jsou zatím málo známé. U myši je syntéza melaninů regulována pomocí exprese agouti signálního proteinu, ASP v kožních papilách (*Le Pape et al. 2008*). Peří na dorzální straně těla samic lejska černošedého tmavlo s věkem z důvodu přednostní exprese eumelaninů nad pheomelaniny se zvyšujícím se věkem (*Potti et al. 2014*).

Rovněž samice lesňáčka žlutého, (*Setophaga petechia*), potvrdily tmavnutí melaninovým ornamentu: počet proužků na ventrální straně těla byl vyšší u starších samic v porovnání s mladšími. Na žlutém podkladu tak výraznější černé proužky více kontrastovaly, což může značit individuální kvalitu. Jednalo se o průřezovou studii, a tak lze těžko posoudit vliv přežívání či změnu ornamentu s věkem (*Crary & Rodenwald 2012*). Jiný tým problematiku objasnil, a vysvětlil, že za změnou ornamentu stojí selekce méně ornamentovaných jedinců, věkově závislé změny exprese byly zpochybněny (*Studd et al. 1989*). U samic lesňáčka žlutého, (*Setophaga petechia*), počet tmavých proužků na ventrální straně těla byl vyšší u starších samic (*Crary & Rodenwald 2012*), podle *Studd et al. (1989)* se tak děje dílem selekčního přežívání samic, které mají relativně větší množství proužků (*Studd et al. 1989*).

Samice datla zlatého, (*Colaptes auratus*), mají různorodé melaninové ornamenty, které jsou s věkem intenzivnější, predikují kvalitu samice a její reprodukční úspěšnost. Pásky na ocase a tmavé hrdlo nezávisle na věku pozitivně korelovaly s velikostí snůšky. Šířka pásky na ocase a velikost skvrn dosahovala vrcholné exprese ve druhém roce života. Sytost hrdla se u samic pozitivně promítla ve velikosti snůšky (*Wiebe & Vitousek 2015*). Exprese melaninových ornamentů samic datla zlatého, (*Colaptes auratus*), pozitivně korelovala s věkem. Exprese pásky na ocase byla nejintenzivnější mezi prvním a druhým rokem života, v dalších letech se šířka pásky zvětšovala také, ale pomaleji. Melaninové skvrny se zvětšovaly s přibývajícím věkem, mezi prvním a druhým rokem byly exprimovány nejintenzivněji (*Wiebe & Vitousek 2015*).

Tabulka 2. Melaninové ornamenty

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	details	citace
vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ventrální zbarvení	intenzita	M	0	0	průřezová		Saino et al. 2013
vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ventrální zbarvení	intenzita	M	+	0	longitudinální		Vortman et al. 2015
vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ventrální zbarvení	intenzita	M	-	+	longitudinální	samci, kteří přežili do dalšího roku, byli bledší	Saino et al. 2013
strnádka skřivanovitá (<i>Calamospiza melanocorys</i>)	skvna na křídle	intenzita	M	-	0	longitudinální		Chaine & Lyon 2015
strnádka skřivanovitá (<i>Calamospiza melanocorys</i>)	skvna na křídle	rozsah	M	+	0	longitudinální		Chaine & Lyon 2015
lesňáček žlutý (<i>Setophaga petechia</i>)	ornamenty na ventrální straně těla	intenzita	M	0	0	longitudinální		Crary & Rodewald 2012
datel zlatý (<i>Colaptes auratus</i>)	páska na ocase, křídle, lícní proužek, ventrální skvmění	intenzita	M	+	0	longitudinální		Wiebe & Vitousek 2015
datel zlatý (<i>Colaptes auratus</i>)	páska na ocase, křídle, lícní proužek, ventrální skvmění	rozsah	M	+	0	longitudinální		Wiebe & Vitousek 2015
salašník západní (<i>Sialia mexicana</i>)	ventrální zbarvení	rozsah	M	0	0	longitudinální		Budden & Dickinson 2009
salašník západní (<i>Sialia mexicana</i>)	dorzální zbarvení	rozsah	M	-	0	longitudinální		Budden & Dickinson 2009
lesňáček žutohrdlý (<i>Geothlypis trichas</i>)	faciální skvna	rozsah	M	+	+	longitudinální		Whittingham et al. 2015
lesňáček žutohrdlý (<i>Geothlypis trichas</i>)	faciální skvna	rozsah	M	+	0	longitudinální		Dunn et al. 2013
lejsek černohlavý (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	skvna na dorsální straně těla	intenzita	F	+	0	longitudinální		Potti et al. 2014

Strukturální zbarvení

Ornamenty vzniklé rozptylem světla na opticky aktivních povrchových strukturách mívají iridiscentní až metalický vzhled (Kemp et al. 2012). Sytost strukturálního zbarvení samců bývá spojována s reprodukčním úspěchem, v případě salašníka modrého, (*Sialia sialis*), samci se sytější UV odstínem v peří zplodili více potomků (Siefferman & Hill 2005). Strukturální zbarvení modrého peří na hlavě samců salašníka západního, (*Sialia mexicana*), bylo s věkem světlejší, zároveň se plocha modrého zbarvení s věkem rozšiřovala na větší plochu hlavy a tváří. Samci se světlejšími odstíny modré na hlavě vykazovali lepší kondici (Budden & Dickinson 2009). Samci salašníků s rostoucím věkem exprimovali světlejší modré strukturální peří a velikost ornamentu také pozitivně korelovala s věkem. Expresí strukturálního

ornamentálního peří pozitivně korelovala i s kondicí, což znamená, že starší samci byli v lepší kondici (Budden & Dickonson 2009).

UV zbarvení na temeni hlav sýkor modřinek, (*Parus caeruleus*), se výrazně liší mezi juvenilí a dospělci. Mladí ptáci do dvou let jsou spíše nenápadní s bledším UV zbarvením. Možným důvodem selekce bledého zbarvení juvenilů je potlačování agresivity ze strany dospělců. Dospělci mají chromatičtější a světlejší temeno, jehož odstín se výrazně neliší mezi dvouletými a staršími ptáky, byť sytost kontinuálně vzrůstá. Rozdíl ve zbarvení juvenilů a dospělců byl dán změnou exprese ornamentu, nikoliv rozdílným přežíváním jinak zbarvených jedinců. Jedinci byli světlejší s rostoucím věkem, přičemž peří prodělalo nejvýraznější zesvětlení mezi prvním a druhým rokem (Delhey & Kempenaers 2006). Odstín UV závisí na počtu a rozmístění částic, na nichž dochází k rozptylu světla, kdežto světlost zbarvení může být dána tloušťkou kůry peří či množstvím uloženého melaninu (Prum & Torres 2003; Delhey & Kempenaers 2006). Změny v odstínu UV a světlosti na sobě tedy patrně nezávisí, neboť podléhají rozdílným mechanismům (Andersson 1999; Delhey & Kempenaers 2006). Juvenilí a dospělce samců sýkorky modřinky lze dobře rozlišit, neboť juvenilové mají bledší UV zbarvení. Dospělci mají světlejší a chromatičtější temeno než juvenilové, jehož odstín se již výrazně nemění. Sytost UV zbarvení a světlost peří pozitivně korelovala s věkem.

Tabulka 3. Strukturální zbarvení

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	detaily	citace
salašník západní (<i>Sialia mexicana</i>)	UV zbarvení na hlavě	intenzita	M	+	0	longitudinální		Budden & Dickonson 2009
sýkora modřinka (<i>Parus caeruleus</i>)	UV zbarvení na hlavě	intenzita	M,F	+	+	longitudinální		Delhey & Kempenaers 2006

Bílé zbarvení

Mezi ptáky je poměrně časté bílé zbarvení způsobené absencí melaninu, které může mít funkci kondičně závislého ornamentu (Blanco & Fargallo 2013). Bílé ornamenty mohou signalizovat schopnost vypořádat se s nedostatkem melaninu a mohou být považovány za hendikep indikující kvalitu jedince (Hasson 1989). Skvrna na čele a na křídlech pozitivně koreluje s reprodukčním úspěchem v populaci lejska bělokrkého, (*Ficedula albicollis*). U samic se setkáváme s reprodukční senescencí, která se negativně projeví ve velikosti snůšky a datu zahnízdění. Samice dosahují maximální reprodukční výkonnosti zhruba ve třech letech s následným zhoršováním. Naproti tomu exprese ornamentů se s věkem zvyšuje (zvětšuje se jak skvrna na křídle, tak na čele), což nasvědčuje přednostní investici do druhotných pohlavních znaků, tedy trade-off mezi reprodukcí a expresí ornamentu. Je ovšem pravděpodobnější, že reprodukce a exprese ornamentů na sobě vůbec nezávisí (Evans et al. 2011). Longitudinální studie na

samicích lejska bělokrkého, (*Ficedula albicollis*), ukázala pozitivní korelaci mezi expresí bílých skvrn a věkem.

Samice lejska černošedého, (*Ficedula hypoleuca*), vykazují individuální rozdíly v reflektanci strukturálně zbarveného světlého peří náprsenky. Reflektance se s věkem zvyšuje, což má za následek bělejší odstín náprsenky. Předmětem diskuse je bílá skvrna na čele, jejíž exprese je také věkově závislá – skvrna se s věkem zvětšuje, stejně jako u samců, ovšem tento maskulinní ornament má jen zhruba jedna třetina samic. Tato individuální rozdílnost v expresi bílé skvrny na čele může souviset s různou hladinou androgenů (samice se skvrnou na čele mají vyšší hladiny androgenů). Geny regulující hladinu androgenů hrají roli v genetické korelaci mezi pohlavími, kterou může být exprese bílé skvrny na čele vysvětlena (Potti *et al.* 2014). Některé samice lejska černošedého, (*Ficedula hypoleuca*), exprimují bílou skvrnu na čele, jejíž reflektance pozitivně koreluje s věkem, to znamená, že je s věkem bělejší.

Samci lejska bělokrkého, (*Ficedula albicollis*), exprimují bílé skvrny na čele a na křídlech, jejichž velikost pozitivně ovlivňuje reprodukční úspěch. Samci prodělávali stejně jako samice změny exprese ornamentů s rostoucím věkem, kdy se zvětšovaly skvrny jak na čele, tak na křídlech. Velikost ornamentu pozitivně korelovala s délkou života, a tak zároveň predikovala přežívání (Evans *et al.* 2011).

Tabulka 4. Bílé zbarvení

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	detaily	citace
lejsk černošedý (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	bílá skvrna na čele, na křídlech	rozsah	M, F	+	0	longitudinální		Potti <i>et al.</i> 2014
lejsk černošedý (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	bílá skvrna na čele	rozsah	F	+	0	longitudinální		Potti <i>et al.</i> 2013
lejsk bělokrký (<i>Ficedula albicollis</i>)	bílá skvrna na čele, na křídlech	rozsah	M, F	+	0	longitudinální		Evans <i>et al.</i> 2011

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: prodloužená ocasní pera

Velmi specifickým ornamentem důležitým z hlediska působení pohlavního výběru, vlivu stárnutí a reprodukčního úspěchu, jsou prodloužená pera ptáků. Délka ocasu je pohlavně selektovaným znakem u poddruhu *Hirundo r. rustica*, kde byla vypořádaná preference samic pro nápadně prodloužená pera, jež signalizují samcovi dobré geny (Andersson 1986; Vortman *et al.* 2011). V populaci vlaštovky obecné poddruhu *Hirundo rustica transitiva*, bylo vypořádané, že starší samci mívají delší ocasní pera, která jsou preferována samicemi. Samci s delšími ocasy měli vyšší reprodukční úspěch ve smyslu více zplozených mláďat a více zahnízdění během jedné sezóny. Vztah mezi reprodukční výkonností a délkou ocasních per by mohl být ovlivněn věkem. Studie neobjasnila, zda na samci s delšími ocasy lépe přežívají či zda se pera prodlužují s věkem. (Vortman *et al.* 2011). Podle týmu Balbontín *et al.* (2010) se pera od prvního roku života do dvou až čtyř let prodlužují, od pátého roku, kdy se u vlaštovek začíná projevovat

senescence, se exprese snižuje (Balbontín *et al.* 2010). Naopak Møller (1991) ve své longitudinální studii zaznamenal zvýšenou expresi ocasních per u jedinců obou pohlaví pouze mezi prvním a druhým rokem života a v dalších letech se exprese ocasních per signifikantně nelišila (Møller 1991). Samci jsou citlivější vůči environmentálnímu stresu (chladné období zimy), poněvadž délka jejich ocasů je za optimem pro schopnost manévrovat (Møller 1991). Samci s delšími ocasy měli lepší schopnost přežívání a odolnosti vůči parazitům než samci s krátkými ocasy (Møller 1989; Buchanan & Evans 2000). Naproti tomu u vlaštovek starších pěti let došlo k signifikantnímu poklesu exprese ocasních per a zvýšení jejich asymetričnosti (Møller & de Lope 1999). Může se jednat o důsledek stárnutí, jehož vlivem dochází ke zhoršení celkové kondice, což lze ilustrovat nižší reprodukční výkonností, konkrétně zpožděným návratem na hnízdiště u starých samců. Zhoršená kondice se může podepsat v lovecké úspěšnosti, a samci pak tráví více času obstaráváním potravy místo údržby peří, což ústí v napadení parazity (Møller & de Lope 1999). Starší vlaštovky měly všeobecně relativně delší ocasní pera než mladí ptáci. Poznatky ohledně exprese ocasních per jsou ale nekonzistentní. Podle Vortman *et al.* (2011) se pera mohou prodlužovat z důvodu věkově závislé exprese (Vortman *et al.* 2011), jiné studie tvrdí, že se pera prodlužují pouze zhruba do čtyř let a poté se zkracují vlivem senescence (Møller & de Lope 1999; Balbontín *et al.* 2010). Podle Møller (1991) byla exprese ocasních per na věku nezávislá, a utvářela ji především dědičnost znaku a vnější faktory jako klimatické podmínky (Møller 1991). Samci s delšími ocasy byli v lepší kondici, což bylo potvrzeno manipulativním experimentem, při němž byly manipulativně upraveny délky ocasních per. Samci s experimentálně prodlouženými pery hůř manévrovali při lovu a ulovili méně výživnou potravu než samci s manipulativně zkrácenými pery (Møller 1989).

Prodloužená pera jsou předmětem samičího výběru u spousty dalších druhů. Samice páva korunkatého, (*Pavo cristatus*), dávají přednost samcům s nejmohutnějšími ocasy, zvanými vlečky. Paví vlečky jsou indikátorem genetické kvality a zdatnosti, neboť je mají ti nejstarší samci, kterým se ocasní pera prodlužovala s věkem (Manning 1989). Tomuto odporuje jiná experimentální studie, podle které paví ocas nemusí vždy signalizovat věk a samice nemusí pokaždé preferovat starší samce. Samičí preference se týkají nejzdatnějších samců (různě starých), kteří jsou nositeli nejkvalitnějších spermií a tedy dobrých genů zaručujících životaschopnost pro potomstvo (Kirkpatrick & Ryan 1991). Paví ocas podle této studie není spolehlivým ukazatelem věku samce a jeho exprese je v rámci i mezi pohlavími variabilní. Studie byla však vedena v zoologické zahradě, kde zvířata nebyla vystavena predaci (Petrie 1992), a tak nelze vyloučit, že ve volné přírodě by se neuplatnila rozdílná schopnost přežívání, jež by vyselektovala samce s méně nápadnými ocasy, podle hendikepové hypotézy (Zahavi 1975) ty méně zdatné (Petrie & Halliday 1994; Petrie 1993). Paví ocasy podle Manning (1989) indikovaly věk a jejich velikost pozitivně korelovala s věkem. Samci s nejdelšími ocasy byli ti nejstarší a samice je

upřednostňovaly (Manning 1989). V jiné studii, vedené v zoologické zahradě, bylo zjištěno, že délka pavího ocasu nesouvisela s věkem a že si samice nevybíraly partnera podle věku. Tříletí samci, kterým vlečka narostla poprvé, ji měli kratší než starší samci. Samci starší čtyř let se vzájemně příliš lišili v délkách ocasů, aby byla nalezena korelace ornamentu s věkem. Ve studii byli zahrnuti staří samci (12 let a více) s relativně kratšími ocasy, kteří by ve volné přírodě patrně nepřežili. Přítomnost těchto samců ve studii může z velké části za absenci korelace exprese ornamentu s věkem. Opakovaná měření týchž jedinců po více let ani tak věkově závislou expresi ornamentu neodhalila, což naznačuje individuální variabilitu v délkách ocasních per (Petrie 1993). Samci s delšími ocasy bývají zdatnější například ve smyslu úniku před predátory (Petrie 1992).

Samci bažanta arguse okatého, (*Argusianus argus*), předvádí na svých tokaništích samicím ocasní pera se skvrnami ve tvaru ok, jež svědčí o samcově kvalitě a věku. S věkem se při každém přepeření zvyšuje počet per v ocase a rovněž i počet ok. Objem a krása ocasních per vizuálně stimuluje samice a hraje klíčovou roli ve výběru samce vedle aspektu, zda samec obsadil tokaniště. Čím je samec starší, tím větší je šance, že samec bude moci převzít uvolněná tokaniště po samcích, kteří zemřeli. Tokaniště je krom peří tedy signálem kvality a dlouhověkosti (Davison 1981). Množství ocasních per arguse okatého pozitivně koreluje s věkem: během každého přepeření se zvýší počet okrasných per a ok ještě několik let po dosažení dospělosti (Davison 1981).

Prodloužená ocasní pera faetonů červenoocasých, (*Phaethon rubricauda*), jsou exprimována oběma pohlavími, u samců bývají o něco delší, a pravděpodobně nesignalizují kvalitu. Pohlavní výběr tedy působí ve prospěch exprese ornamentů u obou pohlaví. Exprese prodloužených per se v čase neměnila (mezi 3-22 roky), faetonům při každém přepeřování narostla pera o zhruba stejné délce (Veit et al. 2003).

Alkounek nejmenší, (*Aethia pusilla*), je drobným ptákem z čeledi rackovití, (Laridae), u kterého se na hlavě v oblasti uší a na čele vlivem pohlavního výběru vyvinula prodloužená pera preferovaná samicemi. Tento ornament nepredikoval ani reprodukční úspěch ani životaschopnost alkounka. V jednom roce pozitivně korelovala délka prodloužených per s kondicí dospělých jedinců obou pohlaví. Subadultní jedinci byli oproti dospělcům méně ornamentováni a v horší kondici (kondice byla určena regresí tělesné hmotnosti vůči délce tarsu). Mezi po sobě jdoucími roky neprodělaly tyto ornamenty ani u jednoho pohlaví signifikantní změnu v expresi (Jones & Montgomerie 1992).

Ornamentálně prodloužená pera alkounka chocholatého, (*Aethia cristatella*), dorůstala větších rozměrů u samců. Exprese chocholky nekorelovala s reprodukčním úspěchem. Dospělci obou pohlaví měli vždy delší chocholku a pera v oblasti uší oproti subadultům. Data naznačovala, že velikost chocholek pozitivně korelovala s věkem během dospívání, ale jelikož nebyl znám přesný věk ptáků. Okrasná pera dospělců se prodlužovala s věkem, což bylo zjištěno opakovaným měřením týchž alkounků. Mezi dospělci lze

pozorovat trend růstu ornamentálních per s věkem. U subadultů nelze jistě říct, zda je tomu stejně, či zda neprobíhá selekce ve prospěch ptáků s delšími pery (*Jones et al. 2000*).

Tabulka 5. Prodloužená ocasní pera

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	details	citace
vlašťovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ocasní pera	délka	M, F	+	0	longitudinální		Vortman et al. 2011
vlašťovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ocasní pera	délka	M	+	0	longitudinální		Vortman et al. 2015
vlašťovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ocasní pera	délka	M, F	+,-	0	longitudinální	od 1 do 3 let prodloužování, u starých zkracování	Møller & de Lope 1999
vlašťovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ocasní pera	délka		+	0	longitudinální		Møller 1991
vlašťovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	ocasní pera	délka	M	+,-	0	longitudinální	od 1 roku do 2-4 let růst, od 5. roku	Balbotín et al. 2011
tyran vidloocasý (<i>Tyrannus forficatus</i>)	ocasní pera	délka	M, F	+	0	průřezová	u pár déle studovaných jedinců délka vzrostla	Regosin & Pruett- Jones 2001
faeton červenocasý (<i>Phaethon rubricauda</i>)	ocasní pera	délka	M, F	0	0	longitudinální		Veit et al. 2003
alkounek nejmenší (<i>Aethia pusilla</i>)	faciální prodloužená pera	délka	M, F	+0	0	longitudinální		Jones & Montgomery 1992
alkounek chocholatý (<i>Aethia cristatella</i>)	prodloužená pera	délka	M, F	+	0	longitudinální	výrazné prodloužení u subadultů	Jones et al. 2000
páv korunkatý (<i>Pavo cristatus</i>)	ocasní pera	délka	M	+	0	longitudinální		Manning 1989
argus okatý (<i>Argusianus argus</i>)	ocasní pera	délka	M	+	0	longitudinální		Davison 1981

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: laloky a hřebínky

Dalším objektem samičího výběru mohou být masité kožní struktury, jež samci předvádí při námluvách. Mezi takové patří hřebínky hrabavých. Hřebínek kura bankivského, (*Gallus gallus*), prodělává s věkem morfologické změny, rozdílné u obou pohlaví, patrně vlivem rozdílné investice do reprodukce samců a samic (*Maklakov et al. 2007; Cornwallis et al. 2014*). Velikost hřebínku samců od útlého věku pouze klesala, avšak samičí hřebínky dosahovaly největšího vzrůstu ve středním věku s následným zmenšováním. Kratší délka života a silnější sexuální selekce u samců mohou společně vést k rychlejšímu stárnutí samců. Důsledkem je vyšší mortalita, za níž se může skrývat nadprodukce spermií,

jež může stát za vymizením trade-offs ve stáří (Cornwallis et al. 2014). Geny pro expresi hřebínku se nedědily, za což asi může nedostatek aktuální kovariance mezi samičí preferencí a ornamentem (Johnson et al. 1993). To je v přímém rozporu s Fisherovou hypotézou pohlavního výběru (Fisher 1930). Naproti tomu však hřebínek kura svědčí o kvalitě nositele a jeho životaschopnosti, což je v souladu s hypotézou dobrých genů (Kirkpatrick & Ryan 1991), tudíž samičí výběr je vázán na samce, kteří poskytnou potomstvu geny pro životaschopnost a kteří sami dokáží odolávat environmentálnímu stresu (Hamilton & Zuk 1982; Johnson et al. 1993). Hřebínek kura bankivského, (*Gallus gallus*), prodělal s rostoucím věkem snižování v expresi, přičemž samčí hřebínek se začal zmenšovat dříve než samičí. Velikost hřebínku negativně korelovala s napadením střevními parazity, a tak signalizovala kondici jedince (Johnson et al. 1993). Nadměrná investice do reprodukce v mládí vede ke snižování exprese ornamentu v nadcházejících letech, brzkému nástupu senescence a zkrácení délky života (Cornwallis et al. 2014).

Tabulka 6. Laloky a hřebínky

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	detaily	citace
kur bankivský (<i>Gallus gallus</i>)	hřebínek	vzrůst	M	-	0	longitudinální		Cornwallis et al. 2014
kur bankivský (<i>Gallus gallus</i>)	hřebínek	vzrůst	F	+, -	0	longitudinální	do 4 let růst, pak zmenšování	Cornwallis et al. 2014

Zvětšené struktury těla a tělního pokryvu: rohy a parohy

Zbraně mnohých sudokopytníků jsou mohutné struktury sloužící jak ke kompetici o harémy a postavení v hierarchii, tak samicím při výběru kvalitního partnera (Malo et al. 2005). U většiny koz a ovcí, (*Caprinae*), probíhá růst rohů po celý život, přičemž růst se snižuje s rostoucím věkem (Côté et al. 1998). Platí to u kozorožce horského, (*Capra ibex*), jehož rohy velikostně korelují s tělesnou hmotností (Bergeron et al. 2010). U kozorožců může být účinek věku na vzrůst rohů částečně utlumený vlivem různorodosti délek rohů mezi jedinci (Bergeron et al. 2010). Rohy zprvu přirůstají po stejně dlouhých segmentech, než samci dosáhnou věku 6-ti let, kdy začnou přirůstat stále menší segmenty po zbytek života podle negativní sigmoidní křivky (von Hardenberg et al. 2004). Willisch (2015) však zjistil produkci stále kratších segmentů již od druhého roku života, který pokračoval až do úmrtí (Willisch et al. 2015). Délka nových prstenců se nezávisle na věku začala zkracovat 1-2 roky před úmrtím, což souvisí s různorodým nástupem senescence mezi jedinci. Tvorba kratších prstenců souvisí se snížením kondice jedince, který musí snížit alokaci živin do ornamentu, aby přežil. Rohy si lze tedy představit jako hendikep, který si mohou dovolit jen zdatní samci (Zahavi 1975; von Hardenberg et al. 2004; Bergeron et al. 2010). Expese dlouhých prstenců v mládí může vést k horšímu přežívání a snížené expresi v letech

následujících (Picard *et al.* 1996), ale podle Toïgo *et al.* (2013) vývin velkých rohů v mládí nijak neovlivnil přežívání vyjma těch nejstarších samců (12 let a výše). Tito staří samci mající delší rohy trpěli vyšší mortalitou (Toïgo *et al.* 2013; Willisich *et al.* 2015). Tento efekt lze vysvětlit maximální investicí do reprodukce u starých samců, kteří právě ve věku 10-12 let získávají nejvyšší pozice v hierarchii, což jim umožňuje pářit se se samicemi (Toïgo *et al.* 2013). Tato životní strategie je v souladu s teorií těla na jedno použití (Kirkwood & Halliday 1979). Předpokládá se, že délka rohů v druhém roce indikuje délku rohů kdykoliv poté, z čehož se usuzuje podle toho, že samci mající nejdelší rohy v mládí, je mívali nejdelší i ve stáří. (Toïgo *et al.* 2013). Tato korelace je v souladu s výsledky jiné longitudinální studie zaměřené taktéž na kozorožce, kde délky segmentů H1-4 korelovaly s délkami segmentů H5-8. Délka segmentů H1-4 (tedy segmentů přirůstajících mezi 1. a 4. rokem života) ovlivňuje délku segmentů H5-8. Samcům s relativně delšími H1-4 segmenty přirůstají o to kratší prstence mezi 5. a 8. rokem života (Willisich *et al.* 2015). U kozorohů nedochází ke kompenzačnímu růstu, jímž by dohnali sníženou expresi v nepříznivém období. Kompenzační růst je zrychlený růst těla po období sníženého růstu způsobeným například sníženou potravní nabídkou (Jobling 1994; Ali *et al.* 2003). Růst během kompenzace je rychlejší než růst stejně velkých jedinců, kteří nebyli vystaveni nepříznivým podmínkám, konečný vzrůst se však nakonec nemusí vyrovnat vzrůstu zvířat, která žila celý život v příznivých podmínkách. Kompenzační růst úzce souvisí se zotavováním organismu (Jobling 2010). U kozorožců rohy přirůstají celý život s tím, že od určitého věku přirůstají kratší segmenty. V případě studie Willisich *et al.* (2011) přirůstaly segmenty kozorožcům ve zkrácené délce oproti ostatním segmentům již od druhého roku života, v jiné studii byl ten vztah zpozorován až od šestého roku života. Do té doby přirůstaly stejně dlouhé segmenty (von Hardenberg *et al.* 2004). Přirůstání kratších segmentů pozitivně korelovalo s nástupem senescence a zvýšenou pravděpodobností úmrtí. Stárnutí spojované s horší kondicí by mohlo vést ke snížené expresi segmentů ve prospěch přežívání. To, jak intenzivní růst rohů v mládí ovlivňuje schopnost přežívání, je diskutabilní. Podle Picard *et al.* (1996), je exprese dlouhých segmentů v mládí vykoupena horším přežíváním v následujících letech (Picard *et al.* 1996), kdežto Toïgo *et al.* (2013) zjistil, že nákladná exprese ornamentu v mládí se negativně projeví až ve vysokém stáří, tj. po dvanáctém roce. Vyšší mortalita těchto starých samců s relativně delšími rohy by mohla být způsobena maximální investicí do reprodukce poté, co samci dosáhnou takového postavení, které jim umožní pářit se se samicemi (Bergeron *et al.* 2008; Toïgo *et al.* 2013).

Narozdíl od kozorožců, kamzíci, (*Rupicapra*), mohou prodělavat kompenzační růst (Massei *et al.* 1994; Pérez-Barbería *et al.* 1996). Podporou pro tuto myšlenku je v případě kamzíka horského, (*Rupicapra rupicapra*), negativní vztah mezi třetím prstencem a prvními dvěma prstenci, následovaný pozitivními vztahy mezi všemi prstenci přirůstajícími v dalších letech. K plné konvergenci růstových drah však nedošlo (Corlatti *et al.* 2015). Kompenzační růst má za následek menší rozdíly ve vzrůstu rohů mezi

pohlavími, což by mohl být důsledek slabšího pohlavního výběru působícího na rohy kamzíků (*LeBlanc et al. 2001*). Věk hraje u kamzíků klíčovou roli v utváření prstenců, které po druhém roce přirůstají stále kratší. Narozdíl od kozorožců růst rohů kamzíků není ovlivněn individuální variabilitou (*Corlatti et al. 2015*). Stejně jako u kozorožců (*Toïgo et al. 2013; Willisch et al. 2015*), vysoká investice do růstu dlouhých segmentů v prvních několika letech života je následována přirůstáním kratších segmentů u kamzíka horského, (*Rupicapra rupicapra*) (*Corlatti et al. 2015*). Rohy kamzíků přirůstají po celý život, ale od druhého roku života po stále kratším segmentech. V porovnání s kozorožci kamzíci neinvestují zdaleka takové množství energie do tvorby rohů, a mají i možná proto lepší schopnost přežívání do vysokého věku. Rohy kamzíků jsou spíše slabě pohlavně selektovaný znak (*Corlatti et al. 2015*).

U jelena lesního, (*Cervus elaphus*), se při longitudinální studii přišlo na to, že se senescence neprojevuje v počtu vzrostných vrcholů paroží, a tak samci s nejmohutnějším parožím v mládí ho měli nejmohutnější kdykoliv poté, což by mohlo být způsobeno dědičností. Počet vzrostných vrcholů nijak neovlivnil reprodukční úspěch samce (*Hewitt et al. 2014; Lemaître et al. 2014*). Ukázalo se, že samci mohou projevit kompenzační růst, což je podloženo snižující se korelací mezi velikostí těla a velikostí paroží s věkem. Roční samci tak mohou částečně kompenzovat období zhoršené nutrice, kvůli kterému měli malý vzrůst těla i parohů (*Hewitt et al. 2014*). Paroží do určitého věku zvětšuje u všech jelenovitých, (*Cervidae*), u jelena běloocasého, (*Odocoileus virginianus*), do 5. roku, kdy jeleni dospívají a jejich paroží dosahuje maximálního vzrůstu, paroží má pak stejnou velikost a senescence se v něm neprojevuje. Tato kohortová studie byla vedena na populaci postižené intenzivním lovem, tudíž je možné, že staří jedinci s větším parožím byli vyloveni, a proto ve studii chyběli (*Hewitt et al. 2014*). U jelena lesního, (*Cervus elaphus*), se po 6. roce růst paroží postupně zpomaluje, a maximální hmotnosti paroží dosahuje okolo deseti let (*Kruuk et al. 2002*). Stárnutí jelena lesního, (*Cervus elaphus*), odpovídá teorii těla na jedno použití, jež předpokládá negativní vztah mezi investicí do reprodukce v mládí a ve stáří do fitness (*Kirkwood & Holliday 1979*). Samci s většími harémy, kteří strávili námluvami více času mezi 4. a 9. rokem, projeví rychlejší reprodukční senescenci mezi 10. a 16. rokem. Snižovaná kondice a rychlejší stárnutí může mít souvislost s imunosupresivními účinky androgenů, jejichž hladina je vysoká u samců s velkými harémy. Vyšší hladina testosteronu je spojována s dominancí a úspěšným udržením harému (*Klose et al. 2009; Lemaître et al. 2014*). Samci investující maximum do reprodukce v mládí sice stárnou rychleji, ale až do vysokého věku (10-13 let) udržovali relativně větší harémy a pářili se. Samci s harémem musí čelit kompetitivním samcům, což může být důvodem rychlého nástupu senescence (*Lemaître et al. 2014*). Pokud by za rychlým stárnutím byly střety s ostatními samci, a ne cena za nadměrnou expresi parohů v mládí, pak by parohy mohly představovat znak kvality, který není takovou zátěží pro nositele (*Bobek et al. 1990*). Dle kohortové studie na populaci jelena běloocasého, v níž probíhal intenzivní lov, paroží roste do pěti let a pak se jeho velikost již s věkem nemění (*Hewitt et al.*

2014). Paroží jelena lesního rostlo stejnou rychlostí do pátého až šestého roku, po šestém roce přirůstaly stále kratší segmenty, a růst se zastavil okolo desátého roku (Kruuk *et al.* 2002).

Tabulka 7. Rohy a parohy

druh	znak	char. znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	detaily	citace
kamzík horský (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	roh	délka	M	+	0	longitudinální		Corlatti <i>et al.</i> 2015
kamzík horský (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	roh	roční přírůstek	M	+,-,+	0	longitudinální	do 2 let zrychlení, mezi 2. a 3. rokem zpomalení, pak opět zrychlení	Corlatti <i>et al.</i> 2015
kozorožec horský (<i>Capra ibex</i>)	roh	délka	M	+	0	longitudinální		Willisch <i>et al.</i> 2014
kozorožec horský (<i>Capra ibex</i>)	roh	délka	M	+	0, -	longitudinální		Toigo <i>et al.</i> 2013
kozorožec horský (<i>Capra ibex</i>)	roh	roční přírůstek	M	-	0	longitudinální	po 2. roce zpomalování	Willisch <i>et al.</i> 2014
jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>)	parohy	délka	M	+	0	longitudinální		Lemaître <i>et al.</i> 2014
jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>)	parohy	délka	M	+, 0	0	longitudinální	v 10. roce se růst zastavil	Kruuk <i>et al.</i> 2002
jelen běloocasý (<i>Odocoileus virginianus</i>)	parohy	délka	M	+, 0	0	průřezová	v 5. roce se růst zastavil	Hewitt <i>et al.</i> 2014
jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>)	parohy	roční přírůstek	M	+, 0	0	longitudinální	po 10. roce již nepřirůstají	Lemaître <i>et al.</i> 2014
jelen běloocasý (<i>Odocoileus virginianus</i>)	parohy	roční přírůstek	M	+, 0	0	longitudinální	v 5. roce se růst zastavil	Hewitt <i>et al.</i> 2014

Ptačí zpěv

Ptačí zpěv v sobě může nést různé informace, od teritoriálních akustických signálů, až po vokalizaci při námluvách (Lapierre *et al.* 2011). Důležitým faktorem zpěvu je jeho komplexita, která indikuje schopnost učit se, a je předmětem samičího výběru (Boogert *et al.* 2008). Dále velikost repertoáru pozitivně koreluje s atraktivitou pro opačné pohlaví, neboť s rostoucím repertoárem se zvyšuje pravděpodobnost, že bude obsahovat atraktivní slabiky (Gil & Gahr 2002). Ve studii na strnadci zpěvném, (*Melospiza melodia*), byly sledovány věkově závislé změny velikosti repertoáru a sdílení písní. Sdílení podobných motivů bývá časté mezi samci sousedících teritorií. Písně složené ze sdílených prvků produkovali nejčastěji staří ptáci, ale nebylo zjištěno, zda z důvodu rozdílného přežívání jedinců produkujících různě sdílené písně či kvůli věkově závislé změně exprese sdílených motivů, poněvadž ptáci nebyli dlouhodobě sledováni (Lapierre *et al.* 2011). Longitudinální studie zabývající se sdílením

písní mezi strnadci zpěvnými přinesla zjištění, že ptáci sdílí více písní s přibývajícím věkem vlivem zvýšené exprese sdílených motivů. Mladí strnadci od samců ze sousedních teritorií odposlouchávají melodie, které se učí, a sami poté produkují. Sdílení písní pozitivně koreluje se schopností udržet teritorium, a to s reprodukční úspěšností samce (Beecher et al. 1996; Nordby et al. 2001). Komparací mladých a starých jedinců bylo zjištěno, že velikost repertoáru dospělců je v čase neměnná (Beecher et al. 1996; Lapierre et al. 2011). Průřezová studie na strnadci zpěvném poukázala na trend, kdy staří ptáci častěji zpívají sdílené písně než mladí ptáci, ale nemohlo být zjištěno, zda za to zodpovídá změna v expresi písní či selekce ve prospěch ptáků, kteří zpívají sdílené melodie (Lapierre et al. 2011). Při longitudinální studii bylo shledáno, že ptáci se melodie učí od sousedních samců a s přibývajícím věkem je sami čím dál častěji reprodukuje. Komparativně bylo zjištěno, že velikost repertoáru se s věkem nemění (Beecher et al. 2000; Lapierre et al. 2011).

Při longitudinální studii sýkor koňader, (*Parus major*), velikost repertoáru pozitivně korelovala s délkou života. Konzistence zpěvu byla nejvyšší u ptáků 3-4 roky starých v porovnání s mladšími i staršími jedinci (Rivera-Gutierrez et al. 2012).

U rákosníka velkého, (*Acrocephalus arundinaceus*), byla velikost repertoáru variabilní mezi různě starými jedinci, ale příčiny se lišily v rámci dvou geograficky rozrůzněných populací. V německé populaci rákosníka se velikost repertoáru neměnila s věkem, neboť byla zjištěna selekce ve prospěch samců s větším repertoárem. Naopak ve švédské populaci se repertoár zvyšoval s věkem. Je zřejmé, že mechanismus pohlavního výběru se mezi německou a švédskou populací liší, ale konkrétní příčiny rozdílů mezi populacemi téhož druhu jsou neznámé (Forstmeier et al. 2006). Pro velikost repertoáru se došlo ke dvěma protichůdným závěrům. V jedné populaci se repertoár zvyšoval s věkem, v druhé fungovala selekce ve prospěch širšího repertoáru.

U francouzské populace slavíků obecných, (*Luscinia megarhynchos*), byla porovnáována výkonnost trylkování dvouletých samců a samců starších dvou let. Starší samci se při trylkování více blížili výkonnostním limitům, což znamená, že trylkování bylo rychlejší a mělo širší tónový rozsah. Trylkování lze považovat za indikátor věku, v této studii však nebylo určeno, zda se zpěv opravdu s věkem zdokonaluje, anebo, zda se uplatňuje rozdílné přežívání jedinců (Sprau et al. 2013). V této průřezové studii měli starší samci lepší výkonnost při trylkování než mladší samci slavíků, nebylo však zjištěno, zda se výkonnost zlepšovala s věkem nebo přežili pouze ti výkonnější slavíci.

Výkonnost zpěvu vrabce skalního, (*Petronia petronia*), pozitivně korelovala s reprodukčním úspěchem. Více mimopárových potomků zplodili samci, kteří zpívali pomaleji a hlasitěji v porovnání s ročními samci. Hlasitost nemusí být spojována pouze s úspěchem, poněvadž hlasitě zpívající samci měli ve vlastních hnízdech relativně více mimopárových mláďat. Rychlost zpívání, nikoliv hlasitost, je podle této studie u vrabce skalního signálem věku. Jelikož byli samci rozděleni do dvou skupin na rok staré

samce a starší samce, nebyly pozorovány longitudinální změny faktorů zpěvu (Nemeth et al. 2012). Rychlost zpěvu je signálem věku u vrabce skalního, avšak příčiny, proč staří ptáci zpívají rychleji, nebyly objasněny.

Tabulka 8. Ptáci zpěv

druh	znak	charakteristika znaku	pohlaví	věk	přežívání	typ studie	details	citace
strnavec zpěvný (<i>Melospiza melodia</i>)	zpěv	velikost repertoáru	M	0	?	průřezová		Lapierre et al. 2011
strnavec zpěvný (<i>Melospiza melodia</i>)	zpěv	velikost repertoáru	M	0	0	longitudinální		Beecher et al. 2010
strnavec zpěvný (<i>Melospiza melodia</i>)	zpěv	sdílení písní	M	+	?	průřezová		Lapierre et al. 2011
strnavec zpěvný (<i>Melospiza melodia</i>)	zpěv	sdílení písní	M	+	0	longitudinální	mladí ptáci se učí sdílené písně od starých ptáků	Beecher et al. 2010
sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	zpěv	velikost repertoáru	M	0	+	longitudinální		Rivera-Gutierrez et al. 2012
rákosník velký (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>)	zpěv	velikost repertoáru: švédská / německá populace	M	+ / 0	0 / +	longitudinální		Forstmeier et al. 2006
sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	zpěv	soudržnost	M	+,-	0	longitudinální	1-2 roky a 5-6 roků staří ptáci nižší soudržnost než 3-4 let staří	Rivera-Gutierrez et al. 2012
slavík obecný (<i>Luscinia</i>)	zpěv	rychlost trylkování	M	+	?	longitudinální		Sprau et al. 2013
vrabec skalní (<i>Petronia petronia</i>)	zpěv	hlasitost	M	+	?	průřezová		Nemeth et al. 2012
vrabec skalní (<i>Petronia petronia</i>)	zpěv	rychlost zpěvu	M	-	?	průřezová		Nemeth et al. 2012

Diskuse

Většina studií týkajících se kožních derivátů, zaznamenala longitudinální změnu délek ocasních per během života (Davison 1981; Manning 1989; Møller & de Lope 1999; Balbontín et al. 2010; Vortman et al. 2011), výjimku představovala jedna studie s pávy korunkatými, (*Pavo cristatus*), podle níž paví ocas nepředstavuje indikátor věku a změny v jeho expresi jsou čistě individuální u jedinců starších čtyř let. (Petrie 1993). Podobného zjištění došel Møller (1991), který zaznamenal zvýšenou expresi ocasních per vlaštovky obecné, (*Hirundo rustica*) pouze mezi prvním a druhým rokem života, v následujících letech délka ocasních per nekorelovala s věkem (Møller 1991). Ostatní studie potvrdily zvýšenou expresi ornamentů. Vortman et al. (2015) porovnával pouze rok staré jedince a starší, a všiml si prodloužených ocasních per u starších vlaštovek (Vortman et al. 2015). Podle dalších studií se ocasní pera prodlužují zhruba do čtyř let s následným poklesem v expresi vlivem stárnutí (Møller & de Lope 1999; Balbontín et al. 2010). U páva korunkatého (*Pavo cristatus*), ani arguse okatého, (*Argusianus argus*), nebyl zaznamenán pokles exprese ornamentálních per ve vyšším věku (Davison 1981; Manning 1989). Zcela opačný průběh měla exprese hřebínku kura bankivského, (*Gallus gallus*). Velikost hřebínku negativně korelovala s věkem (Johnson et al. 1993). Kostěné struktury kozorožců, kamzíků, stejně jako kožní deriváty vlaštovek, prodělávají senescenci, která se projeví přirůstáním kratších segmentů ve stáří u kozorožců a kamzíků. Rohy kozorožců a kamzíků rostou celý život, ale v určitém věku začnou přirůstat kratší segmenty. U kamzíka horského, (*Rupicapra rupicapra*), i kozorožce horského, (*Capra ibex*), (Willisch et al. 2011; Corlatti et al. 2015), bylo zjištěno, že již od dvou let přirůstají kratší segmenty. Jiná studie objevila zkracování segmentů rohů kozorožců až po šestém roce života (von Hardenberg et al. 2004). Snížená exprese druhotných pohlavních znaků kamzíků i kozorožců měla vždy souvislost s nástupem senescence a zvýšenou pravděpodobností mortality. Naproti ornamentům kamzíků a kozorohů, paroží jelena lesního, (*Cervus elaphus*), neprodělává růst po celý život, dle Kruuk et al. (2002) maximálního vzrůstu paroží dosahuje okolo desátého roku (Kruuk et al. 2002). Do pěti let dorůstalo paroží stejnou rychlostí, po šestém roce však přirůstalo pomaleji, stejně jako u kozorohů (Kruuk et al. 2002; von Hardenberg et al. 2004). Kohortová studie na populaci jelena běloocasého, (*Odocoileus virginianus*), shledala růst paroží do pátého roku, kdy tento jelen dospívá. V tomto bodě růst paroží ustal (Hewitt et al. 2014).

Pro expresi melaninových ornamentů byly shromážděny velmi různorodé výsledky, mezi nimiž lze přesto najít některé souvislosti. U některých druhů exprese melaninových ornamentů pozitivně korelovala s věkem stejně, jako tomu bylo u kostěných struktur či většiny studií na kožní deriváty (vyjma expresi ocasních per vlaštovek). Velikost a odstín melaninových ornamentů pozitivně koreloval s věkem u samic datla zlatého, (*Colaptes auratus*), přičemž exprese byla nejintenzivnější mezi prvním a druhým rokem

života (Wiebe & Vitousek 2015). Melaninové ornamenty samců téhož druhu prodělávaly také změny v expresi, do dvou až tří let se ornamenty zvětšovaly a tmavly, posléze došlo k poklesu exprese, možná kvůli stárnutí (Wiebe & Vitousek 2015). Rovněž samice lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) měly s věkem tmavší ornament na zádech z důvodu přednostní exprese tmavších eumelaninů nad pheomelaniny s přibývajícím věkem (Potti et al. 2014). Zrovna tak velikost černé masky pozitivně korelovala s věkem u lesňáčka žlutohrdlého, (*Geothlypis trichas*), (Freeman-Gallant et al. 2010, Dunn et al. 2008) a také pozitivně korelovala s přežíváním (Dunn et al. 2008). Jiné melaninové ornamenty predikovaly přežívání jejich nositele, přičemž životaschopnější byli ti tmavší, jako to bylo vypořádováno u samic lesňáčka žlutého, (*Setophaga petechia*) či u vlaštovek obecných, (*Hirundo rustica*), (Studd et al. 1989; Saino et al. 2013a; Saino et al. 2013b). V jediné studii vyšlo, že melaninové ornamenty jsou individuálně variabilní a jejich proměnlivost nekoreluje nijak s věkem (Chaine & Lyon 2015), stejně jako bylo zjištěno ve studii na pávu korunkatém, (*Pavo cristatus*), (Petrie 1993). Intenzita bílého zabarvení ornamentálních skvrn pozitivně korelovala s věkem u lejska bělokrkého, (*Ficedula albicollis*), i lejska černohlavého, (*Ficedula hypoleuca*), (Evans et al. 2011; Potti et al. 2014). Reflektance skvrn lejska černohlavého navíc pozitivně korelovala i s přežíváním (Evans et al. 2011). Stejně tak vzrůstá sytost karotenoidního ornamentu lesňáčka žlutohrdlého, (*Geothlypis trichas*). Velikost hrdelní skvrny lesňáčka pozitivně korelovala s věkem a pravděpodobně také se zkušenostmi při obstarávání potravy bohaté na karotenoidy (Freeman-Gallant et al. 2010; Freeman-Gallant et al. 2011). U snovače kaferského exprese karotenoidních ornamentů deponovaných do snubního šatu nejprve vzrůstala do pátého roku, poté však exprese korelovala s věkem negativně a peří bylo čím dál bledší. Postupně vyblednutí by mohlo souviset s trade-off mezi energeticky náročnou expresí ornamentů a přežíváním ve vyšším věku, kdy samci mohou mít sníženou imunokompetenci, a proto alokují karotenoidy preferenčně do antioxidantních mechanismů. Jinou příčinou blednutí ornamentu může být vyšší koncentrace melaninu (Edler & Friedl 2012). Samice lesňáčka lejskovitého, (*Setophaga ruticilla*), prodělávaly sníženou expresi ornamentálního peří již po druhém roce života (Osmond et al. 2013), podobně jako poukázaly některé studie na ocasní pera senescentních vlaštovek (Møller & de Lope, 1999; Balbotín et al., 2010) a studie na kuru bankivském (*Gallus gallus*), jehož hřebínek velikostně negativně koreloval s věkem (Johnson et al., 1993). Zrovna tak rohy kamzíků a kozorožců právě po druhém roce života byly exprimovány v nižší míře (Willisch et al., 2011; Corlatti et al., 2015). Samci salašníka západního, (*Sialia sialis*), vykazovali s věkem zesvětlování strukturního modrého opeření, jehož plocha pozitivně korelovala s věkem. Narozdíl od negativní závislosti světlosti karotenoidních ornamentů a kondice (kvůli horší schopnosti obstarat si potravu bohatou na karotenoidy) (Osmond et al. 2013), světlejší modré strukturní zabarvení pozitivně korelovalo s kvalitou jedince a jeho nutriční kondicí (Budden & Dickson 2009). U sýkor modřínek, (*Parus caeruleus*), je strukturní peří na temeni také s věkem jasnější, přičemž nejvýraznější zvýraznění prodělá u

samců mezi prvním a druhým rokem, u samic později. Sytost UV zbarvení také roste s věkem. Sýkory se světlejším peřím lépe přežívali zimní období (*Delhey & Kempenaers 2006*).

Ptačí zpěv lze stěží pro svůj akustický ráz srovnávat s vizuálně stimulujícími ornamenty, ale i tyto ornamenty mohou prodělavat změny v expresi závisle na věku. Často diskutovaným faktorem zpěvu je šířka repertoáru, která se u strnadce zpěvného, (*Melospiza melodia*), nemění s věkem (*Beecher et al. 2000; Lapierre et al. 2011*). Ve dvou populacích rákosníka velkého, (*Acrocephalus arundinaceus*), velikost repertoáru byla vyšší u starších jedinců. V německé populaci probíhala selekce ve prospěch samců s širším repertoárem, kdežto ve švédské populaci rákosníka velikost repertoáru pozitivně korelovala s věkem (*Forstmeier et al. 2006*). Starší ptáci mohou mít lepší výkonnost při zpívání, dokáží zpívat rychleji a precizněji než mladší ptáci. Rychlost zpěvu u vrabce skalního, (*Petronia petronia*), a konzistence trylkování slavíků obecných, (*Luscinia merhynchos*), byly zhodnoceny coby indikátory věku. Dané studie bohužel neodhalily, zda se ptáci zdokonalují ve zpěvu nebo působí selekce v neprospěch těch méně výkonných. Vrabci i slavíci byli totiž rozděleni do dvou věkových kategorií, které byly mezi sebou porovnány (*Ballentine 2009; Nemeth et al. 2012; Sprau et al. 2013*). Podle longitudinální studie vedené *de Kort et al.* (2009) se u střízlíka páskovaného, (*Thryophilus pleurostictus*), kvalita zpěvu vylepšovala s věkem. Samci postupně zpívali trylky o vyšší konzistenci. Trylky však mohou nabývat i nižší konzistence s rostoucím věkem v závislosti na typu písně, v níž jsou použity. Věkově závislou změnu exprese trylkování nelze tedy popsat obecně (*de Kort et al. 2009*). Při longitudinální studii sýkor koňader, (*Parus major*), že se konzistence zpěvu nejdříve zvyšuje a nejvyšší kvality zpěv nabývá ve třech až čtyřech letech, poté však z důvodu stárnutí a zhoršených fyziologických funkcí výkonnost zpěvu klesá (*Rivera-Gutierrez et al. 2012*).

Závěr

Lze shrnout, že mechanismy věkově proměnlivé exprese druhotných pohlavních znaků mohou být společné či obdobné v rámci druhu, stejně tak se ale mohou, i když spíše v menší části případů, lišit i na úrovni populací téhož druhu. Pozorovala jsem obecný trend zvýšené exprese ornamentů v průběhu života, který byl dán převážně pozitivní změnou v jeho expresi, což se ukázalo u většiny melaninových i karotenoidních ornamentů. Intenzita karotenoidních ornamentů byla v některých případech spojována s lepší životaschopností, která byla v několika případech provázána zvyšující se expresí ornamentu. Intenzita melaninových ornamentů ve dvou případech pozitivně korelovala s přežíváním. Veškeré longitudinální studie na strukturální a bílé ornamenty poukázaly na zvětšení rozsahu a intenzity ornamentu s věkem, tudíž je patrně lze považovat za indikátory věku a kvality, plynoucí ze zkušeností s hledáním potravy a zpracováním živin bohatých na potřebné stavební prvky pro produkci ornamentu. Naprostá většina longitudinálních studií na kožní deriváty potvrdila věkový nárůst exprese ornamentu, u dvou studií byla zaznamenána snížená exprese vlivem stárnutí. Velmi silná byla také pozitivní korelace mezi expresí ornamentu s věkem u rohů a parohů, jež lze považovat za klasické indikátory věku. Rohy kozorožců a kamzíků rostly po celý život, v určitém věku se ale na expresi ornamentu začala projevat patrně počínající senescence, rohy od té doby přirůstaly pomaleji až do smrti. Rychlý růst rohů v mládí se projevil ve zhoršeném přežívání kozorožců starších deseti až dvanácti let. Délka jeleňního paroží a roční přírůstky podle mnou vybraných longitudinálních studií pozitivně korelovaly s věkem do určité doby, kdy se růst zastavil. Velikost hřebínku u kura negativně korelovala s věkem, což mohlo souviset s vysokým reprodukčním úsilím v mládí, vedoucím ke zhoršené kondici a snížené expresi ornamentu ve stáří. U ptačího zpěvu nelze jednoznačně posoudit, zda se jedná o znak více ovlivněný selekcí či stářím, neboť poznatky studií na tomto poli jsou značně nekonzistentní. Starší ptáci, nikoliv však senescentní, bývali výkonnějšími pěvci, častěji sdíleli písně, trylkování bylo rychlejší než u mladých ptáků. Repertoár se u některých pěvců s věkem vůbec neměnil či v jedné studii působila selekce ve prospěch ptáků s velkým repertoárem, v jiné se naopak repertoár s věkem zvětšoval.

Celkově lze na základě provedené rešerše usuzovat, že většina sledovaných typů ornamentů jevila rozdílnou expresi mezi věkovými skupinami a mohou tak fungovat jako indikátory věku a životaschopnosti. Zda byly věkové rozdíly dány závislostí exprese ornamentů na věku či selektivním přežíváním určitých fenotypů bylo velmi variabilní a nezjistila jsem v tomto ohledu žádný silný trend. Vliv těchto mechanismů se občas lišil i mezi populacemi jednoho druhu. Studie zabývající se touto tematikou u více populací jednoho druhu je však málo a je zde velký prostor pro další výzkum. Navíc u většiny studií chyběla cenná longitudinální data, jež jsou pro pochopení vzájemných souvztažností exprese ornamentů a stárnutí klíčová, bylo by do budoucna žádoucí věnovat longitudinálním studiím větší pozornost.

Použitá literatura

Sekundární zdroje a review jsou označeny *

- Aikata, H., Takaishi, H., Kawakami, Y., Takahashi, S., Kitamoto, M., Nakanishi, T., *et al.* (2000). Telomere Reduction in Human Liver Tissues with Age and Chronic Inflammation. *Exp Cell Res*, 256, 578–582
- Alatalo, R.V., Gustafsson, L. & Lundberg, A. (1986). Do Females Prefer Older Males in Polygynous Bird Species? *Am Nat*, 127, 241–245
- Ali, M., Nicieza, A. & Wootton, R.J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish Fish*, 4, 147–190
- Ames, B., Shigenaga, M. & Hagen, T. (1993). Oxidants, Antioxidants, and the Degenerative Diseases of Aging. *Pnas*, 90, 7915–7922*
- Andersson, M. (1986). Evolution of Condition-Dependent Sex Ornaments and Mating Preferences: Sexual Selection Based on Viability Differences. *Evolution*, 40, 804–816
- Andersson, S., Ornborg, J. & Andersson, M. (1998). Ultraviolet Sexual Dimorphism and Assortative Mating in Blue Tits. *Proc Biol Sci*, 265, 445–450
- Andersson, S. (1999). Morphology of UV Reflectance in a Whistling-Thrush: Implications for the Study of Structural Colour Signalling in Birds. *J Avian Biol*, 30, 193–204
- Arak, A. & Enquist, M. (1993). Hidden Preferences and the Evolution of Signals. *Philos Trans R Soc Lon B Biol Sci*, 340, 207–213
- Araya-Salas, M. & Wright, T. (2013). Openended song learning in a hummingbird. *Biol Lett*, 9, 20130625
- Ardia, D.R., Schat, K.A. & Winkler, D.W. (2003). Reproductive effort reduces long-term immune function in breeding tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Proc Biol Sci*, 270, 1679–1683
- Austad, S.N. (2009). Comparative Biology of Aging. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci*, 64A, 199–201*
- Aydinonat, D., Penn, D.J., Smith, S., Moodley, Y., Hoelzl, F., Knauer, F., *et al.* (2014). Social isolation shortens telomeres in African Grey parrots (*Psittacus erithacus erithacus*). *PLoS ONE*, 9, e93839
- Badyaev, A.V. & Young, R.L. (2004). Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. *J Evol Biol*, 17, 1317–1327
- Balbontín, J., De LOPE, F., Hermosell, I.G., Mousseau, T.A. & Møller, A.P. (2011). Determinants of age-dependent change in a secondary sexual character. *J Evol Biol*, 24, 440–448
- Bagnara, J.T., Matsumoto, J., Ferris, W., Frost, S.K., Turner, W.A., Tchen, T.T., *et al.* (1979). Common origin of pigment cells. *Science*, 203, 410–415
- Ballentine, B. (2009). The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Anim Behav*, 77, 973–978
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A. & Torres, R. (2014). Age-dependent effects of carotenoids on sexual ornaments and reproductive performance of a seabird. *Behav Ecol Sociobiol*, 68, 115–126
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., Campbell, E. S. & Horning, C. L. (1996). Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Anim Behav*, 51, 917–923
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Burt, J.M., Hill, C.E. & Nordby, J.C. (2000). Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Anim Behav*, 59, 21–27
- Bergeron, P., Grignolio, S., Apollonio, M., Shipley, B. & Festa-Bianchet, M. (2010). Secondary sexual characters signal fighting ability and determine social rank in Alpine ibex (*Capra ibex*). *Behav Ecol Sociobiol*, 64, 1299–1307
- Bertram, S.M., Loranger, M.J., Thomson, I.R., Harrison, S.J., Ferguson, G.L., Reifer, M.L., *et al.* (2016). Linking mating preferences to sexually selected traits and offspring viability: good versus complementary genes hypotheses. *Anim Behav*, 119, 75–86
- Blanco, G. & Fargallo, J.A. (2013). Wing Whiteness as an Indicator of Age, Immunocompetence, and Testis Size in the Eurasian Black-Billed Magpie (*Pica pica*). *The Auk*, 130, 399–407
- Bobek, B., Perzanowski, K. & Weiner, J. (1990). Energy Expenditure for Reproduction in Male Red Deer. *J Mammal*, 71, 230–232

- Bonduriansky, R. (2007). The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *Am. Nat.*, 169, 9–19
- Boogert, N.J., Giraldeau, L.-A. & Lefebvre, L. (2008). Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Anim Behav*, 76, 1735–1741
- Borries, C., Savini, T. & Koenig, A. (2011). Social monogamy and the threat of infanticide in larger mammals. *Behav Ecol Sociobiol*, 65, 685–693
- Buchanan, K.L. & Evans, M.R. (2000). The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the barn swallow. *Behav Ecol*, 11, 228–238
- Budden, A.E. & Dickinson, J.L. (2009). Signals of quality and age: the information content of multiple plumage ornaments in male western bluebirds *Sialia mexicana*. *J Avian Biol*, 40, 18–27
- Burk, T. (1982). Evolutionary Significance of Predation on Sexually Signalling Males. *Fla Entomol*, 65, 90–104*
- Campisi, J. & d’Adda di Fagagna, F. (2007). Cellular senescence: when bad things happen to good cells. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 8, 729–740
- Casagrande, S. & Groothuis, T.G.G. (2011). The interplay between gonadal steroids and immune defence in affecting a carotenoid-dependent trait. *Behav Ecol Sociobiol*, 65, 2007–2019
- Corlatti, L., Bassano, B., Polakova, R., Fattorini, L., Pagliarella, M.C. & Lovari, S. (2015). Preliminary analysis of reproductive success in a large mammal with alternative mating tactics, the Northern chamois, *Rupicapra rupicapra*. *Biol J Linnean Soc*, 116, 117–123
- Cornwallis, C., Dean, R. & Pizzari, T. (2014). Sex-Specific Patterns of Aging in Sexual Ornaments and Gametes. *Am Nat*, 184, E66–E78
- Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. & Smith, K.G. (1998). Horn Growth in Mountain Goats (*Oreamnos americanus*). *J Mammal*, 79, 406–414
- Crary, A.L. & Rodewald, P.G. (2012). Plumage coloration and ornamentation as predictors of nest survival and number of young fledged in Yellow Warblers. *J Field Ornithol*, 83, 130–140
- Cuervo, J. j. (1) & de Ayala, R. m. (2). (2014). Effects of experimental tail shortening on the phenotypic condition of barn swallows *Hirundo rustica*: Implications for tail-length evolution. *J Avian Biol*, 45, 345–353
- Cutuli, G., Cannicci, S., Vannini, M. & Fratini, S. (2012). Influence of mating order on courtship displays and stored sperm utilization in Hermann’s tortoises (*Testudo hermanni hermanni*). *Behav Ecol Sociobiol*, 67, 273–281
- Darmon, E. & Leach, D.R.F. (2014). Bacterial genome instability. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 78, 1–39
- Darwin, C. R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray. 1st edition. (2016)*
- David, P., Bjorksten, T., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2000). Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies. *Nature*, 406, 186
- Davis, J.W.F. & O’Donald, P. (1976). Sexual selection for a handicap: A critical analysis of Zahavi’s model. *J Theor Biol*, 57, 345–354
- Davison, G.W.H. (1981). Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (*Aves: Phasianidae*). *Biol J Linnean Soc*, 15, 91–104
- Delhey, K. & Kempenaers, B. (2006). Age differences in blue tit *Parus caeruleus* plumage colour: within-individual changes or colour-biased survival? *J Avian Biol*, 37, 339–348
- DeWoody, J.A., Fletcher, D.E., Wilkins, S.D., Nelson, W.S. & Avise, J.C. (2000). Genetic monogamy and biparental care in an externally fertilizing fish, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Proc Biol Sci*, 267, 2431–2437
- Ditchkoff, S.S., Lochmiller, R.L., Masters, R.E., Starry, W.R. & Leslie, D.M. (2001). Does Fluctuating Asymmetry of Antlers in White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) Follow Patterns Predicted for Sexually Selected Traits? *Proc Biol Sci*, 268, 891–898
- Dor, R., Safran, R.J., Vortman, Y., Lotem, A., McGowan, A., Evans, M.R., *et al.* (2012). Population Genetics and Morphological Comparisons of Migratory European (*Hirundo rustica rustica*) and Sedentary East-Mediterranean (*Hirundo rustica transitiva*) Barn Swallows. *J Hered*, 103, 55–63

- Doupe, A.J. & Kuhl, P.K. (1999). Birdsong and human speech: Common Themes and Mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 567–631
- Ducrest, A.-L., Keller, L. & Roulin, A. (2008). Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol Evol*, 23, 502–510
- Dugas, M.B., Franssen, N.R., Bastille, M.O. & Martin, R.A. (2015). Morphological correlates of river velocity and reproductive development in an ornamented stream fish. *Evol Ecol*, 30, 21–33
- Dunn, P.O., Whittingham, L.A., Freeman-Gallant, C.R. & DeCoste, J. (2008). Geographic variation in the function of ornaments in the common yellowthroat *Geothlypis trichas*. *J Avian Biol*, 39, 66–72
- Edler, A.U. & Friedl, T.W.P. (2011). Age-related variation in carotenoid-based plumage ornaments of male Red Bishops *Euplectes orix*. *J Ornithol*, 153, 413–420
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215–223
- Endler, J.A. (1980). Natural Selection on Color Patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34, 76–91
- Evans, S.R., Gustafsson, L. & Sheldon, B.C. (2011). Divergent patterns of age-dependence in ornamental and reproductive traits in the collared flycatcher. *Evolution*, 65, 1623–1636
- Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. OUP Oxford*
- Folstad, I. & Karter, A.J. (1992). Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *Am Nat*, 139, 603–622
- Forstmeier, W., Hasselquist, D., Bensch, S. & Leisler, B. (2005). Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav Ecol Sociobiol*, 59, 634–643
- Fraser, P.D., Kiano, J.W., Truesdale, M.R., Schuch, W. & Bramley, P.M. (1999). Phytoene synthase-2 enzyme activity in tomato does not contribute to carotenoid synthesis in ripening fruit. *Plant Mol Biol*, 40, 687–698
- Freeman-Gallant, C.R., Taff, C.C., Morin, D.F., Dunn, P.O., Whittingham, L.A. & Tsang, S.M. (2010). Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution*, 64, 1007–1017
- Freeman-Gallant, C.R., Amidon, J., Berdy, B., Wein, S., Taff, C.C. & Hausmann, M.F. (2011). Oxidative damage to DNA related to survivorship and carotenoid-based sexual ornamentation in the common yellowthroat. *Biol Lett*, 7, 429–432
- Frohnhofer, H.G., Krauss, J., Maischein, H.-M. & Nüsslein-Volhard, C. (2013). Iridophores and their interactions with other chromatophores are required for stripe formation in zebrafish. *Development*, 140, 2997–3007
- Galván, I. & Solano, F. (2009). The evolution of eu- and pheomelanic traits may respond to an economy of pigments related to environmental oxidative stress. *Pigment Cell Melanoma Res*, 22, 339–342
- Geberzahn, N. & Hultsch, H. (2003). Long-Time Storage of Song Types in Birds: Evidence from Interactive Playbacks. *Proc Biol Sci*, 270, 1085–1090
- Gerking, S.D. (1957). Evidence of Aging in Natural Populations of Fishes. *Gerontology*, 1, 287–305
- Gil, D., Cobb, J.L.S. & Slater, P.J.B. (2001). Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Anim Behav*, 62, 689–694
- Gil, D. & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol Evol*, 17, 133–141
- Gomes, P., Simão, S., Silva, E., Pinto, V., Amaral, J.S., Afonso, J., *et al.* (2009). Aging increases oxidative stress and renal expression of oxidant and antioxidant enzymes that are associated with an increased trend in systolic blood pressure. *Oxid Med Cell Longev*, 2, 138–145
- Gordon, S.P., Reznick, D., Arendt, J.D., Roughton, A., Hernandez, M.N.O., Bentzen, P., *et al.* (2015). Selection analysis on the rapid evolution of a secondary sexual trait. *Proc Biol Sci*, 282, 20151244
- Grether, G.F. (2000). Carotenoid Limitation and Mate Preference Evolution: A Test of the Indicator Hypothesis in Guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 54, 1712–1724

- Grotewold, E. (2006). The Genetics and Biochemistry of Floral Pigments. *Annu Rev Plant Biol.*, 57, 761–780*
- Gwinner, H. & Schwabl, H. (2005). Evidence for sexy sons in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behav Ecol Sociobiol*, 58, 375–382
- Hadfield, J.D., Burgess, M.D., Lord, A., Phillimore, A.B., Clegg, S.M. & Owens, I.P.F. (2006). Direct versus indirect sexual selection: genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. *Proc Biol Sci*, 273, 1347–1353
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982). Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? *Science*, 218, 384–387
- Hasson, O. (1989). Amplifiers and the Handicap Principle in Sexual Selection: A Different Emphasis. *Proc Biol Sci*, 235, 383–406
- Hayflick, L. & Moorhead, P.S. (1961). The serial cultivation of human diploid cell strains. *Exp. Cell Res.*, 25, 585–621
- Hausmann, M.F., Winkler, D.W., Huntington, C.E., Vleck, D., Sanneman, C.E., Hanley, D., *et al.* (2005). Cell-mediated immunosenescence in birds. *Oecologia*, 145, 269–274
- Heinonen, O., Huttunen, J., Albanes, D., Haapakoski, J., Palmgren, J., Pietinen, P., *et al.* (1994). Effect of Vitamin-E and Beta-Carotene on the Incidence of Lung-Cancer and Other Cancers in Male Smokers. *N Engl J Med*, 330, 1029–1035
- Hesler, N., Mundry, R. & Dabelsteen, T. (2012). Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? *Acta Ethol*, 15, 203–210
- Hewitt, D.G., Hellickson, M.W., Lewis, J.S., Wester, D.B. & Bryant, F.C. (2014). Age-related patterns of antler development in free-ranging white-tailed deer. *Jour Wild Mgmt*, 78, 976–984
- Hill, G.E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350, 337–339
- Hill, G.E. (1993). Geographic variation in the carotenoid plumage pigmentation of male house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Biol J Linnean Soc*, 49, 63–86
- Hörak, P., Ots, I., Vellau, H., Spottiswoode, C. & Møller, A.P. (2001). Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*, 126, 166–173
- Chaine, A.S. & Lyon, B.E. (2015). Signal architecture: temporal variability and individual consistency of multiple sexually selected signals. *Funct Ecol*, 29, 1178–1188
- Chargé, R., Saint Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A. & Sorci, G. (2010). Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *J Anim Ecol*, 79, 843–850
- Charlesworth, B. & Leon, J.A. (1976). The Relation of Reproductive Effort to Age. *Am Nat*, 110, 449–459
- Invernizzi, E. & Gilman, R.T. (2015). The evolution of sexual imprinting in socially monogamous populations. *Curr Zool*, 61, 1043–1061
- Johnson, K., Thornhill, R., Ligon, J.D. & Zuk, M. (1993). The direction of mothers' and daughters' preferences and the heritability of male ornaments in red jungle fowl (*Gallus gallus*). *Behav Ecol*, 4, 254–259
- Jones, I.L. & Montgomerie, R. (1992). Least Auklet Ornaments: Do They Function as Quality Indicators? *Behav Ecol Sociobiol*, 30, 43–52
- Jones, I.L., Hunter, F.M. & Fraser, G. (2000). Patterns of Variation in Ornaments of Crested Auklets *Aethia cristatella*. *J Avian Biol*, 31, 119–127
- Kapahi, P., Boulton, M.E. & Kirkwood, T.B. (1999). Positive correlation between mammalian life span and cellular resistance to stress. *Free Radic Biol Med*, 26, 495–500
- Keane, M., Semeiks, J., Webb, A.E., Li, Y.I., Quesada, V., Craig, T., *et al.* (2015). Insights into the Evolution of Longevity from the Bowhead Whale Genome. *Cell Reports*, 10, 112–122
- Kelsh, R.N. (2004). Genetics and Evolution of Pigment Patterns in Fish. *Pigment Cell Res*, 17, 326–336

- Kemp, D.J., Herberstein, M.E. & Grether, G.F. (2012). Unraveling the true complexity of costly color signaling. *Behav Ecol*, 23, 233–236
- Kervinen, M., Lebigre, C., Alatalo, R.V., Siitari, H., Soulsbury, C.D., Williams, A.E.T.D., *et al.* (2015). Life-History Differences in Age-Dependent Expressions of Multiple Ornaments and Behaviors in a Lekking Bird. *Am Nat*, 185, 13–27
- Kinoshita, S., Yoshioka, S. & Miyazaki, J. (2008). Physics of structural colors. *Rep prog phys*, 71, 76401
- Kirkpatrick, M. (1986). The Handicap Mechanism of Sexual Selection Does Not Work. *Am Nat*, 127, 222–240*
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M.J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350, 33–38
- Kirkwood, T.B.L. (1997). The Origins of Human Ageing. *Phil Trans R Soc B*, 352, 1765–1772*
- Kirkwood, T.B.L. & Holliday, R. (1979). The Evolution of Ageing and Longevity. *Proc Biol Sci*, 205, 531–546*
- Kirkwood, T.B.L. & Rose, M.R. (1991). Evolution of Senescence: Late Survival Sacrificed for Reproduction. *Phil Trans R Soc B*, 332, 15–24*
- Kirkwood, T.B.L. (2002). Evolution of ageing. *Mech Ageing Dev*, 123, 737–745*
- Kirkwood, T.B.L. (2005). Understanding the Odd Science of Aging. *Cell*, 120, 437–447*
- Klose, S.M., Welbergen, J.A. & Kalko, E.K.V. (2009). Testosterone is associated with harem maintenance ability in free-ranging grey-headed flying-foxes. *Biol Lett*, 5, 758–761
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M.D. & Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proc Biol Sci*, 270, 653–664
- Kolluru, G.R., Bertram, S.M., Chin, E.H., Dunmeyer, C.V. & Graves, J.S. (2014). Mating behavior and its morphological correlates in two color morphs of *Girardinus metallicus* (Pisces: Poeciliidae), a species previously thought not to exhibit courtship display. *Behav Process*, 106, 44–52
- Kort, S.R. de, Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A. & Vehrencamp, S.L. (2009). Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proc Biol Sci*, 276, 2315–2321
- Kruuk, L.E.B., Slate, J., Pemberton, J.M., Brotherstone, S., Guinness, F. & Clutton-Brock, T. (2002). Antler Size in Red Deer: Heritability and Selection but No Evolution. *Evolution*, 56, 1683–1695
- Lande, R. (1980). Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. *Evolution*, 34, 292–305
- Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Pnas*, 78, 3721–3725
- Lapierre, J.M., Mennill, D.J. & MacDougall-Shackleton, E.A. (2011). Spatial and age-related variation in use of locally common song elements in dawn singing of song sparrows *Melospiza melodia*: old males sing the hits. *Behav Ecol Sociobiol* 65, 2149–2160
- LeBlanc, M., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J. (2001). Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Can J Zool*, 79, 1661–1670
- Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., *et al.* (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Pnas*, 107, 6370–6375
- Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H. & Nussey, D.H. (2014). Early life expenditure in sexual competition is associated with increased reproductive senescence in male red deer. *Proc Biol Sci*, 281, 20140792
- Le Pape, E., Wakamatsu, K., Ito, S., Wolber, R. & Hearing, V.J. (2008). Regulation of eumelanin / pheomelanin synthesis and visible pigmentation in melanocytes by ligands of the melanocortin 1 receptor. *Pigment Cell Melanoma Res*, 21, 477–486
- Linville, S.U. & Breitwisch, R. (1997). Carotenoid Availability and Plumage Coloration in a Wild Population of Northern Cardinals. *The Auk*, 114, 796–800
- Litzgus, J.D. (2006). Sex Differences in Longevity in the Spotted Turtle (*Clemmys guttata*). *Copeia*, 2006, 281–288
- Macedonia, J.M., James, S., Wittle, L.W. & Clark, D.L. (2000). Skin Pigments and Coloration in the Jamaican Radiation of Anolis Lizards. *J Herpetol*, 34, 99–109

- Maklakov, A.A., Fricke, C. & Arnqvist, G. (2007). Sexual selection affects lifespan and aging in the seed beetle. *Aging Cell*, 6, 739–744
- Malin Ah-King. (2011). Female sexual selection in light of the Darwin-Bateman paradigm. *Behav Ecol*, 1142*
- Malo, A.F., Roldan, E.R.S., Garde, J., Soler, A.J. & Gomendio, M. (2005). Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proc Biol Sci*, 272, 149–157
- Manning, J.T. (1989). Age-advertisement and the evolution of the peacock train. *J Evol Biol*, 2, 379–384
- Markusson, E. & Folstad, I. (1997). Reindeer Antlers: Visual Indicators of Individual Quality? *Oecologia*, 110, 501–507
- Massei, G., Randi, E. & Genov, P. (1994). The dynamics of the horn growth in Bulgarian chamois *Rupicapra rupicapra balcanica*. *Acta Theriol*, 39, 195–199
- McGlothlin, J.W., Parker, P.G., Nolan, V. & Ketterson, E.D. (2005). Correlational selection leads to genetic integration of body size and an attractive plumage trait in juncos. *Evolution*, 59, 658–671
- MEDAWAR, P.B. 1952. An unsolved problem in biology. Lewis, London. P.B. 1981. The uniqueness of the individual. Dover, New York.*
- Mehlis, M. & Bakker, T.C. (2013). Male reproductive traits of full-sibs of different age classes in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Springerplus*, 2
- Mennill, D.J., Doucet, S.M., Montgomerie, R. & Ratcliffe, L.M. (2003). Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Parus atricapilla*: black and white signals of sex and rank. *Behav Ecol Sociobiol*, 53, 350–357
- Metcalf, N.B. & Monaghan, P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol Evol*, 16, 254–260
- Mezzomo, N. & Ferreira, S.R.S. (2016). Carotenoids Functionality, Sources, and Processing by Supercritical Technology: A Review. *J Chem*, 1–16*
- Møller, A.P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332, 640–642
- Møller, A. P. (1989). Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature*, 339, 132–135
- Møller, A.P. (1991). Sexual Selection in the Monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of Tail Ornament Size. *Evolution*, 45, 1823–1836
- Møller, A.P. & DE Lope, F. (1999). Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *J Anim Ecol*, 68, 163–171
- Neff, B.D. & Pitcher, T.E. (2005). Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Mol Ecol*, 14, 19–38*
- Nemeth, E., Kempnaers, B., Matessi, G. & Brumm, H. (2012). Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS ONE*, 7, e43259–e43259
- Nicholson, J.S., Buchanan, K.L., Marshall, R.C. & Catchpole, C.K. (2007). Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Anim Behav*, 74, 1585–1592
- Nordby, J.C., Campbell, S.E. & Beecher, M.D. (2001). Late song learning in song sparrows. *Anim Behav*, 61, 835–846
- Nowicki, S., Searcy, W.A. & Peters, S. (2002). Quality of Song Learning Affects Female Response to Male Bird Song. *Proc Biol Sci*, 269, 1949–1954
- Nudds, R.L. & Spencer, K.A. (2004). Daily Energy Expenditure of Male Barn Swallows Correlates with Tail-Streamer Length: Handicap-Mediated Foraging Strategies. *Proc Biol Sci*, 271, S160–S163
- Nunney, L. (1991). The Influence of Age Structure and Fecundity on Effective Population Size. *Proc Biol Sci*, 246, 71–76
- Nunney, L. (1993). The Influence of Mating System and Overlapping Generations on Effective Population Size. *Evolution*, 47, 1329–1341
- Nussey, D.H., Froy, H., Lemaitre, J.-F., Gaillard, J.-M. & Austad, S.N. (2013). Senescence in natural populations of animals: Widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Res Rev*, 12, 214–225

- O'Bryant, E.L. & Wade, J. (2002). Sexual dimorphism in neuromuscular junction size on a muscle used in courtship by green anole lizards. *J. Neurobiol.*, 50, 24–30
- Ohlsson, T., Smith, H.G., Råberg, L. & Hasselquist, D. (2002). Pheasant Sexual Ornaments Reflect Nutritional Conditions during Early Growth. *Proc Biol Sci*, 269, 21–27
- Oliver, S. & Lobel, P. (2013). Direct mate choice for simultaneous acoustic and visual courtship displays in the damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae). *Environ Biol Fishes*, 96, 447–457
- Olson, V.A. & Owens, I.P.F. (1998). Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol*, 13, 510–514
- Osmond, M.M., Reudink, M.W., Germain, R.R., Marra, P.P., Nocera, J.J., Boag, P.T., *et al.* (2013). Relationships between carotenoid-based female plumage and age, reproduction, and mate colour in the American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Can J Zool*, 91, 589–595
- Parichy, D.M. & Spiewak, J.E. (2015). Origins of adult pigmentation: diversity in pigment stem cell lineages and implications for pattern evolution. *Pigment Cell Melanoma Res.*, 28, 31–50
- Parker, G.A. & Partridge, L. (1998). Sexual conflict and speciation. *Phil Trans R Soc B*, 353, 261–274*
- Pascoal, S., Moran, P. & Bailey, N.W. (2016). Signal Evolution: “Shaky” Evidence for Sensory Bias. *Curr Biol*, 26, R78–R80*
- Partridge, L. & Barton, N.H. (1993). Optimality, mutation and the evolution of ageing. *Nature*, 362, 305–311*
- Patnaik, B.K. (1994). Ageing in Reptiles. *Gerontology*, 40, 200–220
- Pérez-Barberia, F.J., Robles, L. & Nores, C. (1996). Horn growth pattern in Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*: Influence of sex, location and phaenology. *Acta Theriol*, 41, 83–92
- Pérez de Lanuza, G., Carazo, P. & Font, E. (2014). Colours of quality: structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Anim Behav*, 90, 73–81
- Perrier, C., Lope, F. de, Møller, A.P. & Ninni, P. (2002). Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behav Ecol*, 13, 728–736
- Petrie, M. (1992). Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation. *Anim Behav*, 44, 585–586
- Petrie, M. (1993). Do peacock's trains advertise age? *J Evol Biol*, 6, 443–448
- Petrie, M. & Halliday, T. (1994). Experimental and Natural Changes in the Peacock's (*Pavo cristatus*) Train Can Affect Mating Success. *Behav Ecol Sociobiol*, 35, 213–217
- Pfennig, K.S. (1998). The evolution of mate choice and the potential for conflict between species and mate-quality recognition. *Proc Biol Sci*, 265, 1743–1748
- Picard, K., Festa-Bianchet, M. & Thomas, D.W. (1996). The cost of horniness: heat loss may counter sexual selection for large horns in temperate bovids. *Écoscience*, 3, 280–284
- Pogson, B., McDonald, K.A., Truong, M., Britton, G. & DellaPenna, D. (1996). Arabidopsis Carotenoid Mutants Demonstrate That Lutein Is Not Essential for Photosynthesis in Higher Plants. *Plant Cell*, 8, 1627–1639
- Pomiankowski, A. (1987). Sexual Selection: The Handicap Principle Does Work - Sometimes. *Proc Biol Sci*, 231, 123–145*
- Potti, J., Canal, D. & Camacho, C. (2014). Ontogenetic variation in the plumage colour of female European Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 156, 879–884
- Prakash, A. & Monteiro, A. (2016). Molecular mechanisms of secondary sexual trait development in insects. *Curr Opin Insect Sci*, 17, 40–48
- Primmer, C.R., Saino, N., Møller, A.P. & Ellegren, H. (1996). Directional evolution in germline microsatellite mutations. *Nat Genet*, 13, 391–393
- Prota, G. (1980). Recent Advances in the Chemistry of Melanogenesis in Mammals. *J Invest Dermatol*, 75, 122–127
- Prum, R.O. (1990). Phylogenetic Analysis of the Evolution of Display Behavior in the Neotropical Manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*, 84, 202–231
- Prum, R.O. & Torres, R. (2003). Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *J Exp Biol*, 206, 2409–2429

- Purves, E.F., Conboy, M.A., Robertson, R.J. & Martin, P.R. (2016). Does white tail patch size indicate quality in male Cerulean Warblers (*Setophaga cerulea*)? *Wilson J Ornithol*, 128, 343–354
- Pusceddu, I., Farrell, C.-J.L., Di Pierro, A.M., Jani, E., Herrmann, W. & Herrmann, M. (2015). The role of telomeres and vitamin D in cellular aging and diseases. *Clin Chem Lab Med*, 53, 1661–1678
- Rasmussen, R. & Dabelsteen, T. (2002). *Song repertoires and repertoire sharing in blackbirds. Bioacoustics*, 13, 63–76
- Reznick, D., Ghalambor, C. & Nunney, L. (2002). The evolution of senescence in fish. *Mech Ageing Dev*, 123, 773–789
- Ritchie, M.G. (2007). Sexual Selection and Speciation. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 38, 79–102*
- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. (2012). Tuning and fading voices in songbirds: age-dependent changes in two acoustic traits across the life span. *Anim Behav*, 83, 1279–1283
- Robinson, M.R., Mar, K.U. & Lummaa, V. (2012). Senescence and age-specific trade-offs between reproduction and survival in female Asian elephants. *Ecol Lett*, 15, 260–266
- Rosenthal, M.F. & Hebets, E.A. (2015). Temporal patterns of nutrition dependence in secondary sexual traits and their varying impacts on male mating success. *Anim Behav*, 103, 75–82
- Roulin, A. & Dijkstra, C. (2003). Genetic and environmental components of variation in eumelanin and pheomelanin sex-traits in the barn owl. *Heredity*, 90, 359–364
- Roulin, A., Almasi, B., Rossi-Pedruzzi, A., Ducrest, A.-L., Wakamatsu, K., Miksik, I., *et al.* (2008). Corticosterone mediates the condition-dependent component of melanin-based coloration. *Anim Behav*, 75, 1351–1358
- Ruiz-De-Castañeda, R., Burtt, E.H., González-Braojos, S. & Moreno, J. (2015). Bacterial degradability of white patches on primary feathers is associated with breeding date and parental effort in a migratory bird. *Ibis*, 157, 871–876
- Ryder, T.B., Tori, W.P., Blake, J.G., Loiselle, B.A. & Parker, P.G. (2010). Mate choice for genetic quality: a test of the heterozygosity and compatibility hypotheses in a lek-breeding bird. *Behav Ecol*, 21, 203–210
- Saino, N., Primmer, C.R., Ellegren, H. & Møller, A.P. (1997). An Experimental Study of Paternity and Tail Ornamentation in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution*, 51, 562–570
- Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Teplitsky, C., Ambrosini, R., Caprioli, M., *et al.* (2013). Sexual dimorphism in melanin pigmentation, feather coloration and its heritability in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 8, e58024a
- Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Ambrosini, R., Caprioli, M., Milzani, A., *et al.* (2013). Viability Is Associated with Melanin Coloration in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 8, e60426b
- Schantz, T. von, Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D. & Wittzell, H. (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc Biol Sci*, 266, 1–12
- Schmitt, M.W., Prindle, M.J. & Loeb, L.A. (2012). Implications of genetic heterogeneity in cancer. *Ann NY Acad Sci*, 1267, 110–116
- Sebens, K.P. (1987). The Ecology of Indeterminate Growth in Animals. *Annu Rev Ecol Syst*, 18, 371–407
- Selander, R.K. (1965). On Mating Systems and Sexual Selection. *Am Nat*, 99, 129–141
- Sellis, D., Callahan, B.J., Petrov, D.A. & Messer, P.W. (2011). Heterozygote advantage as a natural consequence of adaptation in diploids. *Pnas*, 108, 20666–20671
- Sewall, K.B. (2015). Androgen receptor expression could contribute to the honesty of a sexual signal and be the basis of species differences in courtship displays. *Funct Ecol*, 29, 1111–1113
- Shine, R. (1989). Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *Q Rev Biol*, 64, 419–461*
- Siefferman, L. & Hill, G.E. (2005). Male eastern bluebirds trade future ornamentation for current reproductive investment. *Biol Lett*, 1, 208–211
- Slominski, A., Tobin, D.J., Shibahara, S. & Wortsman, J. (2004). Melanin Pigmentation in Mammalian Skin and Its Hormonal Regulation. *Physiol Rev*, 84, 1155–1228
- Slominski, A., Wortsman, J., Plonka, P.M., Schallreuter, K.U., Paus, R. & Tobin, D.J. (2005). Hair Follicle Pigmentation. *J Invest Dermatol*, 124, 13–21

- Sprau, P., Roth, T., Amrhein, V. & Naguib, M. (2013). The predictive value of trill performance in a large repertoire songbird, the nightingale *Luscinia megarhynchos*. *J Avian Biol*, 44, 567–574
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. (1989). Influence of age and territory quality on the reproductive behaviour of male Yellow Warblers. *Can J Zool*, 67, 268–273
- Surmacki, A., Ragan, A., Kosiński, Z., Tobólka, M. & Podkowa, P. (2016). How to reduce the costs of ornaments without reducing their effectiveness? An example of a mechanism from carotenoid-based plumage. *Behav Ecol Sociobiol*, 70, 695–700
- Tanaka, Y., Sasaki, N. & Ohmiya, A. (2008). Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant Journal*, 54, 733–749
- Tidière, M., Gaillard, J.-M., Müller, D.W.H., Lackey, L.B., Gimenez, O., Clauss, M., *et al.* (2015). Does sexual selection shape sex differences in longevity and senescence patterns across vertebrates? A review and new insights from captive ruminants. *Evolution*, 69, 3123–3140*
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M. & Loison, A. (2013). Alpine ibex males grow large horns at no survival cost for most of their lifetime. *Oecologia*, 173, 1261–1269
- Val, E. del, Quesada, J. & Senar, J.C. (2010). Age-Related Differences in a Carotenoid-Based Coloration Trait are Due to Within-Individual Changes in Great Tits *Parus major*. *Ardea*, 98, 179–184
- Veiga, J.P. (1993). Badge Size, Phenotypic Quality, and Reproductive Success in the House Sparrow: A Study on Honest Advertisement. *Evolution*, 47, 1161–1170
- Veit, A.C., Jones, I.L. & Brittingham, M. (2003). Function of tail streamers of red-tailed tropicbirds (*phaethon rubricauda*) as inferred from patterns of variation. *The Auk*, 120, 1033–1043
- von Hardenberg, A., Bassano, B., Arranz, M. & Bogliani, G. (2004). Horn growth but not asymmetry heralds the onset of senescence in male Alpine ibex (*Capra ibex*). *J Zool*, 263, 425–432
- Vortman, Y., Lotem, A., Dor, R., Lovette, I.J. & Safran, R.J. (2011). The sexual signals of the East-Mediterranean barn swallow: a different swallow tale. *Behav Ecol*, 22, 1344–1352
- Vortman, Y., Safran, R.J., Brodetzki, T.R., Dor, R. & Lotem, A. (2015). Expression of Multiple Sexual Signals by Fathers and Sons in the East-Mediterranean Barn Swallow: Are Advertising Strategies Heritable? *PLoS ONE*, 10, e0118054
- Wagner, W.E. (2011). Direct Benefits and the Evolution of Female Mating Preferences. In: *Adv Stud Behav*, 273–319*
- Webster, M.S., Tarvin, K.A., Tuttle, E.M. & Pruett-Jones, S. (2007). *Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous*. *Evolution*, 61, 2205–2211
- Weismann, A., Poulton, E.B., Schönland, S. (Selmar) & Shipley, A.E. (Arthur E. (1889). *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Oxford, Clarendon Press*
- Wiebe, K.L. & Vitousek, M.N. (2015). Melanin plumage ornaments in both sexes of Northern Flicker are associated with condition and predict reproductive output independent of age. *The Auk*, 132, 507–517
- Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution*, 11, 398–411
- Williams, P.D., Day, T., Fletcher, Q. & Rowe, L. (2006). The shaping of senescence in the wild. *Trends Ecol Evol*, 21, 458–463*
- Willisch, C.S., Biebach, I., Marreros, N., Ryser-Degiorgis, M.-P. & Neuhaus, P. (2015). Horn Growth and Reproduction in a Long-Lived Male Mammal: No Compensation for Poor Early-Life Horn Growth. *Evol Biol*, 42, 1–11
- Woodhead, A.D. & Ellett, S. (1967). Endocrine aspects of ageing in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters)—II. The interrenal gland. *Exp Geront*, 2, 159–171
- Worley, K., Collet, J., Spurgin, L.G., Cornwallis, C., Pizzari, T. & Richardson, D.S. (2010). MHC heterozygosity and survival in red junglefowl. *Mol Ecol*, 19, 3064–3075
- Yang, C., Wang, J., Fang, Y. & Sun, Y.-H. (2013). Is Sexual Ornamentation an Honest Signal of Male Quality in the Chinese Grouse (*Tetrastes sewerzowi*)? *PLoS ONE*, 8, e82972
- Yavari, A., Javadi, M., Mirmiran, P. & Bahadoran, Z. (2015). Exercise-Induced Oxidative Stress and Dietary Antioxidants. *Asian J Sports Med*, 6, 1–7
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—A selection for a handicap. *J Theor Biol*, 53, 205