

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



## **DIPLOMOVÁ PRÁCE**

### **Mimopárové paternity a síla pohlavního výběru u vlaštovky obecné**

Extra-pair fertilizations and the opportunity for sexual selection in  
Barn swallows

**Bc. Romana Michálková**

školitel: doc. Tomáš Albrecht, Ph.D.

konzultant: Mgr. Jakub Kreisinger, Ph.D.

Laboratoř pro výzkum biodiverzity, Praha 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že diplomová práce „Mimopárové paternity a síla pohlavního výběru u vlaštovky obecné“ byla vypracována samostatně, pod vedením školitele. V práci jsou uvedeny všechny informační zdroje a literatura. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne .....

Romana Michálková

.....

**Poděkování:**

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiteli, Tomášovi Albrechtovi, za vedení mé práce, korektury, pomoc se statistikou a v neposlední řadě za sponzorování projektu. Další velký dík patří Kubovi Kreisingerovi za trpělivou pomoc při analýzách, Pavlovi Munclingerovi za pomoc v laboratoři, Radce Polákové za pomoc s optimalizací metodiky a celému týmu vlaštokářů, nejvíce pak Martině Soudkové za pomoc se sběrem dat v terénu. Poděkování dále patří mé rodině a nejbližším, u kterých jsem našla pochopení a potřebnou podporu.

# OBSAH

|   |    |
|---|----|
| <b>ABSTRAKT</b>   | 6  |
| <b>ABSTRACT</b>   | 7  |
| <b>1. ÚVOD</b>  | 8  |
| <b>1.1 POHLAVNÍ VÝBĚR</b>   | 9  |
| 1.1.1 TEORIE POHLAVNÍHO VÝBĚRU  | 10 |
| 1.1.2 DRUHOTNÉ POHLAVNÍ ZNAKY   | 12 |
| 1.1.2.1 VARIABILITA V EXPRESI DRUHOTNÝCH POHLAVNÍVH ORNAMENTŮ             | 13 |
| 1.1.2.2 BAREVNÉ ORNAMENTY   | 15 |
| 1.1.2.3 FLUKTUAČNÍ ASYMETRIE  | 16 |
| <b>1.2 MIMOPÁROVÉ PATERNITY</b>   | 17 |
| 1.2.1 ADAPTIVNÍ VÝZNAM MIMOPÁROVÝCH PATERNIT                              | 18 |
| 1.2.2 MEZIDRUHOVÁ A VNITRODRUHOVÁ VARIABILITA V MÍŘE SEXUÁLNÍ PROMISKUITY | 20 |
| 1.2.3 ORNAMENT A MIMOPÁROVÉ PATERNITY                                     | 21 |
| 1.2.4 EPP A REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH SAMCE                                      | 22 |
| <b>1.3 HNÍZDNÍ PARAZITISMUS</b>   | 24 |
| <b>1.4 MOLEKULÁRNÍ METODY IDENTIFIKACE JEDINCE</b>                        | 25 |
| 1.4.1 MIKROSATELITY   | 25 |
| <b>1.5 POHLAVNÍ VÝBĚR U VLAŠTOVKY OBECNÉ</b>                              | 26 |
| 1.5.1 STUDOVANÝ DRUH  | 26 |
| 1.5.2 SEXUÁLNÍ SELEKCE A EPP  | 28 |
| 1.5.3 HNÍZDNÍ PARAZITISMUS U VLAŠTOVKY                                    | 30 |
| <b>1.6 CÍLE PRÁCE</b>   | 31 |
| <b>2. METODIKA</b>  | 32 |
| <b>2.1 VÝZKUMNÉ LOKALITY</b>  | 32 |
| <b>2.2 ODCHYTY</b>  | 32 |
| <b>2.3 MĚŘENÍ</b>   | 34 |
| <b>2.4 EXPERIMENTÁLNÍ DESIGN</b>  | 35 |
| <b>2.5 VYHODNOCOVÁNÍ NAMĚŘENÝCH DAT</b>                                   | 35 |
| 2.5.1 VYHODNOCOVÁNÍ VELIKOSTO ORNAMENTU                                   | 35 |
| 2.5.2 VYHODNOCOVÁNÍ ZBARVENÍ  | 36 |
| 2.5.3 STANOVENÍ VARIABILITY V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU                        | 37 |
| 2.5.4 VÝPOČET OBJEMU HLAVY  | 38 |
| 2.5.5 STANOVENÍ HNÍZDNÍ SYNCHRONIE  | 38 |
| <b>2.6 GENOTYPIZACE VZORKŮ</b>  | 39 |

|  |    |
|--|----|
| <b>2.7 ANALÝZA PATERNIT</b>  | 41 |
| <b>2.8 STATISTICKÉ VYHODNOCOVÁNÍ</b>   | 43 |
| <b>3. VÝSLEDKY</b>   | 45 |
| <b>3.1 MIMOPÁROVÉ PATERNITY</b>  | 45 |
| <b>3.2 MIMOPÁROVÉ PATERNITY A VARIABILITA V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU SAMCŮ</b>   | 46 |
| <b>3.3 VLIV FENOTYPU NA REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH SAMCE</b>   | 47 |
| 3.3.1 FENOTYPOVÉ ZNAKY   | 47 |
| 3.3.2 ORNAMENT SAMCE A JEHO ÚSPĚCH V MIMOPÁROVÝCH KOPULACÍCH   | 49 |
| 3.3.3 ORNAMENT SAMCE A VNITROPÁROVÁ PATERNITA  | 50 |
| 3.3.4 SROVNÁNÍ CHARAKTERISTIK PODVÁDĚNÝCH A PODVÁDĚJÍCÍCH SAMCŮ  | 51 |
| 3.3.5 FENOTYP SAMCE A JEHO REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH  | 52 |
| 3.3.6 CELKOVÝ SEZÓNÍ REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH SAMCE  | 54 |
| <b>3.4 EFEKT MANIPULACE DÉLKY OCASNÍCH PER NA REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH SAMCE</b>   | 57 |
| <b>3.5 MÍRA VNITRODRUHOVÉHO PARAZITISMU</b>  | 57 |
| <b>4. DISKUZE</b>  | 58 |
| 4.1 MIMOPÁROVÉ PATERNITY, VNITRODRUHOVÝ HNÍZDNÍ PARAZITISMUS A JEJICH PŘÍSPĚVEK K VARIABILITĚ V REPRODUKČNÍM ÚSPĚCHU | 58 |
| 4.2 DRUHOTNÉ ORNAMENTY SAMCŮ   | 59 |
| 4.3 FENOTYPOVÉ ZNAKY A JEJICH VLIV NA REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH SAMCE   | 60 |
| 4.4. VNITRODRUHOVÝ HNÍZDNÍ PARAZITISMUS  | 65 |
| <b>5. ZÁVĚR</b>  | 66 |
| <b>6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY</b>  | 68 |

## **Abstrakt:**

Obecně se předpokládá, že za vznik druhotných pohlavních znaků je zodpovědný pohlavní výběr. Jeho síla bývá připisována varianci v reprodukčním úspěchu mezi jedinci. Tato variance se odvíjí především od počtu sexuálních partnerů a počtu zplozených potomků. Jak samci, tak samice mohou zvýšit svůj reprodukční úspěch alternativními reprodukčními strategiemi – mimopárovými kopulacemi a vnitrodruhovým hnízdním parazitismem. V této práci jsem testovala vztah mezi samčí ornamentací a úspěchem v mimopárových a vnitropárových kopulacích a celkovým reprodukčním úspěchem samců u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), sociálně monogamního druhu s vysokou mírou mimopárových paternit. Výsledky naznačují, že samci s barevnější hrdelní skvrnou mají vyšší reprodukční úspěch. Barevnější samci měli méně často mimopárové mládě ve svém vlastním hnízdě. Délka ocasu nesouvisela ani s vnitropárovou, ani s mimopárovou paternitou, ačkoliv předešlé studie dokumentují pozitivní vztah mezi tímto ornamentem a samčím reprodukčním úspěchem. Naše výsledky potvrzují, že mimopárové paternity značně přispívají k variabilitě v reprodukčním úspěchu samců vlaštovky obecné. Vnitropárová paternita se zdá být důležitějším zdrojem této variance ve srovnání s mimopárovými fertilizacemi.

*Klíčová slova: mimopárové paternity, pohlavní výběr, vlaštovka obecná, reprodukční úspěch*

## **Abstract:**

Generally it is assumed, that sexual selection drives the evolution of elaborate traits. The strength of sexual selection has traditionally been attributed to variance in reproductive success among individuals. This variance is mainly caused by the number of mating partners and the number of sired offspring. Both males and females can increase their reproductive success by alternative reproductive strategies – extrapair copulations and intraspecific brood parasitism. In our study we tested the relationship between male ornamentation and success in extra-pair and within-pair paternity and the total male reproductive success in barn swallow (*Hirundo rustica*), a socially monogamous species with high levels of extrapair paternity. The results suggest more colourful throat to indicate male reproductive success. Dark rusty males were less often cuckolded and they have higher total fertilization success than drab ones. Tail length did not affect neither within- nor extra-pair fertilization success, however, previous studies have concluded that reproductive success of male barn swallows is positively related to the tail ornaments. Our results confirm that extra-pair paternity considerably increase variance in reproductive success among barn swallow males. We show that within-pair success may increase the variance in total reproductive success more than extra-pair fertilizations.

*Keywords: extrapair paternity, sexual selection, barn swallow, reproductive success*

# 1. ÚVOD

Druhotné pohlavní znaky vznikají cestou pohlavního výběru (Darwin. 1871). Právě pohlavní výběr hraje důležitou roli ve volbě partnera, na které do jisté míry závisí reprodukční úspěch každého jedince. Konečný výběr je výsledkem kompetice mezi samci, samičí volby, popř. obou těchto faktorů.

Jedinci mají různé možnosti, jak maximalizovat svůj reprodukční úspěch. S rozvojem molekulárních metod určení rodiče se pozornost upírá na vznik a rozšíření alternativních strategií rozmnožování (Ahlund & Andersson 2001, Griffith et al., 2002). U samic se typicky jedná o hnízdní parazitismus, kdy jedinec klade svá vejce do hnízda jiného, než je jeho vlastní, a ztrácí tak rodičovské povinnosti s tím spojené (Lack, 1968; Davies, 2000). Vnitrodruhový hnízdní parazitismus byl popsán u řady prekociálních druhů ptáků, vyskytuje se však i u druhů altriciálních (Yom-Tov, 2001). U samců představují alternativní reprodukční strategii mimopárové kopulace (EPC – extra pair copulation), tedy situace, kdy se samec páří s více partnerkami, ačkoliv s jednou samicí tvoří sociální pár (Griffith et al., 2002; Westneat & Stewart, 2003).

Význam mimopárových paternit (EPP – extra pair paternity) tkví v možné redistribuci reprodukčního úspěchu mezi samci u sociálně monogamních druhů a v potenciálu zvýšit příležitost k evoluci ornamentů, čímž se může zvýšit také intenzita pohlavního výběru (opportunity for sexual selection, Shuster & Wade, 2003). Neexistují ovšem žádné konzistentní vzorce, na jejichž základě by bylo možné odhadnout vztah mezi stupněm samčí ornamentace a mírou EPP. Ačkoliv se míra mimopárových paternit zdá být pozitivně korelována s rozsahem sexuálního dimorfismu (Owens & Hartley, 1998), není dosud zcela jasné, do jaké míry EPP zvyšují intenzitu pohlavního výběru u nejlépe prostudované skupiny obratlovců - pěvců (Webster et al., 1995; Freeman-Gallant et al., 2005). Přestože některé komparativní práce podporují asociaci mezi promiskuitou a sexuálním dichromatismem u ptáků (Møller & Birkhead, 1994; Owens & Hartley, 1998), jiné analýzy shledávají tuto asociaci velmi slabou (Dunn et al., 2001). Teoretické studie ukazují, že EPP mají často malý vliv na sexuální selekci, obzvláště pokud se vyskytuje negativní kovariance mezi mimopárovým a vnitropárovým reprodukčním úspěchem (Webster et al., 1995) nebo pokud ekologické faktory limitují počet mimopárových samic, kterým se samci mohou dvořit (Webster et al., 2001; Pedersen et al., 2006). Některé detailní empirické studie prokazují, že variance ve zdánlivém reprodukčním úspěchu (počet sociálních mláďat) se zásadně neliší od



variance skutečného reprodukčního úspěchu (počet mláďat, která daný samec zplodí), což předpokládá malý efekt na sílu pohlavního výběru (Dunn et al., 2001; Webster et al., 2001; Whittingham & Dunn, 2005). Jiné práce dokumentují zásadní roli EPP v evoluci druhotných ornamentů sociálně monogamních pěvců (Kleven et al., 2006; Albrecht et al., 2007, 2009; Webster et al., 2007). Ovšem v některých případech je vysoký příspěvek EPP k variabilitě v reprodukčním úspěchu samců patrně důsledkem artefaktu špatné schopnosti přiřadit mláďata k biologickému otci (Freeman-Gallant et al., 2005).

Tato práce se zabývá mimopárovými paternitami u modelového druhu vlaštovky obecné, jejich příspěvkem k variabilitě v reprodukčním úspěchu samců, intenzitou pohlavního výběru na fenotypové znaky samců a vnitrodruhovým hnízdním parazitismem. Níže jsou v krátké rešerši shrnuty poznatky o mimopárových paternitách a jejich roli při pohlavním výběru u pěvců a dále krátký úvod ke studiu hnízdního parazitismu.

## 1.1 Pohlavní výběr

Pohlavní výběr je jedna ze dvou komponent výběru přirozeného. Druhou složku tvoří výběr přírodní. V obou případech jde o protiklad umělého výběru, tedy takového, který provádí cíleně člověk. Tuto terminologii zavedl už v 19. století Darwin (Darwin, 1871).

Pohlavní výběr jako takový se objevuje spolu se vznikem pohlavního rozmnožování a má dvě složky: (1) intrasexuální kompetici mezi samci a (2) intersexuální samičí výběr (Andersson, 1994). Mezi příslušníky stejného pohlaví dochází ke kompetici o partnera, která bývá intenzivně doprovázena vybíravostí jednoho pohlaví vůči druhému. Protože obvykle soutěží samci o přízeň samice, je pohlavní výběr intenzivnější u samců, což vede ke vzniku sekundárních pohlavních znaků (epigamních znaků), a tím často k pohlavnímu dimorfismu – rozdílnosti ve fenotypu obou pohlaví (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Owens & Hartley, 1998).

Sexuální selekce nabírá na síle vždy, když určitý fenotypový znak vede k nenáhodným rozdílům v reprodukčním úspěchu mezi jedinci jednoho pohlaví (Arnold & Wade, 1984; Andersson, 1994). Extravagantní ornamentace a sexuální dimorfismus se snáze vysvětlují u polygynních systémů, kde je vysoká variabilita v reprodukční úspěšnosti samců. Nicméně i mnoho sociálně monogamních druhů vykazuje známky silné sexuální selekce v podobě pohlavního dimorfismu a okázalých samčích ornamentů, naznačující skryté zdroje sexuální kompetice mezi samci (Andersson, 1994). Darwin (1871) navrhl dva možné zdroje sexuální

selekce u monogamních druhů (a zdroj variability v reprodukčním úspěchu samců). Za prvé to může být nevyrovnaný podíl samců a samic. Je-li v populaci více samců než samic, někteří samci partnerku získají a jiní ne (Price, 1984; Deaborn et al., 2001; Kvarnemo et al., 2007). Za druhé, někteří samci mohou přitahovat samice o vyšší kvalitě, tedy takové, které jsou schopné zplodit více potomků, a tím získat reprodukční výhodu nad ostatními samci (Fisher, 1958; Kirkpatrick et al., 1990). Současnější genetické studie divokých populací navrhuji ještě třetí vysvětlení, a sice mimopárové paternity. Takové promiskuitní chování může potenciálně vést k silné sexuální selekci (Webster et al., 1995). Nicméně o tom, do jaké míry zvyšují mimopárové paternity variabilitu v reprodukčním úspěchu samců se dosud vedou spory (viz níže).

### **1.1.1 Teorie pohlavního výběru**

Expres samčích sekundárních pohlavních znaků může odrážet buď určité přímé, nebo nepřímé výhody pro samici (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Existuje několik hypotéz zabývajících se otázkou, jaké výhody tyto znaky představují a jakými mechanismy jsou v populaci udržovány. Lze je shrnout do dvou typů, které se ovšem doplňují a někdy je velmi těžké, najít mezi nimi hranici.

#### **(1) Hypotézy přímých výhod**

První typ hypotézy předpokládá, že samice si partnera vybírá podle určitého znaku, aby získala přímé, bezprostřední výhody jeho nositele (Williams, 1966), a tím zvýšila svou vlastní fitness (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Vitálnější samec může lépe hájit hnízdní teritorium, obstarávat materiál ke stavbě hnízda nebo potravy, může věnovat více energie péči o potomstvo („model dobrého rodiče“, Hoelzer, 1989; Kirkpatrick & Ryan, 1991). Další přímou výhodou pro samici může být fakt, že pokud je samec zdravý, nepřenesse na ni ani na její potomstvo žádné parazitární choroby (Hillgarth, 1996).

#### **(2) Hypotézy nepřímých výhod**

Do této skupiny, se řadí několik teorií vysvětlujících vybíravost samice na základě zisku z kvalitních genů, které budou předány jejímu potomstvu. Hlavní myšlenkou je, že přítomnost

určitých znaků signalizuje kvalitu samčích genů (Fisher, 1930). Pouze samec o vysoké kvalitě, který je nositelem „dobrých genů“ je schopen produkovat nejvíce extravagantní ornament (Zahavi, 1975; Iwasa et al., 1991).

Ve 30. letech upozornil sir Ronald Fisher, že dostatečným důvodem k tomu, aby si samice vybíraly určitý typ samců, je skutečnost, že takové samce upřednostňují i ostatní samice (Fisher, 1930). Zdá se, že v některých případech je atraktivnost samce u jiných samic hlavním kritériem, kterým se samice řídí (Agrawal, 2001). Samčí znak a samičí preference pro daný znak jsou geneticky spjaté a podléhají tak společné koevoluci (Fisher, 1930; Kirkpatrick, 1982). Se šířením genu pro extravagantní znak samce (z důvodu jeho častějšího páření a zplození více potomků) se bude šířit i samičí gen pro preferenci tohoto znaku. Tato teorie se nazývá „runaway model“, protože vede k jakémusi uzavřenému kruhu, z něhož nelze uniknout.

Zisk dobrých genů může pro samici znamenat také zajištění rezistence vůči parazitům (Hamilton & Zuk, 1982). Obecně se předpokládá, že sekundární pohlavní znaky spolehlivě odrážejí schopnost jedince čelit parazitárním onemocněním, popř. jejich rezistenci vůči nákaze, a tak vypovídají o jeho kvalitě. Samice tak může získat výhody (fitness benefits) z preferování nejvíce ornamentovaného samce (Møller, 1997). Studie na hýlech mexických (*Carpodacus mexicanus*) potvrzuje vztah mezi mírou parazitace a zbarvením opeření – ptáci, kteří byli napadeni parazity nebo prodělali ptačí neštovice, byli výrazně světlejšího zbarvení než ptáci zdraví a jejich opeření dosahovalo nižší kvality. Naopak tmavší a pestřejší zbarvení korelovalo s rezistencí vůči parazitární nákaze (Thompson et al., 1997). U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byl dokumentován negativní vztah mezi četností výskytu ektoparazitických roztočů (*Ornithonyssus bursa*) a vši (*Machaerilaemus malleus* a *Myrsidea rustica*) a délkou rýdovacích per (Saino & Møller, 1994). Tato rezistence je dědičná (Clayton, 1991), proto se samicím vyplatí vybírat si partnera na základě míry exprese jeho ornamentu.

Hypotéza handicapů, kterou zformuloval v roce 1975 A. Zahavi (Zahavi, 1975), vychází z toho, že pro samici může být za určitých okolností výhodné vybírat si samce znevýhodněného jakýmsi handicapem. Pokud se jedinec znevýhodněný určitým znakem dožije, navzdory svému handicapu, reprodukčního věku, vypovídá to vlastně o jeho kvalitě. Takovým handicapem mohou být např. příliš dlouhá ocasní pera, příliš nápadné zbarvení, ale také poranění, tělesná vada nebo samotné stáří jedince (Kokko & Lindstorm, 1996; Sundberg & Dixon, 1996). U strnadů obecných bylo pozorováno, že samice si při mimopárových kopulacích vybírají přednostně samce starší, než jsou jejich sociální partneři (Sundberg & Dixon, 1996).

Hypotéza komplementárních genů předpokládá, že cílem samičího výběru není kvalita samce jako taková, ale vzájemná kombinace maternálního a paternálního genotypu (Freeman-Gallant et al., 2003) za vzniku adaptivní kombinace genů pro potomky (Trivers, 1972). Samice proto volí na základě genetické komplementarity vztahující se k jejímu vlastnímu genomu (Trivers, 1972), jinými slovy si vybírá samce s co nejvíce odlišným genotypem oproti svému. Účelem takového chování je vznik co nejvíce heterozygotního potomstva, které má určité výhody oproti jedincům homozygotním, např. heterozygoti v genech pro MHC mají oproti homozygotům vyšší rezistenci vůči parazitům (tudíž vyšší fitness), protože jsou schopni rozpoznat a čelit širší škále různých patogenů (Doherty & Zinkernagel, 1975). Preference pro geneticky odlišného partnera může proto pomoci zvýšit kvalitu svých potomků, popř. vyhnout se škodlivému efektu inbreedingu, spojeného s nárůstem homozygotů a větší pravděpodobností fixace škodlivých recesivních alel (Brown, 1997; Jennions & Petrie, 2000). Tento model ovšem nevede k evoluci pohlavního dimorfismu (Mays & Hill, 2004; Mays et al., 2008), neboť samicemi nejsou uplatňována absolutní kritéria atraktivity při výběru partnera.

### **1.1.2 Druhotné pohlavní znaky**

Aby se znaky pod sexuální selekcí neboli druhotné pohlavní znaky daly využít ke spolehlivému odhadu kondice daného jedince, musí splňovat některá kritéria: (1) dědičnost – znak se alespoň částečně dědí z nositele na potomky (zároveň je z matky na dcery dědičná i samotná preference pro tento znak), (2) variabilita – mezi jedinci stejného pohlaví v rámci populace existuje jistá rozdílnost v projevu znaku, např. ve velikosti, intenzitě zbarvení, symetrii, (3) signalizace – znak musí být signálem nějaké výhody pro opačné pohlaví (Kodric-Brown & Brown, 1984).

U pohlaví, které je vystaveno intenzivnějšímu pohlavnímu výběru, se vyvíjejí nápadnější sexuální znaky. Zpravidla je to pohlaví samčí, na které působí sexuální selekce skrze samičí vybíravost (Bradbury & Andersson, 1987). Příčina této vybíravosti spočívá v rozdílné nákladnosti na produkci samčích a samičích pohlavních buněk (Bateman, 1948), druhotně pak v rozdílné nákladnosti na rodičovskou péči obou pohlaví (Flegr, 2005). Anisogamie, tedy nestejná velikost gamet, se vyvinula z isogamie díky evolučnímu tlaku na zvyšování velikosti zygoty a zvyšování počtu a pohyblivosti gamet (Kokko et al., 2006).

Kompromisním řešením byl vznik dvou pohlaví - samice, která investuje do vývoje menšího množství velkých na energii bohatých, nepohyblivých vajíček - makrogamet, a samce s možností vytvářet velký počet malých mobilních spermií - mikrogamet (Kokko et al., 2006).

Vzhledem k riziku predace a časové i energetické náročnosti, kterou musí samice při výběru partnera podstupovat (Pomianowski, 1987), je výhodné, aby se samice rozhodovala na základě tzv. čestných signálů (honest signals), které se nedají zfalšovat a vypovídají o kvalitě samce. Obecně se předpokládá, že sexuálně selektované znaky jsou nákladné, ať už z hlediska produkce nebo jejich udržení (Clutton-Brock et al., 1985; Promislow, 1992). Příkladem takových znaků jsou pérové ornamenty, akustické projevy nebo nejrůznější morfologické struktury. Tyto znaky umožňují samicím získat nepřímou informaci o kvalitě potenciálního partnera ve smyslu jeho kondice. Mnoho studií ukazuje, že samci v dobré kondici mají větší pravděpodobnost získat samici (Andersson, 1994; Johnstone, 1995) a větší reprodukční úspěch (Møller et al., 2003).

#### ***1.1.2.1 Variabilita v expresi druhotných pohlavních ornamentů***

Aby si samice mohly vybírat partnera k páření na základě jejich druhotných pohlavních ornamentů, musí mezi samci existovat a udržovat se jistá variabilita v míře exprese takových znaků. U druhů, u kterých se vyskytuje společný tok samců, tzv. lekový tok (Duval, 2007), se samci shromažďují na jednom místě, zvaném tokaniště, kde najednou předvádějí a vystavují své ornamenty. Na základě těchto ornamentů si samice velice selektivně vybírají samce k páření. Tento systém vede k vysoké variabilitě v reprodukčním úspěchu samců, neboť jen několik málo nejlepších (nejvíce ornamentovaných) jedinců se spáří se samicemi, zatímco většina ostatních ne. Samice přitom získají od samce pouze jeho spermie, žádná další kooperace mezi samcem a samicí se nekoná (Tomkins et al., 2004). Zvláštností je, že i přes velice silnou selekci na pohlavní znaky a dědičnost těchto znaků zůstává mezi samci zachována variabilita v jejich expresi. Tomuto jevu se v evoluční biologii říká paradox leku (the lek paradox, Tomkins et al., 2004).

Nejpravděpodobnějším řešením tohoto paradoxu se zdá být hypotéza selekce zprostředkované parazity (parasite-mediated sexual selection). Hlavním mechanismem určujícím dopad parazitů na populaci jejich hostitelů je rozdílný reprodukční úspěch mezi parazitovanými a zdravými jedinci (Little & Ebert, 2002). Podle hypotézy červené královny probíhá neustálý závod ve zbrojení v koevoluci parazita a hostitele (Van Valen, 1973).

Genetická variabilita je jedním z řešení, jak si udržet rezistenci vůči neustále novým typům parazitárního onemocnění. Právě parazité mohou tedy hrát klíčovou roli v udržování genetického polymorfismu (Levin, 1975).

Celkově hovoříme o kondičně-závislých znacích, které vytvářejí variabilitu v expresi druhotných pohlavních ornamentů mezi samci. K porozumění této variability je důležité uvědomit si, co vlastně kondice každého jedince znamená. Lze rozlišovat tři základní komponenty individuální kondice (Hill, 2011): (1) Somatická úroveň zahrnuje fenotyp jedince, ale také okolní vlivy, jako je počet parazitů, toxiny v krvi, popř. v játrech, sociální status jedince a kvalita nebo kvantita vnějších zdrojů, např. potravy v jeho teritoriu. Do této složky kondice dále patří tkáňové poškození, a to jak mechanické (poškození svalu, oka, zobáku), tak biochemické (radiace, chemikálie, oxidativní stres). (2) Genotyp představuje genetickou složku kondice. Jedná se tedy o geny, které se předávají z rodiče na potomka. Důležitou složku genotypu představuje heterozygotnost. V některých podmínkách jsou jedinci s vyšší heterozygotností v rámci genomu vitálnější než méně heterozygotní jedinci (Hanson & Westerberg, 2002). (3) Třetí složku představuje epigenetická úroveň. Události v životě každého jedince, zejména pak během časného ontogenetického vývoje, mohou ovlivnit expresi genů, a tím jeho fenotyp (Angers et al., 2010). Takové genetické účinky, které neobnášejí změnu v genové sekvenci, se mohou odehrávat buď před transkripcí nebo po ní. DNA metylace, jeden z nejvíce prostudovaných epigenetických mechanismů, může mít silný vliv na kondici jedince, např. skrze efektivitu a míru ukládání tuku (Roemer et al., 1997). Je tedy zřejmé, že se jedná o složitý, propojený systém mnoha složek, které dohromady utvářejí variabilitu v individuální kondici, a tím pádem i variabilitu ve znacích, které se v závislosti na kondici vyvíjejí (Hill, 2011).

Jiným vysvětlením pro variabilitu ve fenotypové expresi sexuálně selektovaných znaků mezi samci může být předpoklad, že exprese sexuálně selektovaných znaků je spojena s genetickou kvalitou daného samce a pouze nejkvalitnější jedinci si mohou dovolit vlastnit takto nákladný znak (Iwasa et al., 1991; Andersson, 1994).

Variabilita v pohlavních znacích může být dále vysvětlena rozporem mezi pohlavním a přírodním výběrem (Selander, 1965). Investování do znaku, jenž zvyšuje reprodukční úspěch z důvodu samičí preference pro takový znak, může být spjato s nižším přežíváním, případně s poklesem dlouhověkosti – samec s extravagantním fenotypem může být snazší kořistí pro predátora (Gray & Cade, 1999), případně náklady na takový znak mohou být energeticky náročnější (Vehrencamp et al., 1989).

### ***1.1.2.2 Barevné ornamenty***

Ptačí zbarvení se stalo modelovým systémem zabývajícím se ornamentálními znaky u zvířat (Hill & McGraw, 2006). Péřové ornamenty u ptáků jsou tak jedním z nejstudovanějších znaků pod sexuální selekcí. Zbarvení ptačího pera je tvořeno různými mechanismy. Může být buď strukturální, založené na interferenci a lomu světla od mikrostruktur keratinových vrstev paprsků a větví, nebo způsobené pigmenty v epidermálních buňkách per (Badyaev & Hill, 2000). Proces produkce zbarvení a jeho spojitost se selektivně výhodnými fenotypy, popř. genotypy je zásadní k pochopení vztahu mezi mimopárovými paternitami a ornamentací.

K nejdůležitějším pigmentům, způsobujícím žluté, oranžové až červené zbarvení peří, patří karotenoidy (Brush & Power, 1976). V karotenoidním zbarvení existuje značná variabilita mezi jedinci (Andersson, 1994). Tato variabilita se zdá být spojená se zdravotním stavem daného jedince, a proto jsou karotenoidní ornamenty považovány za čestné indikátory kvality svého nositele (Badyaev & Hill, 2000), podle nichž si samice vybírají partnery k páření (Hill, 1990; Senar et al., 2005). K vysvětlení této čestnosti bylo navrženo několik hypotéz. (1) Protože ptáci sami nejsou schopni tyto pigmenty syntetizovat, musí je získávat z potravy (Gray, 1996) a následně metabolizovat, což je energeticky náročný proces (Hill, 2000). (2) Karotenoidní pigmenty jsou pro jedince výhodné kvůli jejich antioxidantnímu potenciálu (Alonzo-Alvarez et al., 2004; Peters, 2007). Podle této hypotézy jsou karotenoidy při antioxidantních procesech nezvratně ničeny (Vershinin, 1999), a proto by měl existovat jakýsi kompromis mezi jejich rozdělením do fyziologických potřeb a imunity nebo jejich depozicí do ornamentu (Møller, 2000). Je tedy zřejmé, že pouze fyziologicky zdatný jedinec si může dovolit takový typ ornamentu, a že takový ornament reflektuje dostatek antioxidantů v jeho těle. Nový pohled na fyziologický aspekt vztahu mezi funkcí karotenoidu, imunitou a ornamentem poskytuje hypotéza, která říká, že karotenoidy mohou být pro organismus nebezpečné, protože se snadno transformují na toxické produkty (Vinkler & Albrecht, 2010). Může tedy existovat trade-off mezi udržením karotenoidů pro expresi ornamentu a jejich odstraněním z těla. Vysoká hladina karotenoidů v těle potřebná pro expresi ornamentu může představovat jakýsi handicap a pouze jedinci v dobré kondici si mohou dovolit produkovat takové ornamenty („carotenoid maintenance handicap hypothesis“, Vinkler & Albrecht, 2010).

Melaninová pigmentace je nejběžnější formou zbarvení v živočišné říši (McGraw et al., 2004a, 2005). Jedná se o skupinu pigmentů tvořící tmavé tóny – černou, hnědou až rezavou a šedou barvu ptačího opeření (McGraw et al., 2005). Výsledná barva je způsobena

kombinací černého eumelaninu a rezavě-hnědého feomelaninu (McGraw et al., 2004b). Oproti karotenoidům je melaninové zbarvení spolehlivým indikátorem sociálního postavení daného jedince (McGraw & Hill, 2000). Melaninové ornamenty se uplatňují v hierarchizaci a soupeření mezi samci, nepřímo pak ovlivňují i samičí volbu partnera (Jawor & Breitwisch, 2003). Depozici melaninu z melanocytů do peří, tzn. i velikost ornamentu, ovlivňuje endokrinní systém, a sice testosteron a luteinizační hormon (Evans et al., 2000). Vzhledem k tomu, že tyto hormony souvisejí také s mírou agresivity u daného jedince, jsou melaninové ornamenty dobrými ukazateli dominance (McGraw, 2003). V mnoha případech je obtížné určit, zda je ornament tvořen melaninoidními nebo karotenoidními barvivy. Klasickým případem je červená skvrna na hrdle u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Ta je dle posledních poznatků tvořena melaninovými pigmenty (McGraw et al., 2004b), ač se po dlouhou dobu myslelo, že je karotenoidního původu, a výsledky studií byly podle toho interpretovány (Saino et al., 1999).

### **1.1.2.3 Fluktuální asymetrie**

Fluktuální asymetrii lze definovat jako malé náhodné odchylky od symetrie jinak bilaterálně souměrného znaku (Van Valen, 1962). Druhotné pohlavní znaky jsou obecně více asymetrické než jiné běžné morfologické struktury a často se objevuje negativní korelace mezi velikostí znaku a stupněm asymetrie (Møller, 1990a; Møller, 1992a; Manning & Hartley, 1991). To odpovídá předpokladu, že rozsahem symetrie samci spolehlivě signalizují svou kvalitu (Møller, 1993a). Kromě toho je míra asymetrie u mnoha druhů spojena se stresovými faktory, jako je např. nedostatek potravy (Swaddle & Witter, 1994), čímž odráží kondici jedince během daného období (Swaddle et al., 1994).

Fluktuální asymetrie v délce ocasních per může ovlivnit schopnost manévrování, protože vidlicově vykrojený symetrický ocas je ideálním řešením pro let inaktivních ptáků lovcích ze vzduchu (Thomas, 1992). Samice si tedy může vybírat samce na základě symetrie proto, že (1) exprese symetrického ornamentu reflektuje samčí kvalitu (Møller, 1990a; Møller, 1992b; Møller & Pomiankowski, 1993) nebo (2) proto, že symetrie znaku odráží rodičovské schopnosti ve smyslu obstarávání potravy na základě manévrovacích dovedností samce (Møller & Pomiankowski, 1993).



## 1.2 Mimopárové paternity

Mimopárové paternity (EPP = extra-pair paternity) jsou definovány jako poměr fertilizací vyplývajících z kopulací daného jedince s partnerem jiným, než sociálním (Møller, 1986). Jinými slovy se jedná o míru nevěry, genetické polygamie. Mimopárové kopulace přinášejí jisté výhody, a to jak samcům, tak samicím. Pro samce znamenají větší množství zplozeného potomstva, pro samice zvýšenou pravděpodobnost oplodnění a kvalitu potomstva, což umožňuje vyhnout se omezením spojených se sociální monogamií (Møller, 1994a; Petrie & Kempnaers, 1998).

Proto by se samci měli chovat tak, aby zvyšovali své příležitosti k páření, zatímco samice by si měly vybírat samce, který zvýší genetickou kvalitu jejího potomstva. Tyto myšlenky, týkající se důsledku anizogamie na chování spojené s rozmnožováním, byly formulovány už v roce 1948, kdy britský vědec A. J. Bateman provedl pokus s octomilkami a pozoroval nesrovnatelnou asymetrii v reprodukčním úspěchu samců a samic (Bateman, 1948 ex Trivers, 1972). Batemanův princip říká, že ačkoliv je průměrný reprodukční úspěch obou pohlaví stejný, rozptyl v něm stejný není, zvláště pokud existuje tendence k polygamii (Bateman, 1948 ex Trivers, 1972). Studium mimopárových paternit u sociálně monogamních druhů je z tohoto hlediska zásadní, neboť EPP mohou vést ke změně ve variabilitě v reprodukčním úspěchu jednotlivých pohlaví.

Před více než 40 lety bylo prohlášeno, že přes 90% ptačích druhů je monogamních, se silnými sociálními vazbami mezi jednotlivými členy páru a vysokou úrovní biparentální péče (Lack, 1968). Díky postupům genetických a molekulárních technik je dnes možné určit paternitu potomků, tudíž zjistit skutečného biologického otce. V současné době byly publikovány studie paternity zhruba u 130 druhů ptáků. U více než 70% druhů bylo zjištěno, že alespoň některá mláďata byla zplozena mimopárově (Griffith et al., 2002). U strnada rákosního (*Emberiza schoeniclus*), sociálně monogamního pěvce, dosahuje míra EPP až 86% ve smyslu hnízd, ve kterých se nachází alespoň 1 mimopárové mládě a 55% všech potomků je zplozeno s jiným partnerem než sociálním (Dixon et al., 1994). U kooperativně hnízdících druhů, jako je australský modropláštník nádherný (*Malurus cyaneus*) se s EPP potýká až 95% hnízd a 72% všech potomků pochází z mimopárových kopulací (Mulder et al., 1994; Double & Cockburn, 2000). Dalo by se říci, že zjištění EPP přes molekulární nástroje je nejdůležitějším empirickým objevem v ptačím pářicím systému za posledních 30 let (Bennett

& Owens, 2002) a vysoká míra, které u některých druhů dosahuje, vyvolává otázky ohledně adaptivního významu této strategie.

Mimopárové paternity mohou být důležité nejen proto, že ovlivňují sílu sexuální selekce (Møller & Nini, 1998, Sheldon & Ellegren, 1999), ale také proto, že hrají zásadní roli v evoluci mnoha dalších aspektů životních strategií (Gowaty, 1996, Slagsvold & Lifjeld, 1997, Møller & Cuervo, 2000, Møller, 2000).

### **1.2.1 Adaptivní význam mimopárových paternit**

Adaptivní význam samčí promiskuity je zřejmý, zvyšuje pravděpodobnost zplazení většího množství potomků (Kleven et al., 2005). Méně jasnou a často diskutovanou otázkou zůstává, jaké výhody přináší samicím páření s jiným samcem, než je její sociální partner (Jennions & Petrie, 2000; Westneat & Stewart, 2003). Význam mimopárových paternit bývá často vysvětlován stejně jako adaptivní význam výběru partnera, s rozdílem, že od mimopárového samce získá samice pouze genetickou informaci pro své potomky, zatímco od sociálního samce může samice získat i přímé výhody.

Bylo navrženo několik hypotéz snažících se vysvětlit, proč by samice měla usilovat o páření s více než jedním samcem (viz Tab. 1). Např. pozitivní vztah mezi úspěšnou líhivostí vajec a četností EPP mezi hnízdy dal vzniknout myšlence, že samice se páří s jinými samci, aby zvýšila pravděpodobnost úspěšné fertilizace, pokud je její sociální partner neplodný (Wetton & Parkin, 1991; Birkhead & Møller, 1992; Gray, 1997).

Jiná hypotéza předpokládá, že samice usiluje o mimopárové kopulace s více samci, aby se vyhnula potenciálnímu škodlivému efektu inbreedingu (Bensch et al., 1994). Inbreeding vede ke zvyšování homozygotnosti a je často spojený s nižší životaschopností potomků (Keller & Waller, 2002). Podle toho by si samice měly k mimopárovým fertilizacím vybírat méně příbuzné samce. Tomu odporuje studie na severoamerickém poddruhu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica erythrogaster*), která ukazuje, že mimopároví samci jsou daným samicím více příbuzní, než by se očekávalo podle náhodného výběru, a navíc mají tendenci k vyšší příbuznosti než sociální samci (Kleven et al., 2005). Genetičtí rodiče jsou více příbuzní k mimopárovým mláďatům než k vnitropárovým, z čehož lze poukazovat na novou hypotézu založenou na kin selekci (Kleven et al., 2005). Jaký význam však může mít takové chování? Hamiltonova teorie kin selekce (Hamilton, 1964) vysvětluje, jak se mohou šířit geny

pro altruistické chování, pokud tyto geny zvyšují reprodukční úspěch příbuzných jedinců. Na inbreeding může být tedy nahlíženo jako na chování zvyšující příbuznost potomků, které sdílejí geny předané od rodičů, zároveň však toto chování snižuje fitness takových potomků (Keller & Waller, 2002). Nezbytnou podmínkou pro obdržení výhod z inkluzivní fitness je, aby inbreeding nezabraňoval sexuálnímu partnerovi v dalším páření (Waser et al., 1986). Zatímco samci zvyšují svou fitness pářením s více samicemi, samice může zvýšit reprodukční úspěch příbuzného samce tím, že si ho vybere pro mimopárové kopulace (Kleven et al., 2005). Velice zajímavou, ale stále netestovanou hypotézou zůstává myšlenka, že mimopárové chování samic může být ovlivněno stejnými alelami jako samčí mimopárové chování (Halliday & Arnold, 1987). Alely, které zvyšují promiskuitní chování u samců, jsou pravděpodobně pod silnou pozitivní selekcí (Albrecht et al., 2007), proto by tyto alely mohly být příčinou promiskuitního chování také u samic (díky pleiotropnímu efektu, Forstmeier et al., 2011). Chování samic se tudíž může vyvinout přes nepřímou selekci na chování samců (Forstmeier et al., 2011).

Tab. 1: Hypotézy vysvětlující význam EPP u ptáků (Birkhead & Møller, 1992)

| Hypotéza                | Popis  | Zdroj  |
|-------------------------|--|--|
| Fertilita 1             | Samice usiluje o EPP, aby se vyvarovala případné neplodnosti sociálního partnera, ale sama není schopna plodnost samce poznat.   | Wetton & Parkin (1991)                             |
| Fertilita 2             | Samice usiluje o EPP, aby se vyvarovala případné neplodnosti sociálního partnera, a přitom je schopna plodnost u samce poznat.   | Sheldon (1994)                                     |
| Genetická diverzita     | Samice usiluje o EPP, aby maximalizovala genetickou diverzitu mezi svými potomky, ale není schopna rozpoznat šířku genetické podobnosti mezi sebou a samcem.                                       | Williams (1975), Westneat et al. (1990)            |
| Genetická kompatibilita | Samice usiluje o EPP, aby maximalizovala genetickou kompatibilitu mezi sebou a otcem svých mláďat, a přitom je schopna rozpoznat genetickou podobnost mezi sebou a samcem přes fenotypové projevy. | Kempenaers et al. (1999), Tregenza & Wedell (2000) |
| Dobré geny              | Samice usiluje o EPP, aby pro své potomstvo získala „dobré geny“, přičemž je schopna rozpoznat kvalitu samce přes fenotyp.   | Møller (1988), Birkhead & Møller (1992)            |
| Přímé výhody            | Samice usiluje o EPP, aby získala negenetické zdroje pro své potomky, a je schopna poznat samce, který takové zdroje vlastní.  | Wolf (1975), Burke et al. (1989)                   |

## 1.2.2 Mezidruhová a vnitrodruhová variabilita v míře sexuální promiskuity

Míra mimopárových paternit je extrémně variabilní mezi různými druhy ptáků, a to jak ve frekvenci - 0-70% (Petrie & Kempenaers, 1998), tak v projevech chování, které tento jev doprovázejí (Westneat & Stewart, 2003). Mnoho komparativních studií se zabývá faktory, které by mohly objasnit rozdílné úrovně EPP mezi druhy. Pokud interpretujeme tyto studie, musíme brát v úvahu čtyři hlavní proměnné faktory - velikost studovaného vzorku, velikost těla daného druhu, pohlavní dichromatismus a genetickou variabilitou (Petrie et al., 1998; Griffith et al., 2002; Westneat & Stewart, 2003). Až 85% mezidruhové variability v EPP může být vysvětleno pouze těmito proměnnými (Petrie et al., 1998).

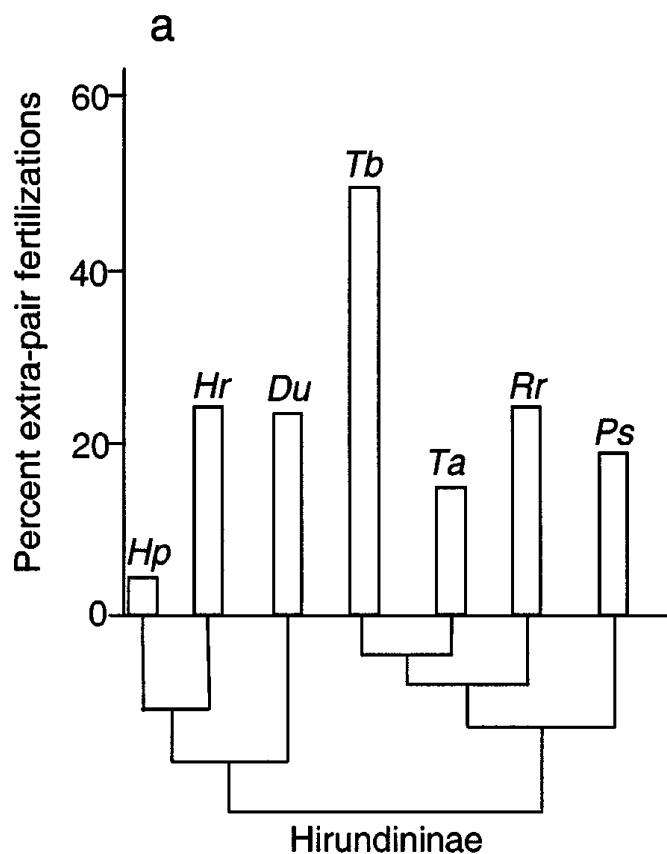
Obecně je úroveň EPP vyšší a variabilnější mezi pěvci než mezi nepěvci (Griffith et al., 2002). Další pozitivní korelace vyšší míry EPP byla dokumentována ve vztahu k pohlavnímu dimorfismu (Møller, 1997) a celkové barevnosti samčího peří (Møller & Birkhead, 1994). Jiná studie nachází vztah mezi četností EPP a paternální péčí. U druhů, kde se samec příliš nepodílí na krmení potomků, je míra EPP vyšší (Møller & Birkhead, 1993). Naproti tomu jiné rodičovské investice, jako je stavba hnízda či inkubace snůšky, tento vztah nepotvrzují (Møller & Birkhead, 1993).

Míra EPP je dále vyšší u migrujících ptáků (Spottiswoode & Møller, 2004). To může být vysvětleno například pozitivní korelací migrace s vyšší mírou hnízdní synchronie kvůli silné selekci na dobu příletu u většiny migrujících druhů. Pokud je hnízdění synchronizováno, mnoho samců najednou ukazuje své přednosti a samice si tak mohou vybírat a porovnávat své sociální partnery s jinými samci v populaci (Stutchbury 1998, Stutchbury et al., 1998). U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) přilétají samci na hnízdiště dříve a mají více variabilní dobu příletu než samice (Møller, 1994a; Møller 1994b). Existuje zde silný pozitivní vztah mezi dobou příletu a expresí druhotných pohlavních znaků, délky rýdovacích per (Møller, 1994a; Møller 1994b). Protože samice přilétají později, nemohou si vybírat samce podle doby příletu. Mohou ale využít jiné fenotypové znaky spojené s jeho načasováním (Møller, 1991b).

Značná variance existuje i mezi příbuznými ptáky, jak ilustruje výskyt mimopárového hnízdění u sociálně monogamní skupiny vlaštovek (Obr. 1). Dramatické rozdíly v EPP existují také mezi skupinami druhů s podobným sociálním pářicím systémem, jako např. mezi druhy s kooperativním typem hnízdění (Westneat & Stewart, 2003).

Obr. 1: Procentuelní zastoupení EPP u vlaštovkovitých

*Hp* – *Hirundo opyrrhonota*, *Hr* – *Hirundo rustica*, *Du* – *Delichon urbica*, *Tb* – *Tachycineta bicolor*,  
*Ta* – *Tachycineta albilinea*, *Rr* – *Riparia riparia*, *Ps* – *Progne subis*  
(Sheldon & Winkler, 1993).



### 1.2.3 Ornament a mimopárové paternity

Úspěšnost EPP je považována za jeden z možných důkazů samičí preference pro určitý znak (Sundberg & Dixon, 1996). Některé studie dokazují vztah míry exprese ornamentu a EPP, jiné studie takový vztah nenalézají. U hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) se např. souvislost mezi EPP a zbarvením peří neobjevuje (Westneat & Stewart, 2003). Oproti tomu u hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) byla ornamentace samce stanovena jako důležitý faktor ve fertilizačním úspěchu (Albrecht et al., 2009). U lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*) velikost černé masky pozitivně koreluje s mimopárovými kopulacemi (Thusius et al., 2001), stejně jako v mnoha studiích na vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*) koreluje pozitivně délka rýdovacích per s mírou EPP (Møller, 1988a; Møller, 1994a; Saino et al., 1997; Møller et al.,

2003). Taková interpretace však může být poněkud zavádějící, poněvadž ornament se často zvětšuje s věkem jedince (Andersson, 1994). Např. u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) kolísá intenzita samčího zbarvení od hnědé po černou v závislosti na stáří – jednorocní samci jsou hnědého zbarvení, zatímco starší samci jsou zřetelně černobílí (Svensson & Grant, 2004).

Navíc je známo, že zatímco v některé populaci vychází vztah mezi ornamentem a úspěšností samce v získání partnerky, v jiných populacích se takové vztahy neprokázaly. Příkladem může být velikost černé skvrny u vrabce domácího (*Passer domesticus*). Zatímco studie na dánské populaci dokumentují samičí preferenci pro samce s velkým ornamentem (Møller, 1987b; 1988b; 1989b), studie na jiných populacích takový vztah nenalézají (Griffith et al., 1999). Ve španělských populacích nebyl zaznamenán žádný vztah pro samičí preferenci na základě černé skvrny, a to jak při výběru sociálního partnera, tak při výběru partnera mimopárového (Veiga, 1993; Cordero et al., 1998). V britské populaci byl dokonce nalezen vztah negativní – samci s velkou skvrnou zůstávali častěji nespárovaní oproti samcům se skvrnou menší, kteří měli v průměru více potomků (Griffith et al., 1999). Takové výsledky naznačují, že síla sexuální selekce nemusí být vždy stejná. Samičí preference pro určitý fenotyp je extrémně plastická – stejné samice mohou vykazovat rozdílné preference za odlišných okolností, např. v jiných přírodních podmínkách (Griffith et al., 1999).

#### **1.2.4 EPP a reprodukční úspěch samce**

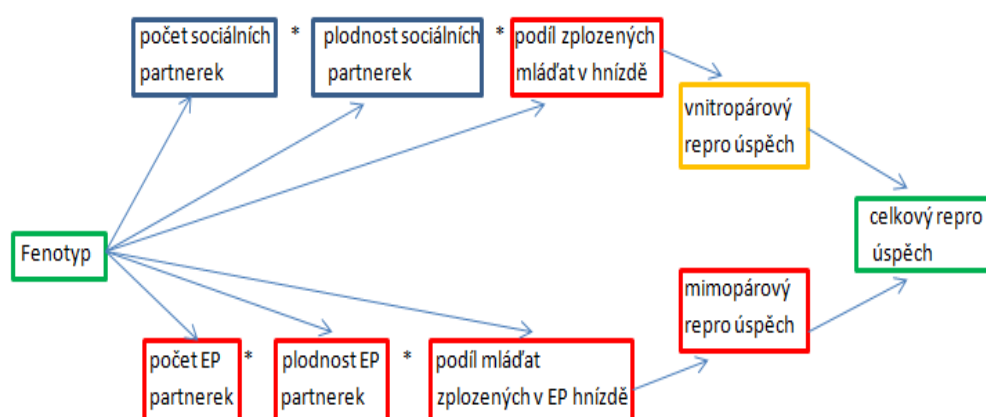
Síla sexuální selekce je úměrná varianci v reprodukčním úspěchu, definovaném jako počet oplodnění, které je schopen daný jedinec získat (Arnold & Wade, 1984; Shuster & Wade, 2003), v širším podání jako počet potomků, které daný jedinec zplodil (Webster et al., 1995). Jako dva hlavní zdroje v reprodukčním úspěchu samců, vedoucího ke vzniku sekundárních ornamentů a nárůstu pohlavního dimorfismu, se tradičně udává rozdílnost v počtu a kvalitě sociálních partnerů (Darwin, 1871; Andersson, 1994).

Mnoho studií sexuální selekce používá jako měřítko reprodukčního úspěchu samce počet sociálních partnerek, popř. počet mimopárových mláďat (Webster et al., 1995). Ovšem variance v reprodukčním úspěchu se může měnit také na základě jiných faktorů (Mock & Fujioka, 1990). Za prvé, někteří samci mohou přitahovat samice o vyšší kvalitě, které zahnízdí dříve než ostatní samice a mají tak větší pravděpodobnost vyvedení více než jedné

snůšky za sezónu (Darwin, 1871; Kirkpatrick et al., 1990). Za druhé, jak samci, tak samice mohou využívat EPC (Westneat et al., 1990; Birkhead & Møller, 1992).

Reprodukční úspěch se skládá ze dvou hlavních komponent – (1) vnitropárového reprodukčního úspěchu a (2) mimopárového reprodukčního úspěchu (Webster et al., 1995). Každá tato komponenta zahrnuje několik dalších složek – počet partnerek, jejich plodnost a počet mláďat zplozených daným samcem s těmito partnerkami (viz Obr. 2, Webster et al., 1995). Mimopárové fertilizace mohou maximálně zvýšit dopad na varianci v reprodukčním úspěchu samců, pokud samec, který bude mít úspěch ve vnitropárových paternitách, obdrží také nejvíc mimopárových fertilizací na úkor jiných samců (Webster et al., 1995; Whittingham & Dunn, 2005).

Obr. 2: Komponenty reprodukčního úspěchu samce podle Webster et al., 1995. Červeně jsou vyznačené komponenty úspěchu samce, které lze zjistit až po provedení analýzy paternit.



Existuje několik studií, které dokumentují pozitivní vztah mezi reprodukčním úspěchem samce a mírou exprese jeho ornamentu (Møller, 1988a; McGraw et al., 2001; Kleven et al., 2006). Některé tyto studie ovšem používaly k analýzám paternit DNA fingerprinting, a nemohly tím pádem s přesností určit otce daných mláďat. Navíc jen málo ze současných prací je schopno identifikovat u mimopárových mláďat jejich skutečného otce, tudíž mimopárového samce. K tomu je zapotřebí mít údaje o všech hnízdicích jedincích na dané lokalitě a dostatečný počet variabilních mikrosatelitových lokusů (Jones et al., 2010).

Samičí preference pro výraznější sekundární pohlavní znak nemusí být jedinou příčinou takového vztahu. Úspěšnost samce, který obdržel nejvíce paternit a má tudíž vysoký reprodukční úspěch, může spočívat ve vyšší kvalitě jeho spermií, které jednoduše vyhrály v kompetici se spermiemi ostatních samců, se kterými se samice pářila (tzv. hypotéza sexy spermií, Keller & Reeve, 1995).

### 1.3 Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus je alternativní reprodukční strategie využívaná u mnoha druhů ptáků (Davies, 2000). Jedná se o kladení vajec parazitické samice do cizího hnízda samice hostitelské, přičemž parazitická samice se dále nepodílí na inkubaci vajec ani další rodičovské péči a snižuje tak energetické nároky s tím spojené (Lack, 1969). To umožňuje parazitické samici zplodit více potomků, protože není omezena počtem vajec, která je sama schopna vylézt, případně počtem mláďat, o která je schopna se starat do jejich osamostatnění. Samice, které mají založené vlastní hnízdo, ale zároveň parazitují hnízdo jiné (tzv. hnízdící parazité) mnoho až dvojnásobně zvýšit svůj reprodukční úspěch (Ahlund & Andersson, 2001).

Pokud samice klade vejce do hnízda stejného druhu, jedná se o parazitismus intraspecifický, neboli konspecifický (CBP – conspecific brood parasitism). Druhou možností je kladení do hnízda druhu jiného než je parazitická samice, pak mluvíme o interspecifickém parazitismu (IBP – interspecific brood parasitism).

Pro vznik hnízdního parazitismu je, z hlediska náročnosti na rodičovskou péči, důležitým faktorem stav, ve kterém se mláďata líhnou. Zatímco prekociální mláďata se líhnou opeřená, s plně vyvinutými smysly a schopností udržovat stálou tělesnou teplotu, mláďata altriciálních druhů se líhnou slepá, holá, bez schopnosti samostatného pohybu, obstarávání potravy a termoregulace (Starck & Ricklefs, 1998). Je zřejmé, že altriciální druhy mají mnohonásobně vyšší nároky na rodičovskou péči, a to jak z hlediska času, tak z hlediska energie. Z tohoto důvodu je pro ně parazitismus zvlášť nevýhodný. Výsledkem toho u některých altriciálních ptáků, kteří využívají mezidruhový hnízdní parazitismus, dochází k propracovaným antiparazitickým strategiím (Lack, 1968; Payne, 1977; Davies & Brooke, 1988), které často chybí u druhů prekociálních. Obecně lze tedy říci, že intraspecifický hnízdní parazitismus se častěji vyskytuje u druhů s prekociálními mláďaty (Rohwer &



Freeman, 1989; Dugger & Blums, 2001). K prokázání míry vnitrodruhového hnízdního parazitismu jsou často používána nepřímá kritéria (počet vajec snesených během jednoho dne, velikost snůšky apod. (Dugger & Blums, 2001). V poslední době se ale ukazuje nutnost použití molekulárních markerů. Ty umožňují často i určení parazitické samice a stanovení příbuznosti mezi parazitem a hostitelem (Ahlund & Andersson, 2000, Kreisinger et al., 2010).

## **1.4 Molekulární metody identifikace jedince**

Správná identifikace jedince je nezbytná pro analýzu paternit, která hraje důležitou roli ve studiu evoluční biologie, zvláště pak ve studiu témat jako je sexuální selekce (Yezerinac et al., 1995). Přesto je určení rodičovství pomocí molekulárních technik stále poměrně mladou disciplínou. Revoluce v molekulární ekologii začala pravděpodobně s nástupem alozymové elektroforézy (Hubby & Lewontin, 1966). V té době byla ale analýza paternit ještě stále téměř nemožná z důvodu nízké úrovně polymorfismu proteinově založených markerů. Teprve objev DNA-fingerprintingu, založeném na hybridizaci fragmentů DNA s minisatelitem jako sondou, umožnil identifikovat jedince. Nicméně i tato technika přináší svá úskalí v podobě technické náročnosti, velkého množství kvalitní DNA, které je zapotřebí a faktu, že všichni jedinci, které zkoumáme, musí být na jednom gelu, což je nepřehledné a v případě identifikace mimopárového samce, popř. parazitické samice, téměř nemožné. Pro analýzu mimopárových paternit ani hnízdního parazitismu proto není tato metoda vhodná a v současnosti je překonána metodou mikrosatelitových lokusů.

### **1.4.1 Mikrosatelity**

Mikrosatelity, známé jako STR (short tandem repeats, Edwards et al., 1991) nebo také SSR (simple sequence repeat, Tautz, 1989) jsou tandemově se opakující repetice DNA o délce obvykle 1-6 pb. Vyskytují se v kódujících i nekódujících částech genomu a byly popsány jak u prokaryotických, tak u eukaryotických organismů (Tóth et al., 2000).

Vysoká mutační rychlost ( $10^{-2} - 10^{-6}$  na lokus za generaci, Sia et al., 2000) dává vzniknout výraznému polymorfismu, spočívajícímu ve variabilním počtu repetitivních elementů. Byly navrženy dva hlavní mutační mechanismy: (1) sklouznutí DNA polymerázy

během replikace (DNA polymerase slippage), tedy chybné napojení polymerázy při dočasném oddělení řetězců DNA kvůli repetitivní sekvenci, nebo (2) rekombinace mezi dvěma řetězci DNA (Oliveira et al., 2006), a to buď nerovnoměrný crossing-over nebo genová konverze, při které se změna odehrává pouze na jednom vlákně (Li et al., 2002).

Právě díky vysoké úrovni polymorfismu, vysokému stupni heterozygoty (až 90%, Baker et al., 1999) a mendelistické kodominantní dědičnosti, která zajišťuje, že jedna alela je předána od otce, druhá od matky, jsou mikrosatelity velice rozšířenou skupinou molekulárních markerů. Jsou vhodné pro analýzy, kdy je potřeba individuálně rozlišit jedince, zejména tedy v genetických studiích populační struktury, toku genů, efektivní velikosti populace nebo při určování maternit a paternit. Překvapivě, molekulární data založená na mikrosatelitech, týkající se paternit, pohlavního výběru a míry vnitrodruhového parazitizmu chybí u vlaštovky obecné, modelového druhu evoluční a behaviorální ekologie (výjimkou jsou některé studie u poddruhu *H. r. erythrogaster*, Kleven et al., 2005, 2006; Safran et al., 2005).

## **1.5 Pohlavní výběr u vlaštovky obecné**

### **1.5.1. Studovaný druh**

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) patří mezi pěvce (*Passerines*), z čeledi vlaštovkovitých (*Hirundinidae*). Dospělý jedinec dosahuje váhy obvykle kolem 20g a živí se lovem hmyzu ze vzduchu. K tomu má uzpůsobený krátký zobák, dlouhá a poměrně úzká křídla a vidličnatě vykrojený, dlouhý ocas umožňující manévrování ve vzduchu. Vlaštovka hnízdí buď soliterně nebo v koloniích, a to obvykle 2x, výjimečně 3x za sezónu. Samice klade 1-6 vajíček do připraveného miskovitého hnízda z bláta a rostlinných materiálů a celou snůšku inkubuje. Dále o potomstvo pečují oba rodiče. Samice je v době své fertility intenzivně hlídána sociálním parterem (Saino et al., 1997). Mláďata opouštějí hnízdo přibližně 21. den po líhnutí (Møller, 1994a). U nás se hnízdění odehrává od května do srpna (Svensson & Grant 2004). Samci přilétají na místo hnízdění dříve a mají více variabilní dobu přiletu než samice (Møller et al., 1994a; Møller et al., 2003). Po přiletu samic se snaží lákat samice ke kopulacím pomocí namlouvacích rituálů, během nichž předvádějí své ornamenty (Møller, 1988a). Byl popsán pozitivní vztah mezi dobou přiletu a expresí samčího ornamentu – délkou rýdovacích per,

který je kondičně závislý (Møller et al., 1994a). V období září až října ptáci migrují na zimoviště do subsaharské Afriky.

Pro dorzální část těla je typické kovově lesklé černo-modré peří. Ventrální zbarvení může přecházet od čistě bílé po rezavou. Hrdlo a čelo je zbarvené červeně, na základě melaninových pigmentů (McGraw et al., 2004b), nikoli na základě karotenoidů, jak se myslelo dříve (Saino et al., 1999). Sexuální dimorfismus není příliš nápadný, s výjimkou délky rýdovacích per, která jsou zpravidla o 10-20% delší u samců než u samic (Møller, 1991a). Dlouhý, hluboce vidlicově vykrojený ocas, u evropské populace vlaštovek rodu *Hirundo rustica* je učebnicovým příkladem znaku pod sexuální selekcí (Møller, 1988a, 1994a). K vysvětlení vzniku tohoto znaku byly navrženy 2 hypotézy: (1) hypotéza sexuální selekce říká, že vidlicově vykrojený ocas vznikl pod tlakem pohlavního výběru jako čestný ukazatel životaschopnosti a kvality svého nositele (Møller et al., 1994a), (2) hypotéza manévrovacích schopností předpokládá, že ocas vlaštovek má nepřímou aerodynamickou funkci na vylepšení letových schopností (Evans & Thomas, 1997). Experimentální prodlužování ocasních per však nepotvrdilo zlepšení manévrovacích schopností, což poukazuje na to, že nikoliv délka samotných per, ale jejich úzký tvar a symetrie jsou důležité faktory pro let (Matyjasiak et al., 2009). Proto se pro evoluci dlouhých ocasních per u samců vlaštovky zdá být věrohodnější hypotéza sexuální selekce (Matyjasiak et al., 2009).

Téměř na konci většiny rýdovacích per se nacházejí nápadné bílé skvrny (Møller 1994a), které jsou větší u dospělců, zejména u dospělých samců (Kose & Møller, 1999) a pozitivně korelují s délkou rýdovacích per (Kose & Møller, 1999). Takové skvrny bez melaninu na ocasních perech či na křídlech jsou u ptáků poměrně časté a vyvinuly se mnohokrát, nezávisle na sobě u mnoha skupin včetně vlaštovkovitých (Turner & Rose, 1989). Slouží zřejmě k vnitrodruhové vizuální komunikaci (Møller, 1994a), důležitou roli však hrají také v pohlavním výběru, jak dokazuje vztah mezi velikostí a viditelností těchto skvrn a sezónním reprodukčním úspěchem samce u vlaštovky (Kose & Møller, 1999). Protože jsou tyto skvrny bez melaninu náchylné na zničení z důvodu jejich preference ektoparazitickými vši, je jejich udržování poměrně nákladné (Kose & Møller, 1999). To z nich dělá věrohodný signál fenotypové kvality daného jedince.

U vlaštovky obecné koreluje vnější objem hlavy s objemem mozku (Iwaniuk & Nelson, 2002; Møller, 2010). Velikost hlavy se liší mezi jedinci různého pohlaví i různého věku (větší hlavu mají samci nežli samice a starší jedinci ve srovnání s mladšími), nesouvisí však s celkovou velikostí těla (Møller, 2010). Zdá se, že tento fenotypový znak by mohl hrát důležitou roli v evolučních a ekologických procesech (Møller, 2010), neboť souvisí s chováním

jedince (Dukas, 2004). Bylo prokázáno, že jedinci s větším objemem hlavy přilétají na místo hnízdění dříve oproti zbytku populace (Møller, 2010). Protože reprodukční úspěch samce by mohl být ovlivněn načasováním hnízdění, mohla by velikost hlavy hrát roli i v reprodukčním úspěchu. Tento vztah však zatím nebyl testován.

### 1.5.2 Sexuální selekce a EPP

Mnoho studií demonstruje vztah mezi délkou rýdovacích per u evropského poddruhu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica rustica*) a reprodukčním úspěchem samců (Møller, 1988a; Møller, 1994; Saino et al., 1997; Møller et al., 2003). Samice vlaštovek preferují samce s nejdelším ocasem, a mezi jedinci daného páru pozitivně koreluje délka samičího a samčího ocasu, což ukazuje na asortativní páření založené na tomto znaku (Møller, 1993b; Møller 1994a). Je známo, že délka rýdovacích per se u vlaštovky mění v závislosti na stáří jedince (Baltontín et al., 2010; Lifjeld et al., 2011).

Při experimentální změně délky ocasních per u dánské populace vlaštovky obecné se změnila i úspěšnost samce spárovat se samicí (Møller, 1988a). Samci s přirozeně dlouhým nebo uměle prodlouženým ocasem měli větší podíl paternit ve vlastním hnízdě, na rozdíl od samců z kontrolní skupiny, u kterých byla provedena manipulace beze změny délky ocasu (Saino et al., 1997). Opačný trend byl pozorován u samců s ocasy krátkými, popř. manipulativně zkrácenými. Tito samci vykazovali vyšší míru EPP ve svých hnízdech (Saino et al., 1997). Tyto studie však nebyly schopné určit mimopárové otce a korelace fenotypu s mimopárovými paternitami je tudíž zkreslená. Na vlaštovce obecné byl testován také výběr samice na základě symetrie ocasních per. Experimentální manipulace s délkou a symetrií rýdovacích per u vlaštovky obecné poukazuje, že samice používají při výběru oba tyto znaky (Møller, 1992b). Samci s dlouhými a symetrickými pery byli samicemi preferováni oproti samcům s ocasy krátkými a asymetrickými (Møller, 1993a, 1993b). Nicméně v těchto studiích byla preference samic stanovena pouze pozorováním a byla vztažena k načasování hnízdění, následně pak k počtu vylíhlých mláďat v daném hnízdě. Zvýšení stupně asymetrie u vlaštovky obecné vedlo ke zhoršeným letovým schopnostem daných jedinců, zejména pak jedinců s dlouhými ocasy (Møller, 1991a). Krátký ocas je méně náchylný na negativní efekt asymetrie, což může potenciálně vysvětlovat, proč se u menších ornamentů vyskytuje větší míra asymetrie (Balmford & Thomas, 1992).

V jiné práci, která manipulovala s délkou ocasů, měli samci s prodlouženými pery 2 snůšky signifikantně častěji než samci se zkrácenými pery (Møller, 1988a). Celkový reprodukční úspěch (měřeno jako celkový počet vyvedených mláďat za sezónu) byl v průměru 2x vyšší u samců s prodlouženými pery v porovnání se samci se zkrácenými pery. Samci s delšími ocasy měli také více EPC (Møller, 1988a). V této studii byl k analýze paternit použit DNA-fingerprinting a mimopároví samci nebyli identifikováni. Výsledky o reprodukčním úspěchu samce jsou tedy nepřesné, bez přihlédnutí ke skutečnému fertilizačnímu úspěchu.

Proti roli sexuální selekce svědčí naopak studie, ve které nebyl samčí fertilizační úspěch ovlivněn zkrácením či prodloužením rýdovacích per, ale koreloval s původní délkou per před manipulací (Smith et al., 1991). Samotná délka per se tedy nezdá být hlavním činitelem v samičí preferenci. Samci s přirozeně dlouhými pery mohou mít vyšší reprodukční úspěch, protože jsou starší (Smith et al., 1991).

Mezi šesti podruhy vlaštovek existuje zajímavá fenotypová diference (Cramp, 1988). Vlaštovky ze Severní Ameriky (poddruh *Hirundo rustica erythrogaster*) jsou podstatně barevnější na ventrální oblasti a mají kratší rýdovací pera v porovnání s evropskou populací (Cramp, 1988). Přestože jsou severoamerické vlaštovky také pohlavně dimorfní, co se týče délky ocasu, to, zda daný znak plní stejnou signalizační funkci u tohoto poddruhu jako u poddruhu evropského, zůstává poměrně kontroverzním tématem a literatury, jež by se tím zabývala, je poskrovnu. Studie z Kanady dokazuje pozitivní korelaci mezi úspěšností fertilizace a délkou ocasu i u severoamerické populace (Kleven et al., 2006). Nicméně většina předchozích studií nenalezla žádný vztah mezi délkou rýdovacích per u severoamerických vlaštovek a reprodukčním úspěchem samců, což může naznačovat nedostatek silné sexuální selekce na tento sekundární pohlavní znak v Severní Americe (Smith & Montgomerie, 1991). Nedávno bylo popsáno, že u severoamerických vlaštovek je hlavním znakem korelovaným s párováním a sezónním reprodukčním úspěchem právě ventrální zbarvení, nikoliv délka rýdovacích per (Safran & McGraw, 2004; Safran et al., 2005). Experimentální manipulace se samčím zbarvením demonstrovaly, že jedinci používají tento znak k odhadu úspěšnosti samce (Safran et al., 2005).

### 1.5.3 Hnízdní parazitismus u vlaštovky

Mezi vlaštovkami, které patří mezi druhy s altriciálními mláďaty, je intraspecifický parazitismus poměrně rozšířený (až 16,5% z 261 hnízd, dokumentace na základě pozorování, nikoli na základě molekulárních dat) a jeho výskyt roste s početností kolonie (Møller, 1987a). Klazení parazitických vajec se odehrává během období snášení hostitelské samice nebo ihned po tomto období (Møller, 1987a). V této periodě akceptuje hostitelská samice přidaná vejce (Møller, 1987; Turner, 1994). Pokud je vejce sneseno před samotnou dobou klazení hostitelské samice, je vejce odmítnuto a vyhozeno z hnízda, popř. je celé hnízdo opuštěno (Møller, 1987a). Z tohoto důvodu jsou vejce preferenčně kladena do obsazených hnízd, s již rozesnášenými vejci, což může sloužit jako indikátor aktivní snůšky (Møller, 1989a).

Parazitická vejce jsou často kladena do hnízd sousedních samic. Parazitická samice může hnízdo v těsné blízkosti lépe monitorovat a načasovat tak své klazení podle odletu hostitelské samice (Fujita & Higuchi, 2007). Poněvadž je parazitování vlastního hnízda pro hostitelskou samici nevýhodné z hlediska zvýšených nároků na inkubaci a krmení mláďat, snaží se samice takovému chování vyhnout. Oba členové páru své hnízdo hlídají, ale zároveň jsou nuceni k občasným odletům za potravou (Møller, 1987a). Některé studie dokumentují u vlaštovek preferenci takových hnízdních míst, která jsou schovaná před sousedními páry, např. na druhé straně trámu než se nachází sousední hnízdo (Fujita & Higuchi, 2007). Takové chování může snížit riziko CBP (Fujita & Higuchi, 2007). Zajímavá je možnost, že parazit a hostitel jsou si příbuzní, tak jak bylo dokumentováno u některých jiných druhů (Andersson & Åhlund, 2000; Andersson, 2001). Že příbuznost jedinců může u vlaštovek hrát roli v reprodukčních rozhodnutích je demonstrováno v případě EPP (viz Kleven et al., 2005).

Hnízdní parazitismus je dokumentovaný také u jiných poddruhů vlaštovek, jako je např. vlaštovka skalní (*Hirundo pyrrhonota*), u které bylo pozorováno, že samice nosí svá vejce pomocí zobáku do jiných hnízd v určité vzdálenosti od svého hnízda (Brown & Brown, 1988, 1996), vlaštovka stromová (*Tachycineta bicolor*, Lombardo, 1988) nebo jihoafrická vlaštovka pospolitá (*Hirundo spilodera*, Earle, 1986). U severoamerického poddruhu (*Hirundo rustica erythrogaster*) se však zdá, že hnízdní parazitismus chybí (Shield & Crook, 1987).

## 1.6 Cíle práce

- (1) Stanovení míry mimopárových paternit izolované populace vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) s využitím mikrosatelitových markerů.
- (2) Určení otců mimopárových mláďat a stanovení příspěvku EPP k potenciální síle pohlavního výběru (variabilitě v reprodukčním úspěchu samců).
- (3) Ověření vztahu mezi samčím reprodukčním úspěchem a ornamentací, srovnání fenotypů podvedených a podvádějících samců.
- (4) Vyhodnocení manipulativního experimentu s délkou rýdovacích per (tradičně diskutovaný ornament evropských populací vlaštovek) na reprodukční úspěch samce.
- (5) Stanovení míry vnitrodruhového hnízdního parazitismu pomocí mikrosatelitových markerů.

## 2. METODIKA

### 2.1 Výzkumné lokality

Terénní práce probíhaly v jižních Čechách, v blízkosti CHKO Třeboňsko, na dvou izolovaných lokalitách: Lomnice nad Lužnicí – Šaloun (49°4'7.762"N, 14°42'36.521"E) a Lužnice (49°3'25.288"N, 14°46'10.82"E), okres Jindřichův Hradec, Česká republika. Na obou lokalitách se nacházejí zemědělské usedlosti, ve kterých vlaštovky hnízdí, a které umožňují odchycení hnízdících jedinců. Díky izolaci těchto lokalit bylo možné identifikovat otce mláďat.

### 2.2 Odchyty

Odchyty vlaštovek byly prováděny v roce 2010, během celé hnízdní sezóny, od května do července v několika odchytových akcích. Dospělí jedinci byli systematicky chytáni do nárazových sítí umístěných před hlavním vchodem do hospodářské budovy, popřípadě uvnitř budovy, v blízkosti hnízda. Všichni jedinci byli značeni hliníkovým kroužkem s identifikačním kódem Národního muzea v Praze, samci byli navíc značeni kombinací barevných kroužků k pozdějšímu zjištění sociálních partnerů na jednotlivých hnízdech. Sledování barevných kroužků bylo prováděno dalekohledem, případně fotoaparátem, u hnízd s vyhlíhlými mláďaty, která daný samec v pravidelných intervalech krmil (Obr. 3).

Odchycena byla v průběhu sezóny většina hnízdících jedinců. Samice byly po okroužkování, změření základních morfometrických údajů a následném odběru krve vypouštěny, samci byli přeneseni ve speciálních plátěných prodyšných sáčkách do improvizované laboratoře v těsné blízkosti odchytové lokality, kde byli následně morfometricky měřeni, popřípadě manipulováni a byl proveden odběr krve.

Mláďata byla chytána na hnízdě, ve stáří od 5 do 14 dní. V této době jsou již mláďata vhodná pro kroužkování, ale nejsou schopná letu. Všechna mláďata byla z hnízda opatrně vybrána, umístěna do plátěného sáčku, určeného pro přenos z hnízda, a okroužkována hliníkovým kroužkem. Pro pozdější analýzu paternit byla odebrána krev, poté byla mláďata vrácena do hnízda. Po dobu manipulace s mláďaty bylo hnízdo zakryté látkou, aby dospělí jedinci nevnímali hnízdo jako prázdné či predované.



Obr. 3: Odečítání barevných kroužků při krmení sociálního samce na daném hnízdě, foto Martina Soudková



## 2.3 Měření

Po skončení odchytů byli jedinci morfometricky měřeni – hmotnost byla stanovena pomocí digitální váhy (Pesola, MS500, 0-500g, d = 0,1g), byla změřena délka křídla (pravítko se zarážkou s přesností 0,1 cm), délka tarsu (digitální posuvné měřítko o rozsahu 0 – 150 mm, rozlišení 0,01 cm, chyba  $\pm 0,03$  mm), délka pravého a levého krajního rýdovacího pera (měřítko se zarážkou k přesnému určení báze pera). Dále byly pomocí digitálního posuvného měřítka měřeny rozměry hlavy, a sice maximální výška, šířka a délka hlavy včetně zobáku pro pozdější výpočet objemu mozku (Møller, 2010, viz níže). Každé měření jednotlivých veličin bylo prováděno vždy jen jedním člověkem, aby se zabránilo zkreslení dat rozdílnou chybou měření.

Samci byli fotografováni za standartních podmínek digitálním fotoaparátem Nikon D40 na pozadí šedé tabulky Kodak, s přiloženým měřítkem o milimetrové přesnosti. Fotografována byla hrud' se skvrnou na hrdle a svrchní strana ocasních per roztažených do vějíře tak, aby byly viditelné bílé skvrny na všech pěti rýdovacích perech a bylo možno změřit jejich plochu (Obr. 4)

Dále bylo samcům odebráno několik per (6-10) z červeného hrdla pro pozdější analýzu barevnosti pomocí spektrometru (Quesada & Senar, 2006). Pera byla uložena do uzavíratelných igelitových sáčků, které byly do doby analýzy uchovávány na tmavém, suchém místě, bez přístupu světla.

Obr. 4: Bílé skvrny na svrchní straně ocasu, foto: Martina Soudková



## 2.4 Experimentální design

Cílem manipulativního experimentu bylo sledování změny reprodukčního úspěchu samce v závislosti na změně velikosti jeho ornamentu, a sice délky rýdovacích per. U náhodně vybrané poloviny odchycených samců bylo provedeno zastřížení konců obou rýdovacích per o 2 cm. Druhá polovina samců sloužila jako kontrolní skupina. Zkracování bylo prováděno v období mezi 1. a 2. hnízděním, což umožňuje porovnat reprodukční úspěch samce před a po manipulaci. Předpokládá se, že takovéto zkrácení ocasu by mělo snížit atraktivitu samce (Møller, 1988) a zároveň ovlivnit jeho letové schopnosti – zhoršit schopnost manévrování (Evans, 1998; Buchnan & Evans, 2000). V důsledku toho by se měla snížit i celková kondice daného jedince, protože zhoršené manévrovací schopnosti zapříčiní těžší dosažitelnost potravy.

Zkrácení ocasu může mít vliv i na reprodukční úspěch samce, a to na dvou úrovních: (1) snížená atraktivita pro samice – samec obdrží méně EPC, (2) snížená kondice, která může vést k menší pravděpodobnosti úspěšné fertilizace – samec bude mít obecně méně mlád'at, jak EPY, tak vlastních.

## 2.5 Vyhodnocování naměřených dat

### 2.5.1 Vyhodnocování velikosti ornamentu

Jako velikost ornamentu byla použita celková délka ocasu, tedy průměr naměřených hodnot délky obou rýdovacích per, jejich symetrie (rozdíl délky pravého a levého rýdovacího pera dělený součtem délek obou per) a celková velikost plochy bílých skvrn na svrchní straně ocasu, bráno jako součet obsahů všech pěti skvrn. Plocha byla měřena pomocí programu AutoCad 2010, který byl kalibrován podle měřítka na fotografiích. Pro vyjádření variability naměřených hodnot byl použit koeficient variance CV (Sokal & Rohlf, 1981), spočítaný podle vzorce  $CV = \frac{SD}{x}$  (kde SD = směrodatná odchylka, x = aritmetický průměr naměřených hodnot).

## 2.5.2. Vyhodnocování zbarvení

K určení zbarvení odebraného peří z hrdelní skvrny byl použit spektrometr Avantes Avaspec 2048 se světelným zdrojem Avalight XE, umožňující objektivní hodnocení barvy bez opomenutí UV spektra. Před každým samotným měřením byly spektrometrem načteny 2 standardy – tmavý s minimální odrazivostí a bílý s maximální odrazivostí. Peříčka byla měřena připevněná k podkladu izolační páskou, a to navrstvená na sebe tak, aby utvářela souvislou barevnou plochu. Opakovaným přikládáním sondy pod fixním úhlem 45°, vždy do vzdálenosti zhruba 2cm od měřených peříček, byly získány spektrální křivky z celkem 6 měření (3x z pravé strany a 3x z levé strany). Tato měření byla následně použita pro výpočet průměrné odrazivosti v jednotlivých intervalech vlnových délek, z nichž se dále počítaly samotné komponenty barvy, a sice tón (hue, H), jas (brightness, B) a sytost (saturation, S, viz Obr. 5). K výpočtu těchto popisných hodnot byly použity následovné vzorce (Endler, 1990; Andersson & Prager, 2006):

$$H = \arctan \left[ \frac{(B_y - B_b)/B_t}{(B_r - B_g)/B_t} \right]$$

$$S = \sqrt{(B_r - B_g)^2 + (B_y - B_b)^2}$$

$$B = \sum_{\lambda_{320}}^{\lambda_{700}} R_i/n_w$$

Kde:  $B_t$  ... celkový jas (v rozsahu 320-700 nm)

$B_b$  ... jas v rozsahu modrého světla (400-475 nm)

$B_g$ ... jas v rozsahu zeleného světla (475-550 nm)

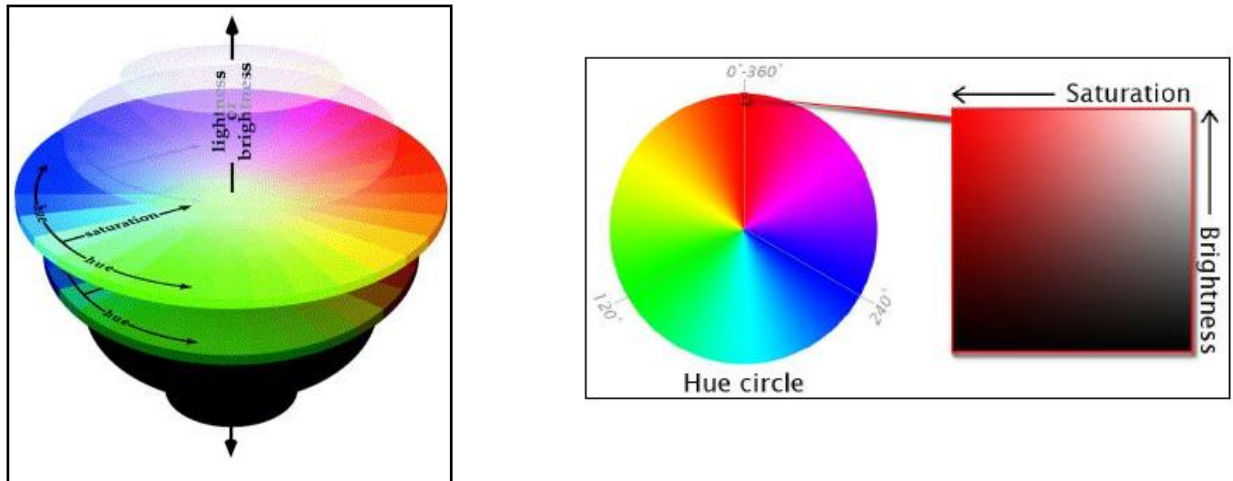
$B_y$ ... jas v rozsahu žlutého světla (550-625 nm)

$B_r$ ... jas v rozsahu červeného světla (625-700 nm)

$R_i$ ... odrazivost v dané vlnové délce

$n_w$  ... počet intervalů vlnové délky použitých k výpočtu celkového jasu

Obr. 5: HSB model – Hue = barevný tón, odstín, nabývá hodnot od 0-360° (0° představuje červené spektrum – čím nižší hodnota hue, tím červenější tón), Saturation = sytost barvy, její čistota, množství šedi v poměru k odstínu (0% znamená šedou barvu, 100% znamená plně sytou barvu), Brightness = jas barvy, její relativní světlost, popř. tmavost (0% znamená černou barvu, 100% představuje bílou barvu), Převzato z Lotto & Purves, 2002.



### 2.5.3 Stanovení variability v reprodukčním úspěchu

Ke stanovení efektu mimopárových paternit na rozdílnost v reprodukčním úspěchu samců byl použit tento vzorec (Lebigre et al., 2012):

$$Var = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2$$

(n = počet pozorování, x = hodnota fitness daného jedince (počet mláďat) a  $\mu$  = průměrná hodnota fitness všech jedinců)

Dále byla počítána standardizovaná variance v reprodukčním úspěchu, která odpovídá maximální příležitosti pro selekci (I):

$$I = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2}{\mu^2}$$

Pokud by žádní samci neobdrželi mimopárové fertilizace, byl by reprodukční úspěch samců stejný jako reprodukční úspěch samic. U druhů s EPP však taková hodnota vyjadřuje pouze zdánlivý reprodukční úspěch, tedy počet mláďat, která má daný samec, popřípadě samice ve svém sociálním hnízdě. Skutečný reprodukční úspěch spočívá v počtu mláďat, která daný jedinec skutečně zplodil a která se dožila věku 10 dní (tedy součet jeho vlastních mláďat v sociálním hnízdě a mláďat, která tento samec zplodil mimopárově, popřípadě která daná samice zplodila paraziticky). Právě rozdíl mezi zdánlivým a skutečným reprodukčním úspěchem vyjadřuje míru rozdílnosti v reprodukčním úspěchu mezi jedinci. Celkový reprodukční úspěch samce (T) byl definován jako počet mláďat zplozených daným samcem v určitém období. Skládá se tedy ze dvou komponent: (1) počet mláďat, která samec zplodil ve svém vlastním sociálním hnízdě (W) a (2) počet mláďat, která samec zplodil mimopárově (E). Celkový reprodukční úspěch pro každého jedince byl tedy počítán podle vzorce  $T = W + E$  (Webster et al., 1995).

#### 2.5.4 Výpočet objemu hlavy

Objem hlavy u každého samce byl ustanoven podle vzorce na výpočet objemu elipsoidu  $V = \frac{4}{3}\pi \cdot a \cdot b \cdot c$ , přičemž 3 proměnné veličiny byly naměřené hodnoty: výška hlavy, šířka hlavy a délka hlavy po odečtení délky zobáku. Předěšlé studie ukazují, že takové měření objemu hlavy je spolehlivým korelátem objemu mozku u mnoha druhů ptáků (Iwaniuk & Nelson, 2002), včetně vlaštovky obecné (Møller, 2010).

#### 2.5.5 Stanovení hnízdní synchronie

Za předpokladu, že kopulační chování může být ovlivněno také hnízdní synchronií, byl pro každé hnízdo vypočten index synchronie (SI – breeding synchrony index, Kempnaers, 1993), na základě vzorce  $SI = \frac{F}{t}$  (kde F = počet fertálních samic na dané lokalitě v dané době, t = počet dní fertility dané samice). Fertální perioda je definována jako perioda začínající 5 dní před kladením prvního vejce a končící v den kladení předposledního vejce. Tento index nabývá hodnot od 0% (fertilita samic je zcela bez překryvu) do 100% (plně synchronní populace).



## 2.6 Genotypizace vzorků

Malé množství krve (2-25  $\mu$ l) bylo sterilní inzulinovou injekční stříkačkou odebráno všem jedincům z pravé nebo levé žíly pod křídlem (*vena cutanea ulnaris*) a uchováno v 96% ethanolu při teplotě  $-20^{\circ}\text{C}$ . Z těchto vzorků byla později pomocí komerčně dodávaného kitu DNeasy® TissueKit (Qiagen, Hilden, Germany), podle daného protokolu, extrahována a purifikována DNA. Pro analýzu paternit bylo použito 6 vysoce polymorfních, fluorescenčně značených mikrosatelitových lokusů – Hir6, Hir10, Hir15, Hir20, Hir22, které byly smíchány do jedné multiplex reakce (Tsyusko et al., 2007) a HrU10 (Primer et al., 1996). Výběr barev byl promyšlen tak, aby se jednotlivé lokusy v dané barvě nepřekrývaly, a tak mohly být amplifikovány dohromady.

Jednotlivé lokusy byly amplifikovány pomocí PCR reakce za použití Multiplex PCR Master Mixu (Qiagen, Hilden, Germany). Ke každé reakci byly přidány značené „forward“ a neznačené „reverse“ primery v různých koncentracích, dále ddH<sub>2</sub>O a vyizolovaná DNA (viz Tab. 2 a 3). Proces byl zahájen počáteční fází denaturace při  $95^{\circ}\text{C}$  (15 min), poté následovalo 35 cyklů zahájených procesem denaturace  $94^{\circ}\text{C}$  (30s), následovaných annealingovou teplotou  $56^{\circ}\text{C}$  (90s) a extenzí při teplotě  $72^{\circ}\text{C}$  (60s). Reakce byla zakončena finální extenzí při  $60^{\circ}\text{C}$  (30 min).

Produkty PCR byly smíchány dohromady – 0,6  $\mu$ l Multiplexu (Hir6, Hir10, Hir15, Hir20, Hir22) a 1,2  $\mu$ l HrU10, a analyzovány fragmentační analýzou. Jako velikostní standard byl použit LIZ500 Size Standard (Applied Biosystems, Foster City, CA). Jedná se o směs fragmentů o známé délce, která umožňuje přepočítání rychlosti elektroforetické migrace na délku jednotlivých fragmentů. Pro přípravu vzorku na fragmentační analýzu bylo k směsi PCR produktů přidáno 12  $\mu$ l formamidu a 0,3  $\mu$ l velikostního standardu. Před samotnou fragmentační analýzou byla tato směs po dobu 5 minut denaturována při teplotě  $95^{\circ}\text{C}$  a následně rychle ochlazená na ledu. Výstupy ze sekvenátoru byly analyzovány počítačovým softwarem GeneMarker V1.70, který umožňuje odečíst jednotlivé genotypy zvířat. Hranice jednotlivých alel pro každý mikrosatelitový lokus byly stanoveny pomocí programu FlexiBin. U homozygotních jedinců byla provedena kontrola výsledků, aby se zamezilo chybám spojených s nepřechtenými alelami. Pokud se u některých vzorků neamplifikovaly všechny lokusy, byla opakována PCR s větším množstvím DNA.

Tab. 2: Koncentrace pro primer HrU10. Jako PCR buffer byl použit Multiplex Master Mix PCR (Qiagen).

|                   | Reaction<br>( $\mu$ l) |  | Primer<br>conc. | Stock |    | Final<br>conc. | Dilution<br>(x) |
|-------------------|------------------------|--|-----------------|-------|----|----------------|-----------------|
|                   | 1                      |  |                 |       |    |                |                 |
| <b>PCR buffer</b> | 5                      |  |                 | 10    | x  | 5              | 2               |
| <b>HrU10-F</b>    | 0,5                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,5            | 20              |
| <b>HrU10-R</b>    | 0,5                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,5            | 20              |
| <b>dd H2O</b>     | 3                      |  |                 |       |    |                |                 |
|                   | <b>9</b>               |  |                 |       |    |                |                 |
| <b>DNA</b>        | <b>1</b>               |  |                 |       |    |                |                 |
| Volume            | 10                     |  |                 |       |    |                |                 |

Tab. 3: Koncentrace pro jednotlivé primery Hir15, Hir10, Hir20, Hir22 a Hir6. Jako PCR buffer byl použit Multiplex Master Mix PCR (Qiagen).

|                   | Reaction<br>( $\mu$ l) |  | Primer<br>conc. | Stock |    | Final<br>conc. | Dilution<br>(x) |
|-------------------|------------------------|--|-----------------|-------|----|----------------|-----------------|
|                   | 1                      |  |                 |       |    |                |                 |
| <b>PCR buffer</b> | 5                      |  |                 | 10    | x  | 5              | 2               |
| <b>Hir15 F</b>    | 0,15                   |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,15           | 66,67           |
| <b>Hir15R</b>     | 0,15                   |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,15           | 66,67           |
| <b>Hir10-F</b>    | 0,15                   |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,15           | 66,67           |
| <b>Hir10-R</b>    | 0,15                   |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,15           | 66,67           |
| <b>Hir20-F</b>    | 0,5                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,5            | 20              |
| <b>Hir20-R</b>    | 0,5                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,5            | 20              |
| <b>Hir22-F</b>    | 0,1                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,1            | 100             |
| <b>Hir22-R</b>    | 0,1                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,1            | 100             |
| <b>Hir6F</b>      | 0,2                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,2            | 50              |
| <b>Hir6R</b>      | 0,2                    |  | 10 $\mu$ M      | 10    | uM | 0,2            | 50              |
| <b>dd H2O</b>     | 1,8                    |  |                 |       |    |                |                 |
|                   | <b>9</b>               |  |                 |       |    |                |                 |
| <b>DNA</b>        | <b>1</b>               |  |                 |       |    |                |                 |
| Volume            | 10                     |  |                 |       |    |                |                 |



## 2.7 Analýza paternit

Analýza maternit a paternit byla prováděna pomocí programu Cervus 3.0, který byl použit ke stanovení frekvence alel, simulaci paternity a určení nejpravděpodobnějšího rodiče z populace. Analýza frekvence alel poskytuje údaje o počtu alel na daném lokusu, heterozygotnosti, odchylce od Hardy-Weinbergovy rovnováhy, odhadované frekvenci nulových alel a pravděpodobnosti, že genotyp daného mláděte bude kompatibilní s náhodně vybraným jedincem v dané populaci, který však není jeho rodič. Na základě výsledků této analýzy byl set použitých mikrosatelitových lokusů zhodnocen jako dostatečně polymorfni pro analýzu paternit. U žádného z analyzovaných lokusů navíc nebyla zjištěna vysoká frekvence nulových alel, která by omezovala jeho použitelnost v dalších analýzách. Obecné charakteristiky mikrosatelitových lokusů získané v Programu Cervus a GenePop jsou uvedeny v tabulce (Tab. 4, 5).

Tab. 4: Obecné charakteristiky mikrosatelitových lokusů – *P-value* = hodnota odchylky od HWE (pokud  $p < 0.05$ , pro daný lokus je méně heterozygotů než by odpovídalo HWE), *S.E.* = standard errors, *k* = počet alel, *F(Null)* = frekvence nulových alel.

| Locus  | P-value | S.E.   | k  | F (Null) |
|--------|---------|--------|----|----------|
| Hir 15 | 0.5923  | 0.0294 | 9  | 0.0297   |
| Hir 10 | 0.7336  | 0.0228 | 10 | -0.0054  |
| Hir 20 | 0.2629  | 0.0289 | 15 | -0.0001  |
| Hir 6  | 0.9974  | 0.0016 | 12 | -0.0296  |
| Hir 22 | 0.2473  | 0.0212 | 15 | 0.0053   |
| HrU 10 | 0.0000  | 0.0000 | 39 | 0.0278   |

Tab 5: Analýza frekvence alel – první hodnota udává pravděpodobnost, s jakou náhodně vybraného jedince nemohu určit jako prvního rodiče, druhá hodnota platí pro situaci, kdy známe jednoho z rodičů.

|   |              |
|---|--------------|
| Combined non-exclusion probability (firstparent):   | 0.0006677430 |
| Combined non-exclusion probability (second parent): | 0.0005087300 |

Algoritmus implementovaný v programu CERVUS pracuje pouze s genotypy jednotlivých jedinců a nebere v úvahu další informace, které mohou být z hlediska určování paternit relevantní a mohou výrazně zvýšit jejich věrohodnost (Walling et al., 2010). Z toho důvodu jsme rozdělili analýzu do několika kroků.

V prvním kroku byla provedena tzv. „Maternity analysis“, jejímž cílem bylo přiřadit ke každému mláděti jeho matku. Samice byly přiřazovány na základě delta statistiky (striktní kritérium), jejíž kritická hodnota byla odhadnuta na základě simulací. Daná samice byla považovaná za genetickou matku mláděte však i v případě, kdy hodnota delta nebyla signifikantní, ale genotyp nejlepší kandidátní matky byl plně kompatibilní s genotypem daného mláděte (u 2 mlád'at z 288 mohla být případná neshoda vysvětlena nulovými alelami), v dané populaci se nevyskytovala žádná další samice, jejíž genotyp by byl kompatibilní s daným mládětem a tato nejlepší kandidátní samice byla na základě delta statistiky určena signifikantně jako matka alespoň jednoho dalšího mláděte v daném hnízdě. Pokud nebyla splněna tato kritéria, dané mládě bylo považováno za parazitické nebo jako mládě s neurčenou matkou. Paternita takových mlád'at byla analyzována separátně v následujících krocích. Vzhledem k nízkým hodnotám nonexclusion probability pro prvního rodiče nepředpokládáme, že by byl náš dataset zatížen mlád'aty, která chybně nebyla určena jako parazitická.

V následujícím kroku jsme provedli tzv. „Paternity analysis“ pro mlád'ata, u nichž se podařilo v předchozí analýze určit jejich matku (viz výše). Ke každému mláděti byl přiřazen nejpravděpodobnější samčí genotyp. Tento samec byl považován za otce daného mláděte, pokud byly jejich genotypy plně kompatibilní (s výjimkou nekompatibilit, které mohou být zapříčiněné nulovými alelami u 3 mlád'at), a pokud hodnota delta statistiky (95%) byla pro tohoto samce signifikantní. V opačném případě byla paternita daného mláděte považována za neurčenou (v případě 15 mlád'at, tedy u 5.2%). Kritické hodnoty delta statistiky pro „Paternity analysis“ byly odhadnuty na základě simulací pro 10 000 mlád'at za předpokladu, že se v jednotlivých populacích vyskytuje 50 kandidátních samců, z nichž je 80% ovzorkováno. Frekvence genotypizačních chyb byla stanovena na 1%. Tato simulace byla provedena nezávisle pětkrát pro potvrzení konzistence výsledných kritických hodnot delta. Během simulací by genetický otec pro dané mládě správně přiřazen v 95% případů, pokud byla použita striktní hodnota delta statistiky, a v 96.5% případů pokud bylo použita relaxovaná hodnota delta statistiky. To naznačuje, že námi zvolený set markerů je dostatečně robustní pro analýzu paternit, za předpokladu známého genotypu matky jednotlivých mlád'at.

Nakonec byla provedena tzv. „Parent pair analysis“, jejímž cílem bylo najít nejméně pravděpodobnější rodiče pro parazitická mláďata, popřípadě pro mláďata z hnízda, ve které se nepodařilo v prvním kroku určit genetickou matku. Přiřazení nejméně pravděpodobnějších rodičů probíhalo na základě stejných kritérií jako v předchozích analýzách. Striktní hodnoty delta statistiky byly odhadnuty na základě simulací, jak bylo popsáno výše. Simulace pro „Parent pair analysis“ ukazují, že na rozdíl od „Paternity analysis“ je pravděpodobnost určení genetického rodiče o 20-30% vyšší u relaxovaného kritéria než u kritéria striktního (avšak za cenu výrazně vyšší frekvence chybných určení). Takové výsledky naznačují, že náš set markerů není dostatečně robustní pro tento typ analýzy a její sílu (úspěšnost určení genetického rodiče) by mohlo zvýšit přidání dalších mikrosatelitů.

## 2.8 Statistické metody

Vyhodnocování statistických dat bylo prováděno v programech R 2.13.1 (the R Foundation for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>) a STATISTICA 8 (Statsoft, Inc. 2007, <http://www.statsoft.com>). Nejčastěji byly použity zobecněné lineární modely (GLM –general linear models, Crawley, 2007) s binomickým nebo Poissonovým rozložením a logit-link funkcí. Pro všechny analýzy byly za signifikantní považovány hodnoty  $\alpha < 0.05$ . V případě overdispersion (reziduální variabilita je podstatně vyšší než stupně volnosti) bylo použito rozložení quasibinomické, popřípadě quasipoissonovo a k modelování počtů a poměrů byla použita F statistika.

Analýza byla vždy započata s využitím plného, maximálního modelu („full model“), jenž obsahoval všechny faktory a jejich interakce. Tento model je vždy také uveden (viz Forstmeier & Schielzeth, 2011). Následně byl aplikován tzv. postupný deleční test („step-wise deletion test“) a pomocí funkce drop1 byly postupně odstraňovány jednotlivé nesignifikantní proměnné až do vytvoření minimálního adekvátního modelu („minimal adequate model“), který obsahuje pouze průkazné proměnné (Crawley, 2007). Oprávněnost zjednodušení modelu byla testována  $\chi^2$ -testem v případě binomického rozložení a F-testem v případě rozložení quasibinomického. Vlastnosti minimálního adekvátního modelu byly graficky kontrolovány s využitím funkce plot(model). Jednotlivé vysvětlující proměnné byly testovány jako samostatné analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a danou vysvětlující proměnnou

srovnáním s nulovým modelem. Jiné modely testovaly efekt jednotlivých vysvětlujících proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

V programu STATISTICA 8 byla prováděna kontrola normality rozložení jednotlivých proměnných (Kolmogorov-Smirnov test), párové t-testy a klasické  $\chi^2$  testy. Pokud data nesplňovala podmínky normálního rozložení, byla logaritmicke transformována.

### 3. VÝSLEDKY

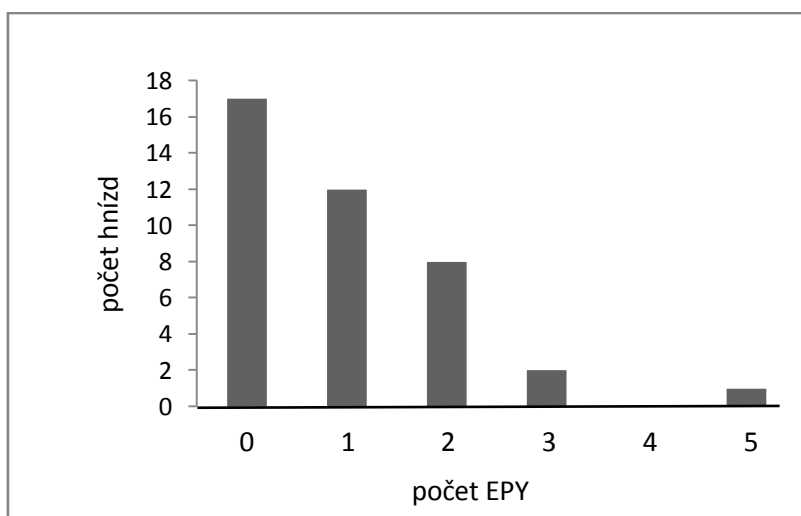
#### 3.1 Mimopárové paternity

V roce 2010 bylo nalezeno celkem 66 hnízd. Mimopárová mláďata byla identifikována ve 29 hnízdech (43.9%). V 1. hnízdění se jednalo o 51.21% hnízd s mimopárovými mláďaty, ve 2. hnízdění byla mimopárová mláďata detekována v 32% hnízd. Celkem se podařilo získat DNA z 268 mláďat, z čehož 46 mláďat bylo zplozeno mimopárově. V 1. hnízdění pocházelo 20% mláďat z mimopárových kopulací, ve 2. hnízdění potom 11.36% mláďat (viz Tab. 6). Tyto dvě hnízdění se mezi sebou v rámci jedné sezóny průkazně neliší v podílu hnízd s EPP ( $\chi^2$ -test, Chi = 2.33, df = 1, p = 0.127), ani v podílu mimopárových mláďat ( $\chi^2$ -test, Chi = 2.79, df = 1, p = 0.095). Mimopárová mláďata byla rozmístěna v hnízdech v počtu 0-5 mláďat na hnízdo (Obr. 6).

Tab. 6: Souhrnné poměry hnízd s EPP a mláďat, která byla v těchto hnízdech identifikována pro 1. a 2. hnízdění 2010 (EPY = mimopárová mláďata, extra-pair young, WPY = vnitropárová mláďata, within-pair young, parazit. = parazitická mláďata, NA = neidentifikovaná mláďata).

|             | hnízda | hnízda s EPP | mláďata | EPY | WPY | parazit. | NA |
|-------------|--------|--------------|---------|-----|-----|----------|----|
| 1. hnízdění | 41     | 21           | 180     | 36  | 131 | 7        | 9  |
| 2. hnízdění | 25     | 8            | 88      | 10  | 69  | 6        | 3  |
| celkem      | 66     | 29           | 268     | 46  | 200 | 13       | 12 |

Obr. 6: Distribuce EPY v hnízdech vlaštovky obecné (N = 40 hnízd).



### 3.2 Mimopárové paternity a variabilita v reprodukčním úspěchu samců

Skutečný reprodukční úspěch samce se v 1. hnízdění pohyboval v rozmezí 1-8 mlád'at ( $\bar{x} = 4.47 \pm 1.2$ , N = 36), v celkovém hnízdění v rozmezí 1-14 ( $\bar{x} = 4.82 \pm 1.4$ , N = 48). Zdánlivý reprodukční úspěch pro 1. hnízdění byl v rozmezí 1-6 mlád'at ( $\bar{x} = 4.42 \pm 1.1$ ), v celkovém hnízdění byl rozsah 2-6 mlád'at ( $\bar{x} = 4.79 \pm 1.4$ , N = 48).

Variabilita v reprodukčním úspěchu byla počítána pro spárované jedince v 1. hnízdění, tedy pro 36 samců a 36 samic. Dohromady samci zplodili 30 mimopárových mlád'at z celkového počtu 36 EPY, a to v počtu 0-5 mimopárových mlád'at ( $\bar{x} = 0.67 \pm 0.168$ , n = 36). Pro výpočet poměru skutečné a zdánlivé variance v reprodukčním úspěchu samců je nutné identifikovat mimopárové otce u co největšího počtu mlád'at (Freeman-Gallant et al., 2005). V naší studii byla míra určení genetického otce u mimopárových mlád'at poměrně vysoká (84.8%, viz též Tab. 23).

Variance v celkovém reprodukčním úspěchu byla 3.07x větší u samců než u samic, poměr skutečné a zdánlivé standardizované variance byl pro samce 3.2 (viz Tab. 7). Standardizovaná variance v reprodukčním úspěchu byla rozdělena na podíl variance plynoucí z vnitropárových paternit ( $W = 0.12$ ) a na podíl variance plynoucí z mimopárových paternit ( $E = 0.04$ ). K celkové rozdílnosti v reprodukčním úspěchu celkově přispívá především schopnost samce ubránit paternitu ve vlastním hnízdě. (viz Tab. 8).

Tab. 7: Příspěvek mimopárových fertilizací na příležitost pro sexuální selekci vyjádřená jako poměr skutečné a zdánlivé standardizované variance v reprodukčním úspěchu.

|        | $I$ (zdánliv.) | $I$ (skuteč.) | $I$ (skuteč.) / $I$ (zdánliv.) |
|--------|----------------|---------------|--------------------------------|
| samci  | 0.05           | 0.17          | <b>3.2</b>                     |
| samice | 0.05           | 0.06          | <b>1.2</b>                     |

Tab. 8: Standardizovaná variance v reprodukčním úspěchu, jež lze přičíst vnitropárovému ( $W$ ) a mimopárovému ( $E$ ) úspěchu a kovariance mezi nimi.

| Variance v reprodukčním úspěchu samců | celková variance (%) |
|---------------------------------------|----------------------|
| W                                     | 70.6                 |
| E                                     | 23.5                 |
| 2 x Cov (W,E)                         | 5.9                  |

## 3.3 Vliv fenotypu na reprodukční úspěch samce

### 3.3.1 Fenotypové znaky

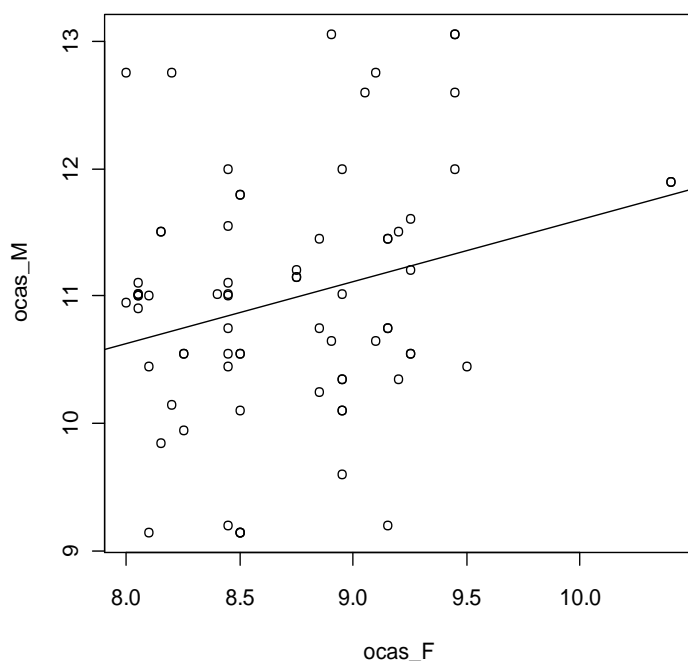
Obecné charakteristiky druhotných ornamentů samců a jejich fenotypových znaků pro rok 2010 jsou uvedeny v tabulce (Tab. 9). K těmto znakům byly přidány ještě dva faktory, které by mohly reprodukční úspěch samce ovlivnit, a sice načasování hnízdění daného hnízda a index hnízdění synchronie (SI). Průměrný počet fertálních dní samice byl  $9 \pm 1.8$  dní.

Do statistického hodnocení fenotypů byli zahrnuti samci, které se během roku 2010 podařilo odchytit, bez ohledu na to, zda měli svá hnízda či nikoliv. Vyřazeni byli samci s poškozenými rýdovacími pery (N = 63). Při zjišťování vztahu symetrie ocasu a délky rýdovacích per nebyl nalezen průkazný vztah ( $F_{1,62} = 0.1685$ ,  $p = 0.683$ , N = 63), stejně tak ani při zjišťování vztahu plochy bílých skvrn na ocase s celkovou délkou rýdovacích per ( $F_{1,62} = 0.15$ ,  $p = 0.7003$ , N = 63). Nalezen byl však vztah mezi délkou ocasu samce a délkou ocasu samice, která tvořila s daným samcem sociální pár (viz Obr. 7), což poukazuje na asortativní páření založeném na tomto znaku ( $F_{1,42} = 5.299$ ,  $p = 0.024$ , N = 43). Jak je ale z obrázku patrné, jeden bod leží v odlehle vzdálenosti od ostatních. Po odstranění této odlehle hodnoty nevychází vztah již zcela průkazně ( $F_{1,42} = 3.269$ ,  $p = 0.074$ , N = 42).

Tab. 9: Popisná charakteristika samčího fenotypu pro rok 2010, přidány jsou hodnoty načasování hnízdění a index synchronie (SI).

| proměnná              | průměr | minimum | maximum | CV    |
|-----------------------|--------|---------|---------|-------|
| hmotnost              | 17.60  | 16.30   | 19.60   | 3.80  |
| tarsus                | 1.12   | 1.05    | 1.19    | 2.67  |
| křídlo                | 12.40  | 12.00   | 12.80   | 1.69  |
| délka ocasu           | 11.02  | 8.95    | 13.05   | 7.16  |
| symetrie ocasu        | 0.02   | 0.00    | 0.89    | 90.90 |
| objem hlavy           | 19.44  | 17.20   | 23.00   | 1.69  |
| jas                   | 8.53   | 3.01    | 12.16   | 29.89 |
| syťost                | 20.83  | 11.08   | 53.56   | 27.36 |
| tón                   | 0.46   | 0.38    | 0.55    | 6.52  |
| plocha skvrn na ocase | 306.13 | 194.71  | 475.14  | 16.30 |
| načasování            | 38.47  | 1.00    | 103.00  | 1.50  |
| SI                    | 0.60   | 0.00    | 1.00    | 38.38 |

Obr. 7: Lineární vztah mezi délkou ocasu samce (ocas\_M) a délkou ocasu samice (ocas\_F), která s daným samcem tvořila sociální pár.



Při testování vztahu načasování hníždění sociálního hnízda daného samce s jeho nejdůležitějšími fenotypovými proměnnými nebyl prokázán žádný signifikantní vztah – jas ( $F_{1,42} = 0.238$ ,  $p = 0.628$ ,  $N = 43$ ), tón ( $F_{1,42} = 0.014$ ,  $p = 0.905$ ,  $N = 43$ ), objem hlavy ( $F_{1,42} = 0.129$ ,  $p = 0.722$ ,  $N = 43$ ), ocas ( $F_{1,42} = 0.016$ ,  $p = 0.902$ ). Proměnné jas a tón spolu na základě lineární regrese signifikantně korelují ( $F_{1,43} = 10.7$ ,  $p = 0.0020$ ,  $N = 43$ ).

Žádný vztah nebyl prokázán u fenotypových proměnných a tělesné hmotnosti jedince: ocas ( $F_{1,62} = 1.69$ ,  $p = 0.2$ ,  $N = 63$ ), objem hlavy ( $F_{1,62} = 1.236$ ,  $p = 0.272$ ,  $N = 63$ ), jas ( $F_{1,62} = 2.936$ ,  $p = 0.0934$ ,  $N = 63$ ), tón ( $F_{1,62} = 0.891$ ,  $p = 0.356$ ,  $N = 63$ ).



### 3.3.2 Ornament samce a jeho úspěch v mimopárových kopulacích

Při zjišťování vztahu, zda fenotyp samce vysvětluje variabilitu mezi samci ve schopnosti získat mimopárové paternity (komponenta E, viz výše) byl použit lineární zobecněný model (GLM) a F statistika. Testovalo se, zda se samci, kteří byli úspěšní v získání mimopárové partnerky, liší od samců, kteří úspěšní nebyli a nezplodili tudíž žádná mláďata mimopárově. Do statistického vyhodnocování byli zahrnuti samci z 1. hnízdění, kteří měli vlastní hnízdo (N = 36). V plném modelu nebyl nalezen žádný průkazný vztah mezi úspěšností v EPC a fenotypem samce (Tab. 10). Zjednodušení modelu vedlo k získání modelu nulového, žádný z měřených fenotypových znaků samců tedy nesouvisí se schopností získat mimopárovou partnerku.

Dále bylo testováno, zda počet mláďat, která samec zplodil mimopárově a počet hnízd, ve kterých tato mláďata zplodil, souvisí s jeho fenotypem. V 1. hnízdění byla mimopárová mláďata rozmístěna do 0-3 hnízd. K vyhodnocení vlivu fenotypu na počet hnízd, do kterých daný samec zanášel (neboli s kolika samicemi mimopárově kopuloval) byl použit GLM a F statistika. Výsledky plného modelu jsou uvedeny v Tab. 11., zjednodušení tohoto modelu nevedlo k žádné průkazné hodnotě. K vyhodnocení vztahu mezi fenotypem a počtem mláďat, která samec zplodil mimopárově, byl použit opět zobecněný lineární model (GLM) v kombinaci s F statistikou. V plném modelu se neprokázal žádný signifikantní vztah (Tab. 12), stejně tak ani v modelu nulovém.

Tab. 10: Vliv fenotypu samce na úspěch v EPC, plný model.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE      | F      | df | p      |
|-----------------------|----------|---------|--------|----|--------|
| hmotnost              | -0.1968  | 0.7414  | 0.1099 | 1  | 0.7920 |
| tarsus                | 14.3813  | 12.0303 | 2.2731 | 1  | 0.2410 |
| křídlo                | 1.8413   | 2.1151  | 1.2196 | 1  | 0.3910 |
| ocas                  | 0.1468   | 0.5204  | 0.1239 | 1  | 0.7800 |
| symetrie ocasu        | -43.9064 | 49.1996 | 1.7362 | 1  | 0.3790 |
| objem hlavy           | 0.2868   | 0.2935  | 1.5524 | 1  | 0.3360 |
| jas                   | -0.3478  | 0.2377  | 3.8973 | 1  | 0.2530 |
| sytost                | -0.0650  | 0.0925  | 0.8002 | 1  | 0.4870 |
| tón                   | -21.9274 | 14.1024 | 4.2738 | 1  | 0.2300 |
| plocha skvrn na ocase | 0.0066   | 0.0082  | 1.0346 | 1  | 0.4290 |
| načasování            | -0.0021  | 0.0200  | 1.0587 | 1  | 0.4050 |
| SI                    | -0.0237  | 0.8503  | 1.7421 | 1  | 0.3650 |

Tab. 11: Plný model vlivu fenotypu na počet hnízd, ve kterém měl daný samec EPY.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE      | F      | df | p      |
|-----------------------|----------|---------|--------|----|--------|
| hmotnost              | -0.4836  | 0.3917  | 1.3884 | 1  | 0.2482 |
| tarsus                | 10.9286  | 5.9054  | 2.1029 | 1  | 0.0899 |
| křídlo                | 1.3694   | 1.1140  | 1.3295 | 1  | 0.2583 |
| ocas                  | 0.1296   | 0.2265  | 0.2803 | 1  | 0.6005 |
| symetrie ocasu        | -4.6462  | 17.1133 | 0.0665 | 1  | 0.7983 |
| objem hlavy           | 0.0175   | 0.1414  | 0.0133 | 1  | 0.9089 |
| jas                   | 0.2273   | 0.1553  | 2.3895 | 1  | 0.1330 |
| sytost                | -0.0611  | 0.0470  | 1.8438 | 1  | 0.1849 |
| tón                   | -13.3201 | 6.8046  | 2.2361 | 1  | 0.0856 |
| plocha skvrn na ocase | 0.0029   | 0.0038  | 0.5024 | 1  | 0.4841 |
| načasování            | 0.0040   | 0.0121  | 0.0947 | 1  | 0.7604 |
| SI                    | -2.6806  | 1.2409  | 2.6410 | 1  | 0.0856 |

Tab. 12: Plný model vlivu fenotypu na počet mimopárových mláďat daného samce

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE      | F      | df | p      |
|-----------------------|----------|---------|--------|----|--------|
| hmotnost              | 0.4770   | 0.6193  | 0.8205 | 1  | 0.4490 |
| tarsus                | -0.3653  | 11.7468 | 0.0013 | 1  | 0.9750 |
| křídlo                | 2.1602   | 1.8895  | 1.9114 | 1  | 0.2640 |
| ocas                  | 0.2348   | 0.4989  | 0.3086 | 1  | 0.6420 |
| symetrie ocasu        | -8.1843  | 35.3168 | 0.0781 | 1  | 0.8190 |
| objem hlavy           | 0.2278   | 0.2974  | 0.8635 | 1  | 0.4510 |
| jas                   | 0.1145   | 0.2435  | 0.3034 | 1  | 0.6420 |
| sytost                | -0.0117  | 0.0809  | 0.0656 | 1  | 0.8300 |
| tón                   | -26.4909 | 15.4970 | 4.3019 | 1  | 0.1000 |
| plocha skvrn na ocase | 0.0029   | 0.0068  | 0.2571 | 1  | 0.6690 |

### 3.3.3 Ornament samce a vnitropárová paternita

Testován byl vztah mezi fenotypovými charakteristikami samce a poměrem mimopárových a párových mláďat v hnízdě. Do analýzy bylo zahrnuto 36 samců, kteří byli v 1. hníždění spárování. K vyhodnocení byl použit GLM a F statistika. Výsledky plného modelu naznačují, že nejvíce průkaznou hodnotou je tón, avšak i objem hlavy by mohl v tomto vztahu hrát roli (Tab.13). Jak ukazuje zjednodušený model, proměnná tón dosáhla po simplifikaci plného modelu průkazné hodnoty, proměnná objem hlavy zůstal těsně nad hranicí průkaznosti

(Tab.14). Minimální adekvátní model tedy obsahuje pouze jednu proměnnou – tón barvy, s průkaznou hodnotou  $p = 0.004$  (Tab.15). Méně mimopárových mláďat se vyskytuje v hnízdech samců s červenějším tónem zbarvení hrdla.

Tab. 13: Vliv fenotypu samce na podíl WPY/EPY v jeho vlastním hnízdě, plný model.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE      | F      | df | p             |
|-----------------------|----------|---------|--------|----|---------------|
| hmotnost              | -0.5608  | 0.4618  | 1.5908 | 1  | 0.2381        |
| tarsus                | 5.0432   | 8.7402  | 0.3508 | 1  | 0.5701        |
| křídlo                | 0.4836   | 1.4603  | 0.1143 | 1  | 0.7438        |
| ocas                  | 0.4374   | 0.5139  | 0.8411 | 1  | 0.4042        |
| symetrie ocasu        | -20.9946 | 23.0367 | 0.7674 | 1  | 0.3725        |
| objem hlavy           | 0.4266   | 0.1984  | 4.1040 | 1  | 0.0580        |
| jas                   | -0.1392  | 0.2598  | 0.3257 | 1  | 0.5967        |
| sytost                | 0.0751   | 0.1072  | 0.5910 | 1  | 0.4913        |
| tón                   | -22.1675 | 10.8017 | 5.7845 | 1  | <b>0.0434</b> |
| plocha skvrn na ocase | 0.0011   | 0.0060  | 0.0353 | 1  | 0.8563        |
| načasování            | 0.0832   | 0.0127  | 0.1236 | 1  | 0.6320        |
| SI                    | 0.1250   | 0.0356  | 0.3487 | 1  | 0.5410        |

Tab. 14: Výsledky zjednodušeného modelu pro vliv fenotypu na poměr WPY/EPY ve vlastním hnízdě daného samce.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | F      | df | p             |
|-----------------------|----------|--------|--------|----|---------------|
| tón                   | -20.2021 | 7.8313 | 6.0878 | 1  | <b>0.0152</b> |
| objem hlavy           | 0.2978   | 0.1469 | 4.5483 | 1  | 0.0519        |

Tab. 15: Výsledky minimálního adekvátního modelu pro vliv fenotypu na poměr WPY/EPY ve vlastním hnízdě daného samce.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE    | F      | df | p             |
|-----------------------|----------|-------|--------|----|---------------|
| tón                   | -25.988  | 8.447 | 10.986 | 1  | <b>0.0044</b> |

### 3.3.4 Srovnání charakteristik podváděných a podvádějících samců

Pro srovnání charakteristik samců, kteří přišli o paternitu a těch, kteří získali paternitu na jejich účet, bylo použito 17 hnízd z 1. hnízdění se smíšenou paternitou, u nichž byl identifikován sociální a mimopárový samec. Mimopároví samci byli určeni pro 39 z celkového počtu 46 mimopárových mláďat (84.8%). V analýze tvoří jednotku vždy pár sociální samec – mimopárový samec. Pokud současně zanašelo více mimopárových samců do

jednoho hnízda, byly jednotlivé sledované proměnné těchto samců zprůměrovány, tudíž je počet pozorování roven počtu sledovaných hnízd. K analýze byly použity párové t-testy, avšak žádná ze sledovaných hodnot nedosáhla průkazné hodnoty (Tab. 16).

Tab. 16: Výsledky párových testů při porovnávání charakteristik podváděných a podvádějících samců.

| proměnná    | mean ± SE         | mean ± SE           | t      | df | p     |
|-------------|-------------------|---------------------|--------|----|-------|
|             | podvedeného samce | podvádějícího samce |        |    |       |
| délka ocasu | 16.23 ± 21.17     | 16.44 ± 21.12       | -0.754 | 17 | 0.461 |
| objem hlavy | 24.37 ± 19.20     | 24.04 ± 19.24       | 0.529  | 17 | 0.603 |
| brightness  | 12.87 ± 22.10     | 13.31 ± 21.94       | -0.585 | 17 | 0.565 |
| hue         | 6.03 ± 19.00      | 6.04 ± 19.00        | -0.056 | 17 | 0.955 |

### 3.3.5 Fenotyp samce a jeho reprodukční úspěch

Pro stanovení vztahu mezi fenotypovými charakteristikami samců a jejich reprodukčním úspěchem bylo použito 62 hnízd. Analýza byla provedena na prvních hnízděních a pak pro celkový reprodukční úspěch v sezóně.

V 1. hnízdění bylo do statistického vyhodnocování fenotypu a reprodukčního úspěchu zahrnuto celkem 36 samců. Vztah závislé proměnné (počet mláďat zplozených daným samcem v 1. hnízdění, popř. počet mláďat přítomných v hnízdě) a vysvětlujících proměnných (fenotypové znaky daného samce) byl testován zobecněným lineárním modelem (GLM) a  $\chi^2$ -testem. Komplexní model zahrnující všechny proměnné je znázorněn jendak pro zdánlivý reprodukční úspěch (Tab. 17), a dále pro skutečný reprodukční úspěch (Tab. 18).

Při testování vztahu, zda fenotyp ovlivňuje zdánlivý reprodukční úspěch, nebyla žádná ze sledovaných proměnných průkazná (Tab. 17). Zjednodušení plného modelu vedlo k vytvoření modelu nulového. Naopak simplifikace modelu se skutečným reprodukčním úspěchem na minimální adekvátní model vedla k průkazným hodnotám u dvou proměnných, a sice jas ( $p = 0.0071$ ,  $N = 36$ ) a tón ( $p = 0.0046$ ,  $N = 36$ ), viz Tab. 19. Porovnání s nulovým modelem potvrdilo správnost našeho modelu ( $\Delta df = 2$ ,  $Chi = 13.14$ ,  $p = 0.0003$ ). Negativní vztah mezi hodnotami proměnných a reprodukčním úspěchem v 1. hnízdění je znázorněn na Obr. 8.

Tab. 17 : Plný model vlivu fenotypu na zdánlivý reprodukční úspěch samce v 1. hnízdění.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | Chi    | df | p      |
|-----------------------|----------|--------|--------|----|--------|
| hmotnost              | 0.0366   | 0.1235 | 0.722  | 1  | 0.4020 |
| tarsus                | 0.3393   | 2.1138 | 0.2126 | 1  | 0.6480 |
| křídlo                | 0.0599   | 0.3701 | 0.2166 | 1  | 0.6449 |
| ocas                  | -0.041   | 0.0935 | 1.5955 | 1  | 0.2160 |
| symetrie ocasu        | -1.2319  | 5.9713 | 0.3557 | 1  | 0.5552 |
| objem hlavy           | -0.0095  | 0.0478 | 0.3248 | 1  | 0.5729 |
| jas                   | -0.0006  | 0.0402 | 0.0024 | 1  | 0.9610 |
| sytost                | 0.0007   | 0.0136 | 0.0219 | 1  | 0.6887 |
| tón                   | -0.2946  | 2.0933 | 0.1635 | 1  | 0.8834 |
| plocha skvrn na ocase | 0.0006   | 0.0013 | 1.2859 | 1  | 0.2407 |

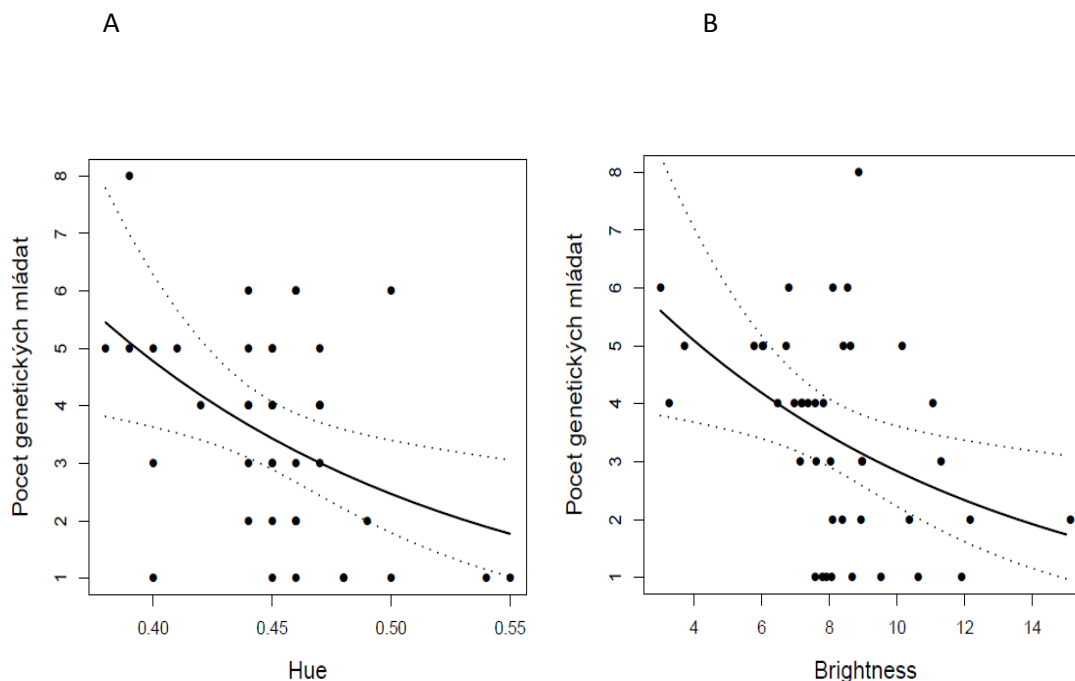
Tab. 18: Výsledky plného modelu. Testován byl vztah fenotypových proměnných na celkový reprodukční úspěch samce v 1. hnízdění

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | Chi    | df | p             |
|-----------------------|----------|--------|--------|----|---------------|
| hmotnost              | -0.0363  | 0.1385 | 0.0679 | 1  | 0.7961        |
| tarsus                | -1.5849  | 2.2298 | 0.4966 | 1  | 0.4863        |
| křídlo                | -0.0777  | 0.3911 | 0.0388 | 1  | 0.8450        |
| ocas                  | -0.0407  | 0.0919 | 0.1937 | 1  | 0.6629        |
| symetrie ocasu        | 5.5983   | 5.4019 | 1.0063 | 1  | 0.3236        |
| objem hlavy           | 0.0303   | 0.0539 | 0.3117 | 1  | 0.5806        |
| jas                   | -0.0956  | 0.0401 | 5.4818 | 1  | <b>0.0258</b> |
| sytost                | 0.0077   | 0.0139 | 0.2966 | 1  | 0.5899        |
| tón                   | -6.105   | 2.2893 | 7.2576 | 1  | <b>0.0113</b> |
| plocha skvrn na ocase | 0.0007   | 0.0014 | 0.2651 | 1  | 0.6103        |
| načasování            | -0.0034  | 0.0239 | 0.0071 | 1  | 0.6890        |
| SI                    | -1.2934  | 0.5634 | 0.2852 | 1  | 0.5400        |

Tab. 19: Výsledky minimálního adekvátního modelu pro testování vztahu ornamentů samce na jeho reprodukční úspěch v 1. hnízdění.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE      | Chi    | df | p             |
|-----------------------|----------|---------|--------|----|---------------|
| jas                   | -0.08774 | 0.03030 | 8.0573 | 1  | <b>0.0071</b> |
| tón                   | -6.09798 | 1.98671 | 9.0326 | 1  | <b>0.0046</b> |

Obr. 8: Vztahy mezi: A - hodnotami tónu = hue, B - hodnotami jasu = brightness na reprodukční úspěch samce v 1. hníždění. Nízké hodnoty tónu značí červenější zbarvení, nízké hodnoty jasu značí menší světlost barvy opeření.



### 3.3.6 Celkový sezónní reprodukční úspěch samců

Reprodukční úspěch samce v obou hnížděních byl počítán jako součet všech mláďat, která daný samec zplodil během hníždění sezóny 2010, bez ohledu na to, zda tento samec hníždil jednou nebo dvakrát. Rozdílnost v celkovém počtu mláďat byla tedy vyšší než v případě počítání s 1. hnížděním separátně. Do statistiky bylo zahrnuto celkem 48 samců. Samci zplodili od 1-14 mláďat za sezónu, v průměru tedy připadá  $4.92 \pm 0.38$  mláďat na jednoho samce. Testovalo se opět všech jedenáct fenotypových proměnných, pomocí GLM a F statistiky. Již v plném modelu vycházela naprosto signifikantně proměnná tón ( $p = 0.0006$ , viz Tab. 20), postupnou simplifikací se dosáhlo minimálního adekvátního modelu s průkaznou proměnnou tón ( $p = 0.0002$ ) a objem hlavy samce ( $p = 0.0419$ , viz Tab. 21). S vyšší hodnotou tónu, tedy se snižující se červeností ornamentu, klesá počet zplozených mláďat, zatímco s vyšším objemem hlavy počet mláďat stoupá. Lineární vztahy obou proměnných k celkovému počtu potomků jsou znázorněny na Obr. 11. Při porovnání našeho modelu s modelem nulovým se potvrdila správnost našeho modelu ( $\Delta df = 2$ ,  $F = 10.175$ ,  $p = 0.0002$ ).

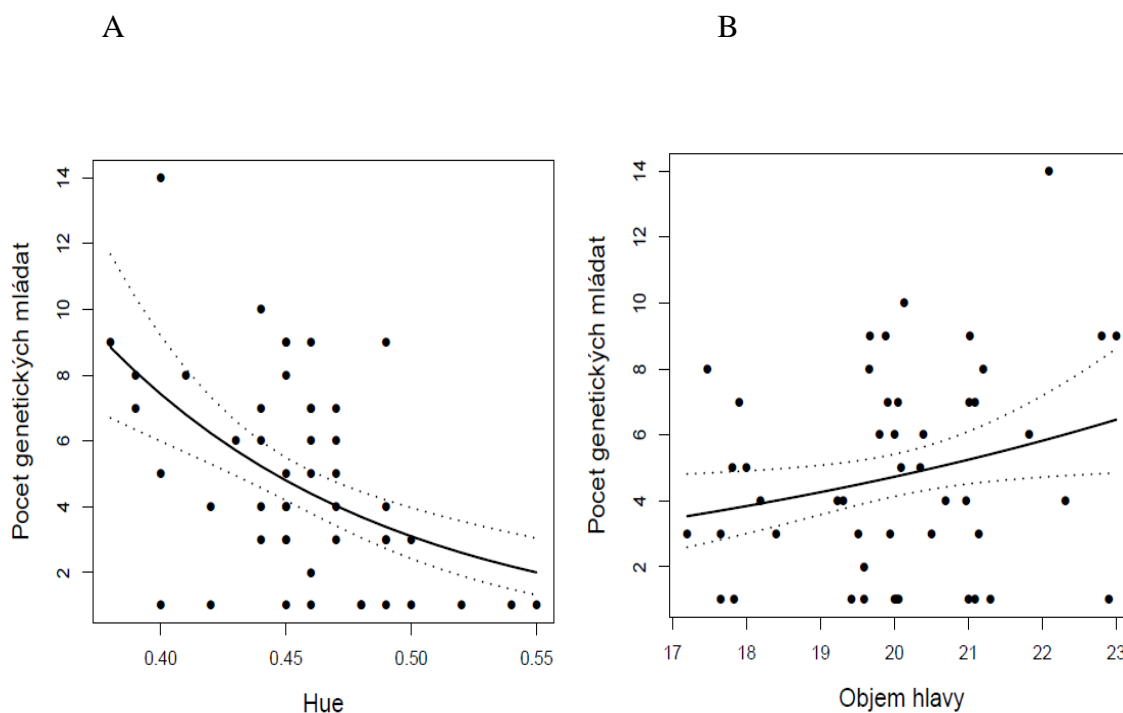
Tab. 20: Plný model vlivu fenotypu na celkový sezónní reprodukční úspěch samce

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | F       | df | p             |
|-----------------------|----------|--------|---------|----|---------------|
| hmotnost              | 0.0002   | 0.1373 | 0.0000  | 1  | 0.9991        |
| tarsus                | -2.2573  | 2.4706 | 0.7961  | 1  | 0.3780        |
| křídlo                | -0.2265  | 0.4561 | 0.2353  | 1  | 0.6305        |
| ocas                  | 0.1065   | 0.1067 | 0.9406  | 1  | 0.3384        |
| symetrie ocasu        | 1.1894   | 7.1846 | 0.0258  | 1  | 0.8732        |
| objem hlavy           | 0.1231   | 0.0666 | 3.2051  | 1  | 0.0815        |
| jas                   | 0.0668   | 0.0497 | 1.7823  | 1  | 0.1900        |
| sytost                | -0.0101  | 0.0183 | 0.2950  | 1  | 0.5902        |
| tón                   | -9.9916  | 2.3402 | 13.7714 | 1  | <b>0.0006</b> |
| plocha skvrn na ocase | 0.0010   | 0.0017 | 0.3157  | 1  | 0.5775        |
| načasování            | -0.0254  | 0.0168 | 0.2997  | 1  | 0.5866        |
| SI                    | -0.0899  | 0.4801 | 0.2206  | 1  | 0.6031        |

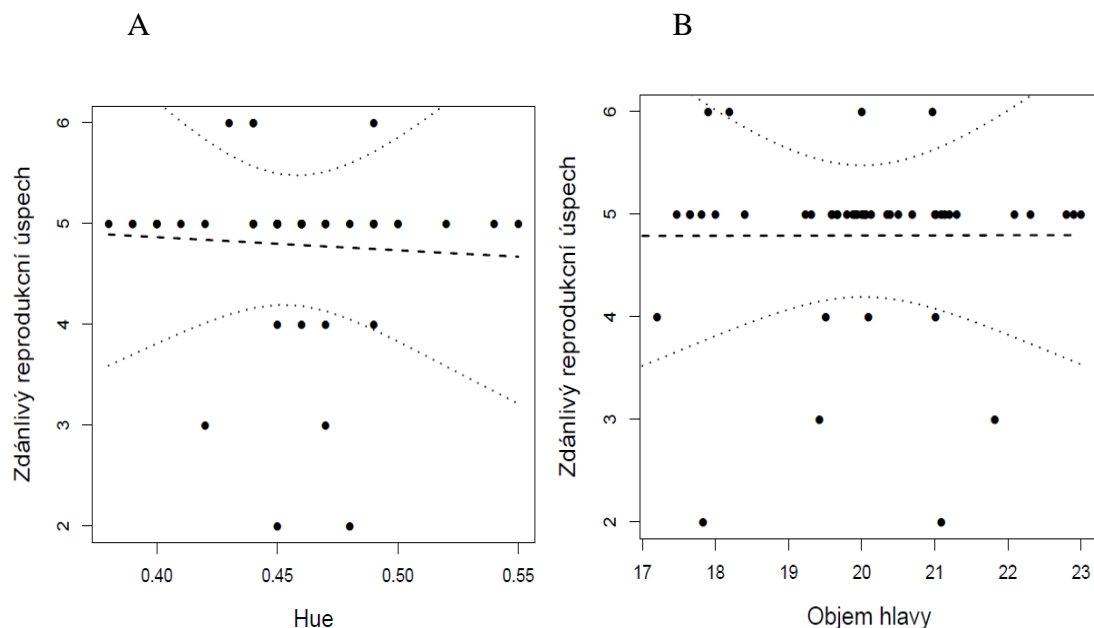
Tab. 21: Minimální adekvátní model vlivu fenotypu na celkový sezónní reprodukční úspěch samce

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | F      | df | p             |
|-----------------------|----------|--------|--------|----|---------------|
| tón                   | 0.1173   | 0.056  | 14.908 | 1  | <b>0.0002</b> |
| objem hlavy           | -8.8012  | 2.1805 | 3.972  | 1  | <b>0.0419</b> |

Obr. 9: Znárodnění negativního vztahu hodnoty tón = hue (A) a pozitivního vztahu objemu hlavy (B) na celkový reprodukční úspěch samce v celé sezóně.



Obr. 10: Vztah hodnoty tón = hue (A) a objemu hlavy (B) na zdánlivý reprodukční úspěch samce v celé sezóně



Dále se testoval vliv fenotypu na zdánlivý reprodukční úspěch (počet mládřat, která měl daný samec v hnízdě a která se dožila věku 10 dní). Výsledky plného modelu jsou v Tab. 22, zjednodušením modelu se dospělo k modelu nulovému. Výsledky hodnoty tón barvy a objem hlavy, které vycházely průkazně pro skutečný reprodukční úspěch, jsou pro srovnání znázorněny na Obr. 10.

Tab. 22: Plný model vlivu fenotypu na zdánlivý reprodukční úspěch v rámci celé sezóny.

| vysvětlující proměnná | Estimate | SE     | F      | df | p      |
|-----------------------|----------|--------|--------|----|--------|
| hmotnost              | 0.0173   | 0.1013 | 0.139  | 1  | 0.7114 |
| tarsus                | -0.9084  | 0.1045 | 1.0644 | 1  | 0.3089 |
| křídlo                | -0.0994  | 1.9756 | 0.4014 | 1  | 0.5303 |
| ocas                  | -0.0051  | 0.3524 | 0.0169 | 1  | 0.8971 |
| symetrie ocasu        | 1.2412   | 0.0887 | 0.2352 | 1  | 0.6306 |
| objem hlavy           | -0.0066  | 5.7046 | 0.0814 | 1  | 0.777  |
| jas                   | -0.006   | 0.0524 | 0.1188 | 1  | 0.7322 |
| sytost                | 0.0025   | 0.0139 | 0.1533 | 1  | 0.6977 |
| tón                   | -0.0766  | 2.0844 | 0.0068 | 1  | 0.9347 |
| plocha skvrn na ocase | 0.0002   | 0.0013 | 0.1989 | 1  | 0.6582 |



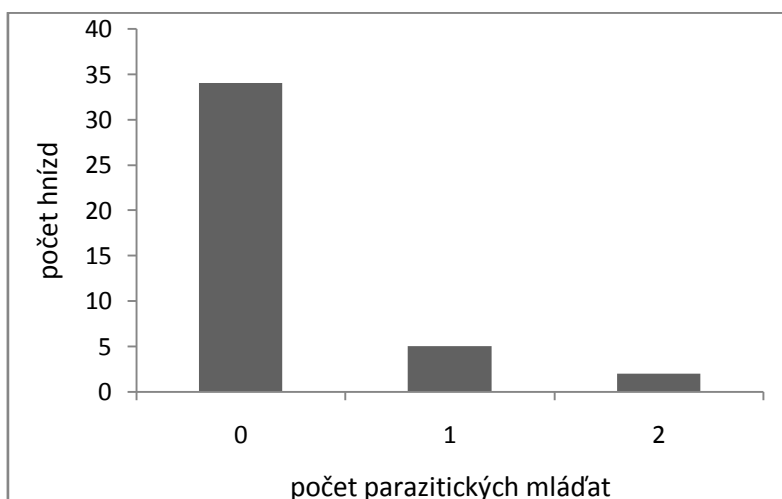
### 3.4 Efekt manipulace délky ocasních per na reprodukční úspěch samce

Efekt manipulace byl hodnocen pro samce, kteří zahrnili v 1. i v 2. hníždění (N = 18). Tito samci byli rozděleni do dvou skupin na základě toho, zda byli manipulováni či nikoliv. Pomocí  $\chi^2$ -testu se testovalo, zda se mezi těmito skupinami průkazně liší počet mlád'at zplozených v 1. a v 2. hníždění. Nebyl nalezen žádný signifikantní rozdíl, a to ani v počtu zplozených vnitropárových mlád'at ( $\chi^2$ -test, Chi = 0.03, df = 1, p = 0.8537), mimopárových mlád'at ( $\chi^2$ -test, Chi = 0.63, df = 1, p = 0.4285), ani v celkovém počtu zplozených mlád'at za dané hníždění ( $\chi^2$ -test, Chi = 0.00, df = 1, p = 0.9527). Zkrácení rýdovacích per tedy nevedlo k žádné průkazné změně v reprodukčním úspěchu samce.

### 3.5 Míra vnitrodruhového parazitismu

Celkem se v roce 2010 podařilo odhalit parazitismus ve 12 hnízdech z celkového počtu 66 hnízd (18%). V 1. hníždění se jednalo o 17% hnízd, ve kterém bylo nalezeno alespoň jedno parazitické mlád'at, v 2. hníždění bylo parazitismem poznamenáno 20% hnízd. Z celkového počtu 180 mlád'at v 1. hníždění se podařilo identifikovat 9 parazitických (5%), v 2. hníždění poté z 88 mlád'at bylo parazitických 5 (5.68%). Prokazatelně se mezi sebou 1. a 2. hníždění neliší ani v poměru hnízd s prokázaným parazitismem ( $\chi^2$ -test, Chi = 0.06, df = 1, p = 0.8041), ani v poměru parazitických mlád'at ( $\chi^2$ -test, Chi = 0.05, p = 0.8233). Parazitická mlád'ata byla v hnízdech rozmístěna v počtu 0-2 (Obr. 11)

Obr. 11 : Distribuce parazitických mlád'at v hostitelských hnízdech vlaštovky obecné v roce 2010.



## 4. DISKUZE

### 4.1 Mimopárové paternity, vnitrodruhový hnízdní parazitismus a jejich příspěvek k variabilitě v reprodukčním úspěchu

Variabilita v reprodukčním úspěchu mezi jednotlivými členy populace má potenciál utvářet hlavní evoluční procesy (Lebigre et al., 2012). Obzvláště variance ve fitness determinuje příležitost pro selekci na jakýkoliv znak (Arnold & Wade, 1984). Navzdory střední míře mimopárových paternit u vlaštovky obecné *H. rustica* (17.16% mlád'at v 43.9% hnízdech bylo mimopárových) v porovnání s ostatními sociálně monogamními pěvci (Griffith et al., 2002), bylo prokázáno, že mimopárové fertilizace značně zvyšují varianci v reprodukčním úspěchu samců, a tím pádem i sílu sexuální selekce. Protože se v této studii podařilo určit genetického otce u poměrně vysokého podílu mimopárových mlád'at (84.8%), není relativně vysoká hodnota poměru skutečného a zdánlivého reprodukčního úspěchu, která vyjadřuje příležitost pro sexuální selekci díky mimopárovým fertilizacím, pravděpodobně zapříčiněna umělým nadhodnocením variance ve skutečném reprodukčním úspěchu. Srovnání s ostatními druhy pěvců je v tabulce (Tab. 23). K celkové rozdílnosti v reprodukčním úspěchu přispívá především schopnost samce ochránit svou paternitu ve vlastním hnízdě. Pozitivní kovariance mezi variancí plynoucí z vnitropárových a mimopárových paternit naznačuje pozitivní vztah mezi těmito komponentami samčí fitness.

Variabilita v reprodukčním úspěchu může být obdobným způsobem ovlivněna také u samic, a sice díky vnitrodruhovému hnízdnímu parazitismu, který byl u vlaštovky obecné prokázán (4.8% parazitických mlád'at v 18% hnízd). Rozdíl ve varianci mezi skutečným a zdánlivým reprodukčním úspěchem se zdá být nepatrný. To může být však zapříčiněno nízkou úspěšností v identifikaci parazitických samic (58.3%), pravděpodobně z důvodu neodchycení těchto jedinců v roce 2010, popř. nedostatečně robustního setu molekulárních markerů pro takový typ analýzy. V následujících studiích na vlaštovce obecné bude snaha tyto nedostatky odstranit.

Tab. 23: Příspěvek EPF k příležitosti pro sexuální selekci, vyjádřené jako poměr skutečné a zdánlivé standardizované variance v reprodukčním úspěchu (\* - % hnízd s EPP).

| druh                             | I zdán.     | I skut.     | I skut./I zdán. | % EPY     | % určení EPY | zdroj                        |
|----------------------------------|-------------|-------------|-----------------|-----------|--------------|------------------------------|
| <i>Acrocephalus arundinaceus</i> | 1.00        | 1.02        | 1.0             | 3         | 100.0        | Hasselquist et al., 1995     |
| <i>Agelaius phoeniceus</i>       | 0.25        | 0.39        | 1.1             | 26        | 78.5         | Weatherhead & Boag, 1997     |
| <i>Agelaius phoeniceus</i>       | 0.34        | 0.49        | 1.4             | 25        | 60.0         | Webster et al., 1995         |
| <i>Agelaius phoeniceus</i>       | 0.25        | 0.39        | 1.6             | 28        | 93.0         | Gibbs et al., 1990           |
| <i>Carpodacus erythrinus</i>     | 0.12        | 0.40        | 3.3             | 18        | 73.0         | Albrecht et al., 2007        |
| <i>Carpodacus erythrinus</i>     | 0.07        | 0.23        | 3.4             | 32*       | 72.0         | Albrecht et al., 2009        |
| <i>Delichon urbica</i>           | 0.06        | 0.31        | 5.2             | 19        | 100.0        | Whittingham & Lifjeld, 1995  |
| <i>Dendroica caerulescens</i>    | 0.49        | 0.71        | 1.4             | 21        | 62.3         | Webster et al., 2001         |
| <i>Dendroica petechia</i>        | 0.04        | 0.53        | 13.3            | 59        | 35.4         | Yezerinac et al., 1995       |
| <i>Ficedula albicollis</i>       | 0.03        | 0.14        | 4.7             | 16        | 53.8         | Sheldon & Ellegren, 1999     |
| <i>Geothlypis trichas</i>        | 0.28        | 0.48        | 1.7             | 26        | 83.0         | Whittingham & Dunn, 2005     |
| <i>Hirundo r. erythrogaster</i>  | 0.07        | 0.53        | 8.0             | 31        | 100.0        | Kleven et al., 2006          |
| <b><i>Hirundo rustica</i></b>    | <b>0.05</b> | <b>0.17</b> | <b>3.2</b>      | <b>17</b> | <b>84.8</b>  | <b>tato studie</b>           |
| <i>Icterus galbula bullockii</i> | 0.07        | 0.17        | 2.4             | 32        | 44.6         | Richardson & Burke, 2001     |
| <i>Junco hyemalis</i>            | 0.55        | 0.72        | 1.3             | 28        | 54.7         | Whittingham & Dunn, 2005     |
| <i>Luscinia svecica svecica</i>  | 0.08        | 0.37        | 4.6             | 29        | 56.0         | Johnsen et al., 2002         |
| <i>Melospiza melodia</i>         | 1.25        | 1.37        | 1.1             | 28        | 99.0         | Lebigre et al., 2012         |
| <i>Parus caeruleus</i>           | 0.16        | 0.27        | 1.7             | 11        | 72.3         | Kempnaers et al., 1992       |
| <i>Passerculus sandwichensis</i> | 0.27        | 0.48        | 1.8             | 47        | 92.3         | Freeman-Gallant et al., 2005 |
| <i>Poecile atricapillus</i>      | 0.04        | 0.10        | 2.5             | 9         | 46.9         | Whittingham & Dunn, 2005     |
| <i>Progne subis</i>              | 0.05        | 0.33        | 6.6             | 19        | 53.8         | Wagner et al., 1996          |
| <i>Tachycineta bicolor</i>       | 0.09        | 0.99        | 11.0            | 52        | 47.2         | Kempnaers et al., 2001       |
| <i>Troglodytes aedon</i>         | 0.18        | 0.22        | 1.2             | 10        | 88.0         | Sheldon & Ellegren, 1999     |
| <i>Tyrannus tyrannus</i>         | 0.09        | 0.85        | 9.4             | 61*       | -            | Dolan et al., 2007           |
| <i>Wilsonia citrina</i>          | 0.18        | 0.46        | 2.6             | 27        | 54.7         | Stutchbury et al., 1997      |

## 4.2 Druhotné ornamenty samců

V kontrastu s předešlými studiemi na vlaštovce obecné (Møller, 1990, 1992) nebyl prokázán vztah mezi délkou ocasu s celkovou symetrií tohoto znaku. Délka ocasu nekorelovala ani s celkovou velikostí plochy bílých skvrn nacházejících se na konci rýdovacích per, ačkoliv i tento vztah byl dříve demonstrován (Kose & Møller, 1999). Rozdílné výsledky mohou být způsobeny odlišnou velikostí vzorku, na kterém byl daný vztah sledován. Zatímco zmiňovaná studie pracovala s vzorkem o velikosti 108 jedinců, tato studie ověřovala vztah u 63 samců. Svou roli však může hrát také rozdílnost mezi jednotlivými populacemi. Pozitivní vztah mezi délkou ocasu a plochou skvrn nemusí platit pro všechny populace vlaštovek. K potvrzení či

vyvrácení této myšlenky by bylo zapotřebí více studií jednotlivých evropských, popřípadě světových populací.

Délka rýdovacích per se jeví jako znak, na základě něhož se jedinci asortativně párují, což je v souladu s jinými studii (Møller, 1993b, 1994a). Tento vztah však může být zkreslený několika málo jedinci s délkou ocasu odchýlenou od průměrné délky ocasu v populaci. V naší studii byla tato možnost zohledněna a z analýzy byla odstraněna jedna samice s nadprůměrnou délkou rýdovacích per. Zatímco v rámci populace vychází vztah mezi délkou ocasu samice a délkou ocasu jejího sociálního partnera signifikantně ( $p = 0.024$ ), bez této samice už je daná souvislost nad hranicí průkaznosti ( $p = 0.074$ ). Je ale možné, že délka ocasu hraje roli při sociálním párování. Ve výběru partnera k mimopárovým kopulacím se však vztah délky rýdovacích per neprokázal, stejně tak ani v celkovém reprodukčním úspěchu samců.

### **4.3 Fenotypové znaky a jejich vliv na reprodukční úspěch samce**

U vlaštovky obecné byla už dříve objevena souvislost mezi reprodukčním úspěchem samců a jejich fenotypem (Møller, 1988a, 1993a,b, 1994a; Saino et al., 1997; Kose et al., 1999; Safran & McGraw, 2004). Zatímco se většina studií na evropském poddruhu zabývala pouze vztahem mezi délkou rýdovacích per a reprodukčním úspěchem samce, a z velké části našla pozitivní souvislost (Møller, 1988a, 1993a,b 1994a; Saino et al., 1997), na severoamerickém poddruhu se tato souvislost prokázat nepodařila (Safran & McGraw, 2004; Eikenaar et al., 2011). Naopak byl prokázán vztah mezi reprodukčním úspěchem a ventrálním zbarvením samců (Safran & McGraw, 2004). V této studii se obdobně potvrdil vztah mezi reprodukčním úspěchem samce a barevností jeho hrdelní skvrny. Původně se předpokládalo, že červené zbarvení hrdla u vlaštovky je způsobeno karotenoidy (Saino et al., 1999), avšak současnější studie prokázaly, že za tento typ zbarvení jsou zodpovědné melaninové pigmenty (McGraw et al., 2003). Přesto je daný typ ornamentu patrně kondičně závislý (Saino, 1999).

Zajímavým zjištěním je, že délka ocasu samců nehraje zřejmě žádnou roli v samičím výběru partnera, neboť samci s delšími ocasy nezískali žádné reprodukční výhody. Žádný vztah nebyl nalezen ve vnitropárových ani v mimopárových paternitách, ani v celkovém reprodukčním úspěchu. Dokonce ani manipulativní zkrácení délky obou rýdovacích per o 2cm mezi 1. a 2. hnížděním nevedlo k žádným změnám v reprodukčním úspěchu samců z manipulované skupiny oproti samcům ze skupiny kontrolní při porovnání obou hníždění.

Nesourodost s výsledky jiných studií na evropském poddruhu vlaštovky obecné může být způsobena faktem, že zatímco v této práci byl k analýzám paternit použit set variabilních mikrosatelitových lokusů, které umožnily identifikovat nejen mimopárová mláďata, ale také jejich genetické otce, v mnoha předešlých studiích dokumentujících daný vztah byl použit DNA fingerprinting a paternita byla stanovena jako počet mláďat zplozených samcem v jeho vlastním hnízdě. Touto metodou nelze určit mimopárové samce, a skutečný reprodukční úspěch, který byl v daných pracích porovnáván s ornamentem, může být tedy značně zkreslený. Údaje o mimopárových samcích chybí i ve většině pracích na severoamerickém poddruhu (Safran & McGraw, 2004). Přitom k pochopení, jak EPP přispívají k variabilitě v reprodukčním úspěchu samců, a jak samčí ornamente odrážejí fitness jejich nositele, je zcela zásadní odchycení a změření všech hnízdních jedinců a identifikace mimopárových samců. To se v této práci podařilo.

Jiným vysvětlením je odlišná síla sexuální selekce na tento typ druhotného pohlavního ornamentu u různých populací, respektive v různých přírodních podmínkách (Griffith et al., 1999). Výše zmiňované práce byly prováděné na dánské populaci vlaštovky (Møller, 1988a, 1993a,b 1994a). Podobně byla prokázána samičí preference pro velikost černé skvrny stejným autorem u vrabce domácího v dánské populaci (Møller 1987b; 1988b; 1989b), zatímco v populaci španělské nebyl tento vztah potvrzen (Veiga, 1993; Cordero et al., 1998) a v populaci britské byl dokonce tento vztah negativní (Griffith et al., 1999), jak již bylo zmíněno v úvodu. U lejska černočelého se vyskytuje bílá čelní skvrna, která je sexuálně selektovaná ve Španělsku, zatímco v norské populaci tento znak nesouvisí s párovacím úspěchem samců (Dale et al., 1999). Naopak se zdá, že samice z norské populace si vybírají na základě barvy peří, namísto velikosti bílé skvrny na čele (Saetre et al., 1995). Výsledky této studie tedy nejsou první, které by demonstrovaly rozdíly ve funkci sexuálních signálů mezi populacemi stejného druhu.

Z výsledků testování vztahu mezi fenotypem samce a jeho reprodukčním úspěchem vyplývá, že hlavní roli v tomto vztahu hraje tón a jasnost (tedy komponenty barevnosti hrdelní skvrny), vedlejší roli potom objem hlavy daného samce. Jak jasnost, tak tón vychází průkazně ve vztahu k počtu WPY ve vlastním hnízdě samce a v jeho celkovém reprodukčním úspěchu v 1. hnízdění. Tón souvisí průkazně s poměrem vnitropárových a mimopárových mláďat ve vlastním hnízdě daného samce (tedy čím nižší hodnota tónu, tím více má samec vlastních mláďat v hnízdě na úkor mimopárových, jinými slovy hraje tón roli v tom, zda samice bude danému samci nevěrná či nikoliv), dále s celkovým reprodukčním úspěchem, a to jak v 1., tak i v celkovém hnízdění. Tyto proměnné spolu vzájemně korelují (viz výsledky).

Objem hlavy by mohl souviset s poměrem WPY a EPY ve svém hnízdě, tedy s ochranou vlastních paternit, zcela přesvědčivě se však daný vztah v této studii prokázat nepodařilo. S objemem hlavy dále souvisí celkový sezónní reprodukční úspěch samce. Velikost objemu hlavy by měla spolehlivě odrážet velikost objemu mozku (Møller, 2010). Ze získaných hodnot je patrné, že tento fenotypový znak by mohl hrát určitou roli v ekologických a evolučních procesech, protože takové procesy jsou determinovány chováním a jednáním každého jedince (Dukas, 2004). U vlaštovky obecné byl studován vztah mezi velikostí hlavy a chováním. Bylo prokázáno, že samci s větší hlavou přilétají na hnízdní stanoviště prokazatelně dříve než samci s hlavou menší (Møller, 2010), což by mohlo vysvětlovat zvýšený reprodukční úspěch v závislosti na tomto znaku. V této práci však objem hlavy nesouvisel s načasováním hnízdění. Zmiňovaná studie dále demonstruje vztah mezi ochranou hnízda a velikostí hlavy u samic. Samice s větším objemem hlavy efektivněji a déle bránily hnízdo proti potenciálnímu predátorovi, oproti samicím s menším objemem hlavy (Møller, 2010). Moje práce je první, která byla schopna demonstrovat pozitivní vztah mezi velikostí hlavy a celkovým reprodukčním úspěchem samců, neboť jako jediná studie provedená na vlaštovce obecné, byla schopna identifikovat otce mimopárových mlád'at. Je možné, že stejně jako u samic hraje objem hlavy roli v ochraně vlastního hnízda, může hrát u samců objem hlavy roli v ochraně vlastních paternit. To naznačují výsledky testování podílu vnitropárových a mimopárových mlád'at v hnízdě daného samce s velikostí hlavy. Samci s větší hlavou měli ve vlastním hnízdě méně EPY v poměru ke svým vlastním mlád'atům ( $p = 0.052$ ), od toho se může odvíjet celkový reprodukční úspěch samce, který, jak se zdá, by také mohl s objemem hlavy souviset ( $p = 0.042$ ). Testování velikosti objemu hlavy ve vztahu k mimopárovým paternitám by do budoucna mohlo přinést zajímavé výsledky.

Zdá se, že největší význam ve výběru partnera hraje barevnost hrdelní skvrny u samců. Samci s jasnější a červenější melaninovou skvrnou měli větší reprodukční úspěch ve srovnání s méně jasnými a méně červenými samci. Bylo navrženo několik hypotéz snažících se najít vysvětlení pro to, jak může melanin signalizovat kvalitu jedince zahrnující hormonální (Buchanan et al., 2001) a sociální (McGraw, 2003; Dale & Mackillop, 2003) mechanismus nebo složení potravy (McGraw, 2003), avšak experimentálních testů, potvrzujících tyto myšlenky, je zatím jen několik (McGraw et al., 2005). V současné době víme o významu melaninových ornamentů v pohlavním výběru a o jejich výpovědní hodnotě mnohem méně než o karotenoidních ornamentech (McGraw, 2006). Důvodem jsou obtíže s analyzováním dlouhých melaninových polymerů (McGraw et al., 2005). Studie na poštolce obecné (*Falco tinnunculus*) dokazuje, že melaninový ornament je kondičně závislý znak (Piault et al., 2012).

Při experimentální manipulaci s velikostí snůšky měla mláďata z uměle zvětšené snůšky prokazatelně menší černý pruh na ocasních perech, než mláďata z uměle zmenšené snůšky (Piault et al., 2012). Počet mláďat v hnízdě hraje roli v jejich vývoji, neboť menšímu počtu se dostane větší pozornosti od rodičů a snižuje se tak okolní stres, který na daná mláďata během jejich vývoje působí (Piault et al., 2012).

Studie na severoamerickém poddruhu vlaštovky ukazují, že červená hrdelní skvrna je pohlavně dimorfní znak (samci mají větší a celkově barevnější skvrnu než samice) a zároveň je tento znak pod sexuální selekcí, neboť více barevní jedinci se asortativně párují a vychovávají více potomků ročně (Safran & McGraw, 2004). Jak již bylo řečeno, tato studie nebyla schopna identifikovat mimopárové samce a reprodukční úspěch tedy odráží pouze vnitropárové paternity. Z důvodu chybějících údajů o barevnosti hrdelní skvrny u samic nebylo možné v mé práci porovnat výsledky zmiňované studie s námi studovanou evropskou populací.

Předpokládá se, že různé parametry zbarvení mají odlišnou senzitivitu na okolní stres, což je následkem odlišných mechanismů vývoje, a sdělují tak různé informace o nositeli daného zbarvení (Hill, 2006). Saturace nehrála jako jediná složka barevnosti žádnou roli v reprodukčním úspěchu samců. Bylo zjištěno, že právě saturace má nejnižší úroveň variability v barevnosti, navíc melaninové zbarvení u vlaštovky je téměř nesaturováno, s pouze mírně vzrůstajícími spektrálními křivkami, bez výraznějších vrcholů (McGraw et al., 2005). Jas neboli brightness odráží pravděpodobně strukturální vlastnosti povrchu pera, jako je např. poškození per bakteriemi, popř. parazity (Shawkey et al., 2007). Tón barvy neboli hue může vyjadřovat poměr černého eumelaninu a rezavého feomelaninu. Tyto dva typy melaninových pigmentů se neliší pouze vzhledem, ale také syntetickou dráhou (Land & Riley, 2000). Proto by především jas a tón barvy mohly spolehlivě odrážet kvalitu jedince. Samice si vybírají na základě těchto znaků svého vnitropárového partnera. Často používaným vysvětlením pro takovou samičí preferenci je model „dobrého rodiče“, který by se dal použít i v této studii. Kdyby si samice na základě barvy vybíraly partnera k mimopárovým kopulacím, musela by se tato možnost zamítnout, neboť samice získávají od mimopárových partnerů pouze jejich spermie. Výběr mimopárového samce se však zdá nezávislý na jakékoliv fenotypové proměnné. Ani testování, zda se mezi sebou liší samci, kteří byli podvedeni a samci, se kterými samice podváděly, nevedlo k žádnému zjištění odlišných charakteristik těchto dvou skupin. Hodnoty tón a jas průkazně souvisely s celkovým reprodukčním úspěchem samců. Protože melaniny mohou signalizovat kromě sociálního postavení daného jedince také kvalitu jeho spermií (Calhim et al., 2009), mohli by tito samci zplodit nejvíce

potomků z důvodu výhry v kompetici spermií. Možných vysvětlení, proč si samice vlaštovek vybírají samce na základě hrdelní melaninové skvrny, je tedy zřejmě více.

Při porovnání zdánlivého a skutečného reprodukčního úspěchu samce s jeho ornamenty, byl prokázán vztah pouze pro skutečný reprodukční úspěch, čili poté, co byla zohledněna redistribuce reprodukčního úspěchu způsobená výskytem mimopárových paternit. V 1. hníždění byla nalezena souvislost mezi skutečným počtem mláďat, která daný samec zplodil a jeho hodnotou tónu a jasu hrdelní skvrny. V celkovém hníždění se podařilo prokázat souvislost mezi skutečným reprodukčním úspěchem samce a barevným tónem skvrny a objemem hlavy samce. Ve zdánlivém reprodukčním úspěchu (počet mláďat, která měl samec ve svém hníždě, bez ohledu na to, zda tato mláďata skutečně zplodil) nehrála ani jedna z fenotypových proměnných žádnou roli. Samčí ornamentace je důležitým prediktorem fitness pouze, pokud se do reprodukčního úspěchu započítají zisky a ztráty paternity vyplývající z mimopárových fertilizací. Skutečnost, že zdánlivý reprodukční úspěch nesouvisí se samčí ornamentací a jinými fenotypovými znaky naznačuje, že samci s barevnější skvrnou (popř. větším objemem hlavy) se od samců s méně barevným ornamentem (menším objemem hlavy) neliší ve schopnosti přitahovat samice o vysoké kvalitě. Protože se samci, kteří byli podvedeni fenotypově nelišili od samců, kteří podváděli, nevybírání si samice partnera k mimopárovým kopulacím na základě sledovaných ornamentů. Hlavní roli v deteminaci celkového reprodukčního úspěchu samce v naší populaci však hraje komponenta W, tedy podíl mláďat zplazených ve vlastním hníždě. Ten ovšem souvisí právě s tónem barvy hrdelní skvrny a velikostí hlavy.

Celkový reprodukční úspěch by mohl být ovlivněn dobou příletu samce, respektive načasováním hníždění jeho sociální partnerky. Pokud by samci, kteří jsou úspěšní v EPF, začínali hnízdít dříve než zbytek populace, nemuseli by se tito samci rozhodovat, zda budou investovat do mimopárových kopulací nebo do ochrany vlastních paternit (Møller & Birkhead, 1992). Z důvodu intenzivního hlídání svých partnerek během jejich fertlilní periody, mají samci více možností získávat mimopárové kopulace v době, kdy jejich samice není plodná (Saino et al., 1999). Nicméně v této studii nehraje načasování hníždění ani hnízdění synchronie roli v úspěšnosti samce v mimopárových kopulacích ani v pravděpodobnosti, že sociálnímu samci bude do hnízda zaneseno cizí vejce. Takový vztah se nepodařilo nalézt ani v jiných pracích zabývajících se EPP a reprodukčním úspěchem samců u migrujících pěvců (Albrecht et al., 2007). To, zda hnízdění synchronie ovlivňuje mimopárové paternity zůstává stále mezi nevyřešenými a často diskutovanými otázkami (Westneat & Stewart, 2003).



Nalezena nebyla ani žádná souvislost mezi načasováním hnízdění a fenotypovými proměnnými, které se zdají být rozhodující v reprodukčním úspěchu samců.

#### **4.4 Vnitrodruhový hnízdění parazitismus**

V této studii se podařilo potvrdit vnitrodruhový hnízdění parazitismus, který byl detekován v 18% hnízd. Celkem 4.8% mláďat bylo zplozeno parazitickou samicí. Podobné výsledky (16.5 % hnízd s parazitickými mláďaty, Møller, 1987a) byly již na vlaštovce dokumentovány, avšak pouhým pozorováním chování samic. Údaje o míře hnízděního parazitismu na základě mikrosatelitových lokusů, které přináší tato práce, u vlaštovky obecné doposud chyběly.

Z důvodu nízkého určení parazitických samic (58.3%) nebylo možno porovnávat fenotypové znaky parazitických a parazitovaných samic, popř. testovat příbuzenské vztahy mezi těmito samicemi, jak bylo u některých druhů využívajících hnízděního parazitismus, popsáno (Anderrson & Åhlund, 2000; Andersson, 2001). Přidáním dalších mikrosatelitových lokusů by se ale pravděpodobnost určení samice mohla výrazně zvýšit a bylo by tak v budoucnu možné odhalit koreláty parazitického chování a objasnit adaptivní význam této alternativní reprodukční strategie u tohoto druhu.

## 5. ZÁVĚR

### (1) Mimopárové paternity

Pomocí mikrosatelitových lokusů bylo zjištěno, že 17.16% mlád'at pochází u vlaštovky obecné z mimopárových kopulací. Mimopárové paternity byly detekovány v 43.9% hnízd. Mimopárová mlád'ata byla v hnízdech rozmístěna v počtu 0-5 mlád'at na hnízdo. Mezi 1. a 2. hnízděním nebyl nalezen žádný rozdíl v poměru mimopárových a vnitropárových mlád'at.

### (2) Znaky samců a jejich paternita

Fenotyp daného jedince nevysvětluje variabilitu mezi samci ve schopnosti získat mimopárové paternity. Samice si tedy nevybírají samce k mimopárovým kopulacím na základě žádného z námi sledovaných znaků. Podvádění samci se fenotypově nelišili od samců, kteří je podváděli. Naopak u vnitropárových samců byl nalezen vztah mezi hodnotami tónu barvy červené hrdelní skvrny a poměrem WPY a EPY v jejich vlastním hnízdě. Více červení samci mají tedy ve svém hnízdě méně mimopárových mlád'at. To naznačuje, že samice se na základě tohoto znaku rozhodují, zda budou samci nevěrné či nikoliv. Délka ocasu, která bývá popisována jako hlavní znak pod sexuální selekcí u vlaštovky obecné, nehraje roli v mimopárových ani vnitropárových paternitách, ani v celkovém reprodukčním úspěchu samce. Tento znak byl testován také manipulativním experimentem s délkou rýdovacích per, avšak ani manipulace neměla na samčí reprodukční úspěch žádný vliv.

### (3) Znaky samců a jejich reprodukční úspěch

Zdánlivý reprodukční úspěch samců nesouvisí s žádným ornamentem. Nicméně skutečný reprodukční úspěch, po započítání vlivu mimopárových paternit, souvisí s barvou červené skvrny na hrdle samců, a sice s její jasností a tónem. Červenější samci mají více mlád'at za sezónu oproti samcům méně červeným. V celkovém počtu zplozených mlád'at za obě hnízdění dohromady hraje roli také objem hlavy. Tato proměnná se zdá být důležitým faktorem při ochraně vlastních paternit, při testování poměru WPY a EPY v hnízdě. Výsledky

poukazují na důležitost mimopárových fertilizací ve vztazích mezi samčím fenotypem a fitness u vlaštovky obecné.

#### **(4) Variabilita v reprodukčním úspěchu samců**

Poměr skutečné a zdánlivé variance byl u samců trojnásobný. Mimopárové paternity tedy značně zvyšují variabilitu v reprodukčním úspěchu mezi samci, čímž vytvářejí prostor pro sexuální selekci. K celkové rozdílnosti v reprodukčním úspěchu celkově přispívá především schopnost samce ubránit paternitu ve vlastním hnízdě.

#### **(5) Hnízdní parazitismus**

V 17% hnízd bylo díky mikrosatelitovým lokusům nalezeno alespoň jedno parazitické mládě. Parazitická mláďata (5%) byla v hnízdech rozmístěna v počtu 0-2. Nebyl zaznamenán žádný rozdíl mezi 1. a 2. hnízděním v poměru parazitických mláďat.

Tato práce přináší ucelený pohled na význam mimopárových paternit ve variabilitě v reprodukčním úspěchu samců u sociálně monogamního pěvce. Díky vysoce variabilním mikrosatelitovým lokusům, které byly použity k identifikaci jedince, se podařilo určit genetického otce u velkého podílu mláďat, poprvé u evropského poddruhu *H. rustica rustica*. Reprodukční úspěch tedy spolehlivě odráží obě komponenty – vnitropárovou a mimopárovou paternitu. Díky tomu není nadhodnocený ani význam fenotypových znaků na paternitu daného samce. Studie vyvrací význam délky rýdovacích per, která byla považována za nejdůležitější ornament, na jehož základě si samice evropského poddruhu vybírají samce k páření. Naopak se prokázal vliv červené hrdelní skvrny, a to zejména na ochranu vlastních paternit a celkový skutečný reprodukční úspěch. Tato práce je první, která testovala vztah velikosti hlavy samce na jeho paternitu, a které se podařilo prokázat pozitivní vztah mezi tímto znakem a reprodukčním úspěchem samce.

## 6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Agrawal AF, 2001. The evolutionary consequences of mate copying on male traits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 33-40.
- Ahlund M, Andersson M, 2001. Brood parasitism – Female duck can double their reproduction. *Nature* 414: 600-601.
- Albrecht T, Schnitzer J, Kreisinger J, Exnerová A, Bryja J, Munclinger P, 2007. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology* 18: 477-486.
- Albrecht T, Vinkler M, Schnitzer J, Poláková R, Munclinger P, Bryja J, 2009. Extra-pair fertilizations contribute to selection on secondary male ornamentation in a socially monogamous passerine. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2020-2030.
- Andersson M, 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andersson S, Prager M, 2006. Quantifying colors. *Bird Coloration, Volume 1 - Mechanism and measurements*, 41-89.
- Angers B, Castonguay E, Massicotte R, 2010. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: how to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. *Molecular Ecology* 19: 1283-1295.
- Arnold SJ, Wade MJ, 1984. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Arnold KE, Owens IPF, 2002. Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 269: 1263-1269.
- Badyaev AV, Hill GE, 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid-versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 153-172.
- Baker RJ, Makova KD, Chesser RK, 1999. Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Molecular Ecology* 8: 107-111.
- Balmford A, Thomas A, 1992. Swallowing ornamental asymmetry. *Nature* 359: 487.
- Benett PM, Owens IPF, 2002. *Evolutionary Ecology of Birds: Life History, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- Bensch S, Hasselquist D, Vonschantz T, 1994. Genetic similarity between parents predicts hatching failure – nonincestuous inbreeding in the great reed warbler. *Evolution* 48: 317-326.
- Birkhead TR, Møller AP, 1992. *Sperm Competition in Birds*. Academic Press, London.

- Bradbury JW, Andersson MB, 1987. Sexual selection: Testing the alternatives. Wiley, Chichester.
- Briskie JV, Montgomerie R, Birkhead TR, 1997. The evolution of sperm size in birds. *Evolution* 51: 937-945.
- Brown JL, 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology* 8: 60-65.
- Brown CR, Brown MB, 1988. A new form of reproductive parasitism in cliff swallows. *Nature* 331: 66-68.
- Brown CR, Brown MB, 1996. Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brush AH, Power DM, 1976. House Finch pigmentation: Carotenoid metabolism and the effect of diet. *The Auk* 93: 725-739.
- Buchanan K, Evans MR, 2000. The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the barn swallow. *Behavioral Ecology* 11: 228-238.
- Burke T, Davies NB, Bruford MW, Hatchwell BJ, 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnock *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338: 249-251.
- Calhim S, Lampe HM, Slagsvold T, Birkhead TR, 2009. Selection on sperm morphology under relaxed sperm competition in a wild passerine bird. *Biology Letters* 5: 58-61.
- Clayton DH, 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7: 329-334.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE, 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313: 131-133.
- Cordero PH, Wetton JH, Parkin DT, 1998. Extra-pair paternity and male badge size in the house sparrow. *Journal of Avian Biology* 30: 97-102.
- Cramp S, 1988. The Birds of the Western Palearctic. Volume V., Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S, Simmons KEL, Perrins CM, editors. 1977-1994. The birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Oxford.
- Crawley MJ, 2007. The R book. Wiley ISBN: 978-0-470-51024-7.
- Dale ST, Slagsvold T, Lampe HM, Saetre GP, 1999. Population divergence in sexual ornaments: the white forehead patch of Norwegian pied flycatchers is small and unsexy. *Evolution* 53: 1235-1246.
- Darwin CR, 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London.

- Davies NB, 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. London: Poyser.
- Davies NB, Brooke MDL, 1988. Cuckoos vs. reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262-284.
- Deaborn DC, Anders AD, Parker PG, 2001. Sexual dimorphism, extrapair fertilizations and operational sex ratio in great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behavioral Ecology* 12: 746-752.
- Dickinson JL, 2003. Male share of provisioning is not influenced by actual or apparent loss of paternity in western bluebirds. *Behav Ecol* 14: 360-366.
- Dixon A, Ross D, O'Malley SLG, Burke T, 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Doherty PC, Zinkernagel RM, 1975. Enhanced immunological surveillance in mice heterozygous at the H-2 gene complex. *Nature* 256: 50-52.
- Double M, Cockburn A, 2000. Pre-dawn infidelity: females control extra-pair mating in superb fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 267: 465-470.
- Dugger BD, Blums P, 2001. Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard. *The Auk* 118: 717-726.
- Dukas R, 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 347-374.
- Dunn PO, Whittingham LA, Pitcher TE, 2001. Mating system, sperm competition and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 53: 161-175.
- Duval EH, 2007. Cooperative display and lekking behavior of the Lance-tailed Manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk* 124: 1168-1185.
- Earle RA, 1986. The breeding biology of the South African Cliff Swallow. *Ostrich* 57: 138-156.
- Edwards A, Civitello A, Hammond HA, Caskey CT, 1991. DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. *American Journal of Human Genetics* 49: 746-756.
- Eikenaar C, Whitham M, Komdeur J, Velde M, Moore IT, 2011. Testosterone, Plumage Colouration and Extra-Pair Paternity in Male North-American Barn Swallows. *Plos One* 6: 1-9.
- Endler JA, 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315-352.
- Evans MR, 1998. Selection on swallow tail streamers. *nature* 394: 233-234.

- Evans MR, Thomas ALR, 1997. Testing the functional significance of tail streamers. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 264: 211-217.
- Evans MR, Goldsmith AR, Norris RA, 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156-163.
- Fisher RA, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Flegr J, 2005. *Evoluční biologie*. Academia, Praha.
- Forstmeier W, Martin K, Blount E, Schielzeth H, Kempenaers B, 2011. Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 10608-10613.
- Forstmeier W, Schielzeth H, 2011. Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: overestimated effect sizes and the winner's curse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 47-55.
- Freeman-Gallant CR, Meguerdichian M, Wheelwright NT, Sollecito SV, 2003. Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Molecular Ecology* 12: 3077-3083.
- Freeman-Gallant CR, Wheelwright NT, Meiklejohn KE, States SL, Sollecito SV, 2005. Little effect of extrapair paternity on the opportunity for sexual selection in savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Evolution* 59: 422-430.
- Fujita G, Higuchi H, 2007. Barn swallows prefer to nest at sites hidden from neighboring nests within a loose colony. *Journal of Ethology* 25: 117-123.
- Gray DA, 1996. Carotenoids and Sexual Dichromatism in North American Passerine Birds. *The American Naturalist* 148: 453-480.
- Gray EM, 1997. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour* 53: 605-623.
- Griffith SC, Owens IPF, Burke T, 1999. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 266: 765-770.
- Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA, 2002. Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol* 11: 2195-2212.
- Gowaty PA, 1996. Battle of the sexes and origins of monogamy. In: *Partnerships in Birds: the Study of Monogamy* (ed. Black JM), 21-52, Oxford University Press, Oxford.
- Halliday T, Arnold SJ, 1987. Multiple mating by females – A perspective from quantitative genetics. *Animal Behaviour* 35: 939-941.

- Hamilton WD, 1964. The genetical evolution of social behavior, I and II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hamilton WD, Zuk M, 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds – a Role for Parasites. *Science* 218: 384-387. *Molecular Ecology* 11: 2467-2474.
- Hansson B, Westerberg L, 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations.
- Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T, 1995. Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology* 6: 27-38.
- Hasselquist D, Sherman PW, 2001. Social mating systems and extrapair fertilizations in passerine birds. *Behavioral Ecology* 12: 457-466.
- Hill GE, 1990. Female House Finches prefer colourful males: Sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour* 40: 563-572.
- Hill GE, 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31: 559-566.
- Hill GE, 2011. Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters* 14: 625-634.
- Hill GE, McGraw KJ, 2006. *Bird coloration*. Harvard University Press, London.
- Hillgarth N, 1996. Ectoparasite transfer during mating in ring-necked pheasants *Phasianus colchicus*. *Journal of Avian Biology* 27: 260-262.
- Hoelzer GA, 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38: 1067-1078.
- Hubby JL, Lewontin RC, 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 577-594.
- Iwaniuk AN, Nelson JE, 2002. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology* 80: 16-23.
- Iwasa Y, Pomiankowski A, Nee S, 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The “handicap” principle. *Evolution* 45: 1431-1442.
- Jawor JM, Breitwisch R, 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120: 249-265.
- Jennions MD, Petrie M, 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75: 21-64.
- Johnsen A, Lifjeld JT, Andersson S, Örnborg J, Amundsen T, 2002. Male characteristics and fertilisation success in bluethroats. *Behaviour* 138: 1371-1390.



- Jones AG, Small CM, Paczolt KA, Ratterman NL, 2010. Technical Review: A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources* 10: 6-30.
- Keller L, Reeve HK, 1995. Why do females mate with multiple males – the sexually selected sperm hypothesis. *Advances in the Study of Behavior* 24: 291-315.
- Keller LF, Waller DM, 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 230-241.
- Kempnaers B, 1993. The use of a breeding synchrony index. *Ornis Scandinavia* 24: 84.
- Kempnaers B, Verheyen GR, van den Broeck M, Burkey T, van Vroeckhoven C, Dhont AA, 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494-496
- Kempnaers B, Sheldon BC, 1996. Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? *Anim Behav* 51: 1165-1173.
- Kempnaers B, Verheyren GR, Dhondt AA, 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8: 481-492.
- Kempnaers B, Lanctot RB, Robertson RJ, 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour* 55: 845-860.
- Kempnaers B, Congdon B, Boag P, Robertson RJ, 1999. Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology* 10: 304-311.
- Kempnaers B, Everding S, Bishop C, Boag P, Robertson RJ, 2001. Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 251-259.
- Kirkpatrick M, 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36: 1-12.
- Kirkpatrick M, Price T, Arnold SJ, 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution* 44: 180-193.
- Kirkpatrick M, Ryan MJ, 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kleven O, Jacobsen F, Robertson RF, Lifjeld JT, 2005. Extrapair mating between relatives in the barn swallow: a role for kin selection? *Biology Letters* 1: 389-392.
- Kleven O, Jacobsen F, Izadnegahdar R, Robertson RJ, Lifjeld JT, 2006. Male tail streamer length predicts fertilization success in the North American barn swallow (*Hirundo rustica erythrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 412-418.

- Kodrick-Brown A, Brown JH, 1984. Truth in advertising: The kind of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist* 124: 309-323.
- Kokko H, Lindström J, 1996. Evolution of female preference for old mates. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 263: 1533-1538.
- Kokko H, Jennions MD, Brooks R, 2006. Unifying and Testing Models of Sexual Selection. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 43-66.
- Kose M, Møller AP, 1999. Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 430-436.
- Kreisinger J, Munclinger P, Javurkova V, Albrecht T, 2010. Analysis of extra-pair paternity and conspecific brood parasitism in mallards *Anas platyrhynchos* using non-invasive techniques. *Journal of Avian Biology* 41: 551-557.
- Kvarnemo C, Moore GI, Jones AG, 2007. Sexually selected females in the monogamous Western Australian seahorse. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 274: 521-525.
- Lack D, 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen Ltd, London.
- Li YC, Korol AB, Fahima T, Beiles A, Nevo E, 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology* 11: 2453-2465.
- Lifjeld JT, Slagsvold T, Ellegren H, 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Anim Behav* 55: 319-329.
- Lifjeld JT, Laskemoen T, Kleven O, Albrecht T, Robertson RJ, 2010. Sperm Length Variation as a Predictor of Extrapair Paternity in Passerine Birds. *Plos One*, 2010: 5: 1-8.
- Lifjeld JT, Kleven O, Jacobsen F, McGraw KJ, Safran RJ, Robertson RJ, 2011. Age before beauty? Relationships between fertilization success and age-dependent ornaments in barn swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1697-1697.
- Lombardo MP, 1988. Evidence for intraspecific brood parasitism in Tree Swallows. *Wilson Bulletin* 100: 126-128.
- Lotto RB, Purves D, 2002. A rationale for the structure of color space. *Trends in Neurosciences* 25: 84-89.
- Manning JT, Hartley MA 1991. Symmetry and ornamentation are correlated in the peacock's train. *Animal Behaviour* 42: 1020-1021.
- Matyjasiak P, Marzal A, Navarro C, de Lope F, Møller AP, 2009. Fine morphology of experimental tail streamers and flight manoeuvrability in the house martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology* 23: 389-396.

- McGraw KJ, 2003. Melanins, metals, and mate quality. *Oikos* 102: 402-406.
- McGraw KJ, Hill GE, 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 267: 1525-1531.
- McGraw KJ, Stoehr AM, Nolan PM, Hill GE, 2001. Plumage redness predicts breeding onset and reproductive success in the House Finch: a validation of Darwin's theory. *Journal of Avian Biology* 32: 90-94.
- McGraw KJ, Wakamatsu K, Ito S, Nolan PM, Jouventin P, Dobson FS, Austic RE, Safran RJ, Siefferman LM, Hill GE, Parker RS, 2004a. You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *Condor* 106: 390-395.
- McGraw KJ, Safran, RJ, Evans MR, Wakamatsu K, 2004b. European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown. *Behavioral Ecology* 15: 889-891.
- McGraw KJ, Safran RJ, Wakamatsu K, 2005. How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology* 19: 816-821.
- Mock DW, Fujioka M, 1990. Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 39-43.
- Møller AP, 1986. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234-250.
- Møller AP, 1987a. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 35: 247-254.
- Møller AP, 1987b. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour* 35: 1637-1644.
- Møller AP, 1988a. Female choice selects for male sexual ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 322: 640-642.
- Møller AP, 1988b. Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*: effects of intra- and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 373-378.
- Møller AP, 1989a. Intraspecific nest parasitism in the swallow *Hirundo rustica*: the importance of neighbors. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 33-38.
- Møller AP, 1989b. Natural and sexual selection on a plumage signal of status and on morphology in house sparrows, *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 125-140.
- Møller AP, 1990a. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Animal Behaviour* 40: 1185-1187.

- Møller AP, 1990b. Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 39: 458-465.
- Møller AP, 1990c. Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Evolution* 44: 771-784.
- Møller AP, 1991a. Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 243: 59-62.
- Møller AP, 1991b. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*), I: determinants of tail ornament size. *Evolution* 45: 1823-1836.
- Møller AP, 1992a. Patterns of fluctuating asymmetry in weapons: Evidence for reliable signalling of quality in beetle horns and bird spurs. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 248: 199-206.
- Møller AP, 1992b. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* 357: 238-240.
- Møller AP, 1993a. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments predict female choice. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 481-491.
- Møller AP, 1993b. Female preference for apparently symmetrical male sexual ornaments in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 371-376.
- Møller, 1994a. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- Møller 1994b. Phenotype-dependent arrival date and its consequences in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 115-122.
- Møller AP, 1997. Immune defence, extra-pair paternity, and sexual selection in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 264: 561-566.
- Møller AP, 2000. Male parental care, female reproductive success and extra-pair paternity. *Behavioral Ecology* 11: 161-168.
- Møller AP, Pomiankowski A, 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- Møller AP, Birkhead TR, 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *American Naturalist* 142: 118-140.
- Møller AP, Birkhead TR, 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution* 48: 1089-1100.
- Møller AP, Briskie JV, 1995. Extra-pair paternity, sperm competition and the evolution of testis size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 357-365.
- Møller AP, Tegelström H, 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 353-360.

- Møller AP, Ninni P, 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 345-358.
- Møller AP, Cuervo JJ, 2000. The evolution of paternity and parental care. *Behavioral Ecology* 11: 472-485.
- Møller AP, Brohede J, Cuervo JJ, de Lope F, Primmer C, 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology* 14: 707-712.
- Møller AP, 2010. Brain size, head size and behaviour of a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 625-635.
- Mulder RA, Dunn PO, Cockburn RA, Lazebny-Cohen KA, Howell MJ, 1994. Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 255: 223-229.
- Neff BD, 2003. Decisions about paternal care in response to perceived paternity. *Nature* 422: 716-719.
- Neff BD, Gross MR, 2001. Dynamic adjustment of parental care in response to perceived paternity. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 268: 1559-1565.
- Oliveira EJ, Pádua JG, Zucchi MI, Vencovsky R, Vieira MLC, 2006. Origin, evolution and genome distribution of microsatellites. *Genetics and Molecular Biology* 29: 294-307.
- Owens IPF, Hartley IR, 1998. Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 265: 397-407.
- Payne RB, 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1-28.
- Parker GA, 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 45: 525-567.
- Parker GA, 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 361: 235-259.
- Pedersen MC, Dunn PO, Whittingham LA, 2006. Extraterritorial forays are related to a male ornamental trait in the common yellowthroat. *Animal Behaviour* 72: 479-486.
- Peterson KA, Thusius KJ, Whittingham LA, Dunn PO, 2001. Allocation of male parental care in relation to paternity within and among broods of the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Ethology* 107: 573-586.
- Petrie M, Kempenaers B, 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and population. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 52-58.

- Petrie M, Doums C, Møller AP, 1998. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95: 9390-9395.
- Pomianowski A, 1987. The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology* 128: 195-218.
- Price TD, 1984. Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin finches. *Evolution* 38: 327-341.
- Promislow DEL, 1992. Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 247: 203-210.
- Quesada J, Senar JC, 2006. Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 37: 609-616.
- Richardson DS, Burke T, 2001. Extrapair paternity and variance in reproductive success related to breeding density in Bullock's orioles. *Animal Behaviour* 62: 519-525.
- Robertson BC, Degnan SM, Kikkawa J, Moritz CC, 2001. Genetic monogamy in the absence of paternity guards: the Capricorn silvereye, *Zosterops lateralis chlorocephalus*, on Heron Island. *Behavioral Ecology* 12: 666-673.
- Roemer I, Reik W, Dean W, Klose J, 1997. Epigenetic inheritance in the mouse. *Current Biology* 7: 277-280.
- Rohwer FC, Freeman S, 1989. The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology* 67: 239-253.
- Saetre GP, Fossnes T, Slagsvold T, 1995. Food provisioning in the pied flycatchers: do females gain direct benefits from choosing bright-coloured males? *Journal of Animal Ecology* 64: 21-30.
- Safran RJ, McGraw KJ, 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology* 15: 455-461.
- Safran RJ, Neuman CR, McGraw KJ, Lovette IJ, 2005. Dynamic paternity allocation as a function of male plumage color in barn swallows. *Science* 309: 2210-2212.
- Saino N, Møller AP, 1994. Secondary sexual characters, parasites and testosterone in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 48: 1325-1333.
- Saino N, Primmer CR, Ellegren H, Møller AP, 1997. An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution* 51: 562-570.
- Saino N, Stradi R, Ninni P, Pini E, Møller AP, 1999. Carotenoid Plasma Concentration, Immune profile, and Plumage Ornamentation of Male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The American Naturalist* 154: 441-448.

- Senar JC, Domenech J, Camerino M, 2005. Female siskin choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 465-469.
- Sheldon BC, 1994. Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 257: 25-30.
- Sheldon BC, Ellegren H, 1998. Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 265: 1737-1742.
- Sheldon BC, Ellegren H, 1999. Sexual selection resulting from extra-pair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour* 57: 285-298.
- Sheldon FH, Winkler DW, 1993. Intergeneric phylogenetic relationships of swallows estimated by DNA-DNA hybridization. *The Auk* 110: 798-824.
- Shields WM, Crook JR, 1987. Barn swallows coloniality: a nest cost for group breeding in the Aridondacks? *Ecology* 68: 1373-1386.
- Shuster SM, Wade MJ, 2003. Mating system and strategies. *Monographs in behavior and ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Sia EA, Butler CA, Dominska M, Greenwell P, Fox TD, Petes TD, 2000. Analysis of microsatellite mutations in the mitochondrial DNA of *Sacchromyces cerevisiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 250-255.
- Slagsvold T, Lifjeld JT, 1997. Incomplete female knowledge of male quality may explain variation in extra-pair paternity in birds. *Behaviour* 134: 353-371.
- Smith HG, Montgomerie R, 1991. Sexual selection and tail ornaments of North-American barn swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 195-201.
- Smith HG, Montgomerie R, Poldmaa T, White BN, Boag PT, 1991. DNA fingerprinting reveals relation between tail ornaments and cuckoldry in barn swallows *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology* 2: 90-98.
- Sokal RR, Rohlf FJ, 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Spottiswoode C, Møller AP, 2004. Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology* 15: 41-57.
- Starck JM, Ricklefs RE, 1998. *Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-Precocial Spectrum*. Oxford University Press, Oxford.
- Stutchbury BJM, 1998. Breeding synchrony best explains variation in extra-pair mating system among avian species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 221-222.

- Stutchbury BJM, Morton ES, Piper WH, 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Journal of Avian Biology* 29: 72-78.
- Sundberg J, Dixon A, 1996. Old, colorful male Yellowhammers, *Emberzia citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour* 52: 113-122.
- Svensson L, Grant PJ, 2004. Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu. Svojtka a Co. Nakladatelství.
- Swaddle JP, Witter MS, 1994. Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 225: 147-152.
- Swaddle JP, Witter MS, Cuthill IC, 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour* 48: 986-989.
- Tautz D, 1989. Hypervariability of simple sequences. *Current Opinion in Genetics and Development* 4: 1193-1199.
- Thomas ALR, 1992. On the aerodynamics of bird tails. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 340: 361-380.
- Thompson CW, Hillgarth N, Leu M, McClure HE, 1997. High parasite load in House Finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *The American Naturalist* 149: 270-294.
- Thornhill R, Alcock J, 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Harvard.
- Thusius KJ, Petersen KA, Dunn PO, Whittingham LA, 2001. Male mask size is correlated with mating success in the common yellowthroat. *Animal Behaviour* 62: 435-446.
- Tomkins JL, Radwan J, Kotiaho JS, Tregenza T, 2004. Genetic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 323-328.
- Tóth G, Gáspári Z, Jurka J, 2000. Microsatellites in different eukaryotic genomes: Survey and analysis. *Genome Research* 10: 967-981.
- Tregenza T, Wedell N, 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: an invited review. *Molecular Ecology* 9: 1013-1027.
- Trivers RL, 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (Campbell B, ed), 136-179, Aldine Publishing Company, Chicago.
- Turner AK, 1994. *The swallow*. Hamlyn, London.
- Turner AK, Rose C, 1989. *A handbook of the swallows and martins of the world*. Helm, London.
- Van Valen L, 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.



- Veiga JP, 1993. Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47: 570-572.
- Vinkler M, Albrecht T, 2010. Carotenoid maintenance handicap and the physiology of carotenoid-based signalization of health. *Natutwissenschaften* 97: 19-28.
- Walling CA, Pemberton JM, Hadfield JD, Kruuk LEB, 2010. Comparing parentage inference software: reanalysis of a red deer pedigree. *Molecular Ecology* 19: 1914-1928.
- Waser PM, Austad SN, Keane B, 1986. When should animals tolerate inbreeding? *The American Naturalist* 128: 529-537.
- Webster MS, Pruett Jones S, Westneat DF, Arnold SJ, 1995. Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution* 49: 1147-1157.
- Webster MS, Chuang-Dobbs HC, Holmes RT, 2001. Microsatellite identification of extra-pair sires in a socially monogamous warbler. *Behavioral Ecology* 12: 439-446.
- Webster MS, Tarvin KA, Tuttle EM, Pruett-Jones S, 2007. Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous bird. *Evolution* 61: 2205-2211.
- Westneat DF, 1995. Paternity and paternal behavior in the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour* 49: 21-35.
- Westneat DF, Sherman PW, Morton ML, 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology* 7: 331-369.
- Westneat DF, Sherman PW, 1997. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 205-215.
- Westneat DF, Clark AB, Rambo KC, 1995. Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 349-356.
- Westneat DF, Sherman PW, 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* 4: 66-77.
- Westneat DF, Stewart IRK, 2003. Extra-pair paternity in birds: Causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 365-396.
- Wetton JH, Parkin DT, 1991. An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 245: 227-233.
- Wetton JH, Burke T, Parkin Dt, Cairns E, 1995. Single-locus DNA fingerprinting reveals that male reproductive success increases with age through extra-pair paternity in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 260: 91-98.

- Whittingham LA, Dunn PO, Robertson RJ, 1993. Confidence of paternity and male parental care: an experimental study in tree swallows. *Animal Behaviour* 46: 139-147.
- Whittingham LA, Lifjeld JT, 1995. Extra-pair fertilizations increase the opportunity for sexual selection in the monogamous house martin *Delichon urbica*. *Journal of Avian Biology* 26: 283-288.
- Whittingham LA, Taylor PD, Robertson R, 1992. Confidence of paternity and male parental care. *Am Nat* 139: 1115-1125.
- Whittingham LA, Dunn PO, 2005. Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behavioral Ecology* 16: 138-144.
- Williams GC, 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100: 687-690.
- Williams GC, 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Wolf LL, 1975. "Prostitution" behaviour in a tropical hummingbird. *Condor* 77: 140-144.
- Xia X, 1992. Uncertainty of paternity can select against paternal care. *The American Naturalist* 139: 1126-1129.
- Yezerinac SM, Weatherhead PJ, Boag PT. 1995. Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 179-188.
- Zahavi A, 1975. Mate selection: A selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.