

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Studijní program: Biologie



Bc. Kateřina Kotasová

Olfaktorické a vizuální komponenty výběru partnera u koroptve polní

Effects of olfaction and visual stimuli on mate choice decisions in Grey Partridges

Diplomová práce

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

Konzultant: doc. Mgr. Dr. Miroslav Šálek

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze

Podpis

Poděkování:

Za konzultace, odborné rady, vedení a trpělivost děkuji svému školiteli doc. Mgr. Tomáši Albrechtovi, Ph.D. a svému konzultantovi doc. Mgr. Dr. Miroslavu Šálkovi. Za obětavou podporu děkuji svému partnerovi, rodině a nejbližším.

Abstrakt

V práci je sledován význam pachových a vizuálních vjemů při výběru partnera u koroptve polní. Práce sestává z několika experimentů, při nichž je testována schopnost jedinců reagovat na pachové stimuly opačného pohlaví a sledována reakce na melaninový ornament při interakcích samec-samice a samec-samec. Ve výběrových experimentech je manipulováno s velikostí ornamentu. V dalším experimentu je testována role velikosti melaninového ornamentu a podobnosti samců a samic v páru (asortativní párování) na celkový reprodukční úspěch jedinců (líhnivost vajec, počet vajec). Práce přispívá k objasnění role melaninového ornamentu v signalizaci kvality jedince a diskutuje roli pohlavního výběru v evoluci tohoto pérového ornamentu u sociálně monogamních koroptví polních.

Klíčová slova: koroptev polní (*Perdix perdix*), samičí výběr partnera, samčí kompetice, melanoidní ornament, čich

Abstract

This theses focuses on olfactory and visual components of mate choice in grey partridge. The aim is to evaluate the importance of melanin-based ornamentation and olfaction in mate choice and to explain the role of sexual selection in the evolution of secondary ornamentation in this socially monogamous galliform bird. To do that several experiments were conducted to (1) assess the ability of individuals to recognize conspecific odour and (2) to estimate the significance of melanin based feather ornamentation in male-male and male-female interactions. In some experiments I manipulated the expression (size) of feather melanin-based ornamentation while in others I used birds forced to pair randomly to find out how the size of ornament and similarity in ornament expression between males and females (assortative pairing) affects reproductive success and investments (egg hatchability and number of eggs laid).

Key words: Grey partridge (*Perdix perdix*), female mate choice, male-male competition, melanin based ornamentation, olfaction

Obsah:

1. Úvod.....	6
1.1. Čich u ptáků, jeho role při výběru partnera a individuální pachový profil jedinců.....	7
1.2. Pohlavní výběr - vliv ornamentů.....	10
1.3. Melaninové a karotenoidní pigmenty u ptáků.....	13
1.4. Koroptev polní (<i>Perdix perdix</i>).....	19
1.5. Cíle práce:	21
2. Metodika	22
2.1. Experimentální vzorek a měření fenotypových charakteristik.....	22
2.2. Pachové vjemy při výběru partnera - čichové experimenty u koroptve polní	25
2.3. Výběr partnera a samčí kompetice u koroptve polní – vliv melaninového ornamentu.....	28
2.3.1. FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní	29
2.3.2. FCH2 – samičí výběr – samci manipulovaní.....	29
2.3.3. MMC1 – samčí kompetice - boj nemanipulovaných samců.....	30
2.3.4. MMC2 – samčí kompetice - boj manipulovaných samců.....	31
2.4. Vliv velikosti melaninového ornamentu a tělesné konstituce na reprodukční úspěch u koroptve polní	32
2.5. Statistické vyhodnocování dat.....	33
3. Výsledky	40
3.1. Čichové výběrové experimenty u koroptve polní.....	40
3.2. Výběr partnera a samčí kompetice u koroptve polní – vliv melaninového ornamentu.....	42
3.2.1. FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní	42
3.2.2. FCH2 – samičí výběr – samci manipulovaní.....	45
3.2.3. MMC1 – samčí kompetice - boj nemanipulovaných samců.....	48
3.2.4. MMC2 – samčí kompetice - boj manipulovaných samců.....	52
3.3. Vliv velikosti ornamentu a tělesné konstituce na reprodukční úspěch u koroptve polní	56
4. Diskuze	60
5. Shrnutí.....	67
6. Literatura.....	69

1. Úvod

Reprodukční úspěch jedince je do značné míry ovlivněn výběrem partnera. Zjednodušeně řečeno je výsledný výběr partnera ovlivněn jednak kompeticí mezi samci, a dále samičím výběrem, nebo kombinací obou faktorů (Darwin 1871). Předpokládá se, že znaky, podle nichž je partner vybírán, by měly signalizovat kvalitu a životaschopnost jeho potenciálních potomků (tzv. nepřímé výhody), či alespoň umožní vybírajícímu jedinci alokovat více zdrojů do potomstva (přímé výhody, Andersson 1994). Obecně je vybírajícím partnerem samice, neboť pro ni je v typickém případě reprodukce nákladnější (Fisher 1958, Trivers 1972). V důsledku ale bývá variabilita v reprodukčním úspěchu samců a samic rozdílná, a je typicky vyšší u samčího pohlaví. To platí především u druhů s nevyváženým poměrem pohlaví, kde samci jsou v populaci početnější nežli samice (Trivers 1972, Payne 1979). Kvalita jedince může být signalizována různým způsobem, nejhojněji diskutovanými a studovanými znaky jsou druhotné ornamenty (samců), jež vznikly evolucí jako čestné indikátory kvality jedince (Andersson 1994). Roli při výběru partnera mohou hrát jak absolutní kritéria (velikost ornamentu, velikost těla, Lande 1981), tak relativní kritéria (dobré geny, genetická rozdílnost, Hettyey a kol 2009). Samčí ornament může signalizovat dobré geny, jež zvýší fitness mláďat. Stejně tak genetická rozdílnost potenciálních partnerů může přinést mláďatům vyšší fitness ve formě genetické kompatibility, tato forma výběru však nevede k evoluci druhotných ornamentů (Mays & Hill 2004).

Relativní kritérium – geny – se navenek promítají několika způsoby, a to například jako čichové nebo vizuální podněty. Čichové podněty hrají roli při výběru partnera především u savců (Hurst 2009). Nyní je však toto téma hojně studováno i v rámci ptáků. Mohou si samice ptáků vybírat partnery na základě vnímání chemických signálů produkovaných samci? Roli při tomto výběru partnera mohou hrát různé skupiny genů, např. MHC (Zelano & Edwards 2002), přičemž výběr nepodobného partnera zajistí heterozygotnější potomstvo, což může ovlivnit schopnost organismu detekovat patogeny (Potts & Slev 1995). Předpokladem je schopnost samic detekovat samce podle čichových podnětů (přehled v Balthazart & Taziaux 2009). Součástí práce jsou experimenty, které testují schopnost samic koroptve polní vnímat pachové podněty samců.

Ornament je vizuálním podnětem, který může být uplatněn v samčí kompetici i v samičím výběru mnoha organismů (přehled v Andersson 1994 a Berglund 1996).

Samci koroptve polní se vyznačují vysokou variabilitou v expresi melaninového pěřového ornamentu na hrudi (Dahlgren 1990). Je tento ornament využíván v pohlavním výběru studovaného druhu? V práci je experimentálně testována role melaninového pěřového ornamentu v samičím výběru i samčí kompetici.

Samice svým výběrem partnera ovlivňuje společný reprodukční úspěch partnerů. Sekundární pohlavní znaky, a tedy i barevné pěřové ornamenty, mohou vypovídat o fitness svého nositele, a o možných výhodách plynoucích z takového spojení pro samici a její mláďata (Kodrick-Brown & Brown 1984). Samice vybírající si partnera může na základě atraktivnosti potenciálního partnera zvážit množství investovaných vlastních zdrojů do rozmnožování („differential allocation hypothesis“, Burley 1986), a barevný pěřový ornament může vypovídat o samčí kvalitě a schopnosti samce starat se o mláďata (Seifferman & Hill 2003). Otázkou je: může hrát variabilita v expresi melaninového pěřového ornamentu samců koroptví roli v reprodukční úspěšnosti páru? Součástí práce jsou experimenty testující vliv melaninového ornamentu na velikost snůšky koroptví a její líhnivost.

Tento úvod nastíní otázky, kterými se ve své práci zabývám. Již je známo, že olfaktorické i vizuální podněty hrají roli v pohlavním výběru ptáků. V následujících kapitolách nastiňuji jakým způsobem se olfaktorické a vizuální podněty promítají do života ptáků – jak ovlivňují vnitropohlavní a mezipohlavní signalizaci mezi jedinci v rámci pohlavního výběru.

1.1. Čich u ptáků, jeho role při výběru partnera a individuální pachový profil jedinců

Do poloviny 20. století byli ptáci považováni za zvířata mikrosmatická či rovnou anosmická. Až od druhé poloviny 20. století dostalo téma čichu u ptáků větší pozornosti. Nejprve byly u různých taxonomických skupin měřeny čichové laloky mozku a plocha čichového epitelu v nosní dutině (Cobb 1960, Bang 1971). Tyto pilotní studie přivedly vědce ke zkoumání skupin ptáků, u nichž byly zjištěny největší čichové laloky v poměru k celému mozku. Záhy se zjistily velmi dobré čichové schopnosti u trubkonosých (Procellariiformes), kivi (Apteryx) a kondora krocanovitého (*Cathartes aura*). Jmenovaní ptáci využívají čich k vyhledávání potravy (Nevitt a kol. 1995, Wenzel 1971, Houston 1986). Další výzkum prokázal důležitost čichu u ptáků i v jiných

životních strategiích a etologických souvislostech než jen hledání potravy, a to navigace u trubkonosých i holubů, výběr hnízdního materiálu u pěvců a využití čichu a pachových podnětů při reprodukci (přehled v Roper 1999). První důkaz o využití čichu při ptačích námluvách podali Balthazart a Schoeffeniels (1979) u samců kachen (*Anas platyrhynchos*). Dalším z prvních studovaných druhů, u kterých může hrát čich velkou roli v reprodukci je alkounek chocholatý (*Aethia cristatella*) se svým sezónním mandarinkovým zápachem a námluvami nápadně připomínajícími vzájemné očichávání (Hagelin a kol. 2003). Sezónní pach alkounků podnítil výzkum v oblasti možných individuálních pachových profilů u ptáků. První experimenty byly provedeny u několika druhů buňáků. V experimentech jedinci dokázali rozlišit jednotlivé pachové podněty, zejména svůj vlastní pach, pach svého partnera a pach cizího jedince, přičemž partnerův pach preferovali a vlastnímu se vyhýbali (Bonadonna & Nevitt 2004, Mardon & Bonadonna 2009). Tento jev byl poprvé pozorován u hlodavců, kteří se také vyhýbali vlastnímu pachu. Autoři vysvětlují toto chování jako schopnost vnímat a hodnotit příbuznost jedinců (Mateo & Johnston 2003). Podstatnou otázkou je, jak a čím je individuální pachový profil ptáků tvořen. U savců tvoří tělesný pach produkty velkého množství kožních žláz a pachové podněty hrají velkou roli ve vzájemné komunikaci (Eisenberg & Kleiman 1972). Ptačí kůže je ale odlišná a nejsou v ní potní ani jiné mazové žlázy kromě jediné, a to uropygiální žlázy (glandula uropygii). Je to velká žláza u kořene ocasu a její produkty si ptáci vtírají do peří. Funkce produkovaného sekretu jsou různorodé - kosmetické, ochranné proti parazitům, původce zbarvení peří (přehled v Rajchard 2010). To, že sekret uropygiální žlázy hraje roli v reprodukci ptáků, potvrdil Hirao se svým vědeckým týmem (2009) u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*). Sekret uropygiální žlázy samic ovlivňuje reprodukční chování samců u tohoto druhu – anosmiční samci se zajímali stejnou měrou jak o samice s odoperovanou uropygiální žlázou, tak o samice s normální uropygiální žlázou. Naopak samci s neodstraněnými čichovými laloky dávali přednost samicím s uropygiální žlázou před samicemi se žlázou odoperovanou (Hirao 2009). Bonadonna a kol. (2007) a Mardon a kol. (2010) zkoumali se svými výzkumnými týmy složení uropygiální žlázy u buňáků holubích (*Pachyptila desolata*) a buňáků modravých (*Halobaena caerulea*). Metody plynové chromatografie a hmotnostní spektrometrie potvrdily, že jednotliví jedinci se složením a množstvím látek v sekretu žlázy podobají z roku na rok spíše sobě, než jiným jedincům, což podporuje teorii individuálních pachových profilů u ptáků, a nabízí možnost uplatnění pachových podnětů v reprodukčním chování ptáků. Chemická analýza sekretu odhalila

také pachový rozdíl mezi pohlavími a pachový rozdíl mezi oběma studovanými druhy, což rozšiřuje vědecké povědomí o možnostech využití chemických signálů a čichových schopností v ekologických procesech testovaných druhů. Další studie se zaměřily na podrobnější zkoumání individuálních pachových profilů i u jiných druhů avifauny. Karlsson s kolegy (2010) potvrdil individuální pachový profil u kura bankivského (*Gallus gallus*). Kromě plynové chromatografie testovali pachový profil i pomocí biologických olfaktometrů – myši, jež dokázaly rozlišovat mezi individui na základě předložených pachových podnětů testovaných ptáků. Tato metoda se velmi osvědčila a byla využita i při potvrzení individuálního pachového profilu u buřňáka modravého (*Halobaena caerulea*, Célérier a kol. 2011).

Mnohé studie na savcích i lidech prokázaly přítomnost produktů MHC genů v pachovém profilu jedinců. MHC – hlavní histokompatibilní komplex hraje hlavní roli v imunitním systému. Vzhledem k důležité roli v organismu a velkému polymorfismu je tento komplex uvažován jako hlavní genetický základ určující individualitu jedince, jež se promítá navenek i jako chemický signál (Eggert a kol. 1999). Právě čich a pachové podněty hrají důležitou roli ve zprostředkování rozmnožovacích interakcí především u savců, ale i jiných obratlovců a umožňuje zvířatům rozlišit nejen pohlaví ale i vzájemnou příbuznost před samotným kontaktem (Hurst 2009). Toto bylo u ptáků dlouhodobě přehlíženým tématem (Zelano & Edwards 2002) a teprve v posledním desetiletí se tomuto problému začala věnovat pozornost. Vyhýbání se vlastnímu pachu je tak dnes i u ptáků vykládáno teorií výběru partnera na základě MHC kompatibility jedinců zaručující vyhnutí se příbuzenskému křížení (Célérier a kol. 2011). Úkolem samice je vybrat vhodného samce, jehož geny by v kombinaci s jejími geny poskytly společným mláďatům nejlepší imunitní odpověď na infekční onemocnění (Milinski 2006). Pachové signály vypovídající o MHC genech jedinců se patrně mohou uplatnit v samičím výběru u ptáků založeném na dobrých genech nebo genetické kompatibilitě partnerů (Zelano & Edwards 2002). Nicméně žádné pachové podněty, které by řídily toto chování u ptáků, nejsou známy.

Dosavadní znalosti o možnosti využití čichu u ptáků v pohlavním výběru a o možných individuálních pachových profilech jedinců mě podnítily k testování těchto dvou parametrů u koroptve polní. Koroptev polní patří do řádu hrabavých (Galliformes), u kterých byl změřen relativně velký poměr čichových laloků mozku k celkové velikosti mozku (Bang 1971), a proto je zde možný předpoklad využití čichu v pohlavním výběru, který byl již u některých hrabavých potvrzen (Hirao 2009).

1.2. Pohlavní výběr - vliv ornamentů

Pohlavní výběr poprvé popsal Darwin (1871). Jedná se o formu přirozeného výběru, která je odpovědná za evoluci znaků podporujících úspěch v kompetici o partnera. Pohlavní výběr má více podob a lze rozlišit mezi interakcemi v rámci jednoho pohlaví (typicky kompetice samců) a samičím výběrem (Darwin 1871). Na jedné straně tak podporuje evoluci znaků, jež zvyšují úspěch jedince v přímém boji o partnera s jedincem stejného pohlaví, na druhé straně pohlavní výběr může vést k evoluci znaků, jež jsou spojené s volbou sexuálního partnera nebo jsou spojené přímo s rozmnožováním. Jedinci, kteří se rozmnoží, přenášejí své znaky na potomky, čímž je mohou zvýhodnit v dalším pohlavním výběru. Jsou znaky, které podléhají více typům pohlavního výběru zároveň (přehled v Andersson 1994). Různé ornamenty mohou být z části výsledkem přírodního i pohlavního výběru (O'Donald 1962, Zahavi 1975, Kodrick-Brown & Brown 1984).

Mnoho studií testujících samičí výběr partnera je zaměřeno na identifikování hlavních samčích charakteristik, které jsou pro samici ve výběru rozhodující (Kingma a kol. 2008, Alonso a kol. 2010, Griggio a kol. 2011 a další). Hlavní předpoklad při vysvětlování evoluce druhotných ornamentů je fakt, že výběr ideálního partnera je pro samici nákladný a musí jí tudíž přinášet nějaké zisky ve formě kvalitnějších potomků a obecně vyšší fitness (zdatnosti). Pokud se zaměříme na samčí znaky v podobě ornamentů, bylo navrženo několik teorií spekulujících jejich význam v pohlavním výběru samic. Diskutován je také vznik samičí preference (viz níže). Stěžejní teorii navrhl Fisher (1958). Jeho model říká, že gen pro preferenci určitého znaku se šíří v populaci současně s geny pro preferovaný znak (tzv. „runaway process“). Tedy jestliže samice začnou preferovat samce s určitým znakem, pak jsou nositelé s tímto znakem zvýhodněni v konkurenci s ostatními jedinci a mají více potomků. V populaci se tak šíří gen pro daný znak i gen pro jeho preferenci zároveň – synové dědí znak, dcery preference. Samičí preference pro náhodný znak tak může vést díky „runaway“ procesu ke vzniku extravagantního znaku (Lande 1981). Fisherova teorie byla nadále rozvíjena a další autoři diskutují její odkaz. Burley (1986) a Weatherhead s Robertsonem (1979), zdůrazňují, že pokud si samice vybere na základě fisherovské teorie atraktivního samce, zvýší své šance na atraktivní potomky (tzv. „sexy syny“),

kteří budou mít větší šanci uspět v pohlavním výběru. Samice si tímto způsobem také zvýší fitness na základě většího množství vnoučat.

Dlouho známou teorií vysvětlující vznik sekundárních pohlavních znaků samců je takzvaný model handicapu (Zahavi 1975). Tento model říká, že samice si vybírá samce s handicapem v podobě ornamentu (př. nejdelší ocasní pera). Tíživý handicap vypovídá o samcově kvalitě - samec je životaschopný a unikl predátorům i přes svůj handicap, dožil se reprodukčního období, má proto vysokou fitness, a pro samici je proto výhodné se s ním rozmnožit. Mláďata samčího i samičího pohlaví zdědí genetické kvality svého otce, ale jelikož se jedná o sekundární pohlavní znak, který se nevyvíjí u samic, tak pouze mláďata samčího pohlaví zdědí handicap (Pomiankowski 1987, Hastings 1994).

Další teorie vysvětluje vznik sekundárních pohlavních znaků tak, že pro samice je objektivně výhodné rozmnožit se přednostně se samci, kteří vykazují přítomnost určitých znaků, které však nezhoršují jejich přežívání. Tyto samčí znaky – ornamenty, jsou „čestným“ signálem nositelovy kvality – jsou fenotypicky variabilní, nákladné, jejich exprese odráží životaschopnost a sílu samců a tím i jejich genetickou kvalitu. Jde o tzv. teorii dobrých genů, které samici signalizují kvalitu samce a tedy i možnou kvalitu jejich budoucího potomstva (Kodrick-Brown & Brown 1984, Buchholz 1995, Møller 1999). Hlavním předpokladem teorie dobrých genů je geneticky zprostředkovaná variabilita individuální kondice a její dědičnost (Andersson 1994). Hypotéza indikátorů rezistence vůči parazitům (Hamilton & Zuk 1982) je příkladem teorie dobrých genů. Míra parazitace je známkou kondice jedince. Jedinci, kteří jsou méně parazitováni, mají lepší kondici než jedinci hodně parazitováni (Westneat & Birkhead 1998). A tato hypotéza předpokládá, že míra exprese druhotných pohlavních znaků negativně koreluje se stupněm parazitace daného jedince. Tedy, že vybere-li si samice samce s výraznými znaky, jde o jedince nemocného nebo infikovaného parazity málo či vůbec. Geny rezistentního jedince mohou být přeneseny na mláďata, čímž se zvyšuje fitness rodičů i samotných mláďat (Hamilton & Zuk 1982). Teorie byla úspěšně experimentálně ověřena (Zuk a kol. 1990, Doucet & Montgomerie 2003). Hypotéza indikátorů rezistence vůči parazitům, tedy signalizační funkce sekundárních pohlavních znaků, není vázána pouze na znaky samců. Byla ověřena a potvrzena i u sekundárních pohlavních znaků samic u druhů, u kterých je výběr partnerů pro rozmnožování vzájemný a ovlivněný samčí preferencí (Potti & Merino 1996, Roulin a kol. 2001). Pak

i samičí potomci, kteří nemají žádný ornament, dědí kvality své matky (rezistenci vůči parazitům, Roulin a kol 2001).

Vedle teorie dobrých genů jsou diskutovány také teorie přinášející samici, jejím výběrem samce s příslušnými znaky, přímou výhodu – zdroje (Kirkpatrick & Ryan 1991, Williams 1996). Míra exprese znaku vypovídá o kvalitě samce - kvalitou samce se v tomto případě rozumí například zdroje, které může poskytnout: vysoká investice energie do péče o mláďata a samici, lepší obhajoba hnízdního teritoria, nacházení lepších zdrojů obživy. Ovšem tento typ přímé výhody pro samici je u svazků, v nichž se samec zapojuje do širšího procesu rozmnožování (nejde pouze o přenos spermií) – přináší tím samici vyšší životaschopnost a plodnost, a ovlivňuje i fitness potomků (souhrnně v Price a kol. 1993). Školometné rozdělení na různé typy pohlavního výběru je z didaktického hlediska potřebné, skutečnost je ovšem složitější a lze předpokládat roli různých faktorů v evoluci jednoho ornamentu. Navíc je hranice mezi výběrem partnera na základě fisherovských kritérií a dobrých genů velice tenká (Kokko a kol. 2002) a to samé lze tvrdit o dobrých genech a přímých výhodách pro samici (Zelano a Edwards 2002).

Role péřových ornamentů v pohlavním výběru hrabavých byla potvrzena u bažanta obecného (*Phasianus colchinus*, Mateos & Carranza 1995) a křepela přilbového (*Cillipepla gambelii*, Hagelin 2002). Naopak experimenty u kura bankivského (*Gallus gallus*, Ligon & Zwartjes 1995), křepela šupinkatého (*Cillipepla gambelii* a *C. squamata*, Hagelin & Ligon 2001) a krocana divokého (*Meleagris gallopavo*, Buchholz 1995) roli samčích péřových ornamentů v samičím výběru a samčí kompetici nepotvrdily. Kimball a Ligon (1999) to vysvětlují tím, že seexuální dimorfismus péřových ornamentů hrabavých je pravděpodobně pod estrogenovou hormonální kontrolou. I dosavadní experimenty na koroptvi polní (Beani & Dessi-Fulgheri 1995) nepotvrdily skutečnost, že by péřové ornamenty hrály roli v samičím výběru a samčí kompetici. Způsob řízení sexuálního dimorfismu nebyl u koroptví testován, avšak podle námluvného chování tohoto druhu se vizuálně jeví, že podkova může hrát roli – samci stojí vzpřímeně a vystavují prsní část těla nadouváním se a čepýřením peří (osobní pozorování). Největší slabinou experimentu Beani a Dessi-Fulgherihovo (i těch na jiných druzích hrabavých) bylo neodfiltrování dalších efektů ovlivňujících samičí výběr, především hlasové projevy samců, které jsou pod testosteronovou kontrolou (Beani a kol. 1995), a tak mohou být jedním z primárních znaků, na základě kterých si samice vybírá partnera. K tomuto nedostatku jsem ve své práci přihlédla a při experimentálním

ověřování role samčího péřového ornamentu v samičím výběru u koroptve polní jsem efekt hlasového projevu samců odstranila.

1.3. Melaninové a karotenoidní pigmenty u ptáků

Ptáci jsou obratlovci, jejichž pokryv těla – peří – je často velmi barevné. Barevné peří je jejich nejpoužívanějším a velmi nápadným ornamentem, znakem. Barevnost vzniká dvěma způsoby: ukládáním pigmentů do peří nebo samotnou mikrostrukturou peří (tzv. strukturální zbarvení). Oba typy jsou velmi běžné (souhrnně v Hill & McGraw 2006). U koroptve polní se na zbarvení ornamentů podílejí oba způsoby barevnosti peří. Ve své práci jsem se zaměřila na pigmentové zbarvení: melaninové a karotenoidní. Především samci se vyznačují melaninovým ornamentem na hrudi v podobě podkovy a karotenoidním kožním proužkem s výrůstky pod a za okem. Oba ty to znaky se mohou vyskytovat i u samic, ale v omezené míře.

Melaninové pigmenty se projevují v podobě černé, hnědé, šedé a občas žlutohnědé barvy. Zvířata si dokážou melanin syntetizovat z aromatických aminokyselin fenylalaninu a tyrosinu (Hearing 1993). Rozeznáváme dvě hlavní formy melaninu – eumelanin a feomelanin, které se liší velikostí granulí, strukturou, chemickým složením (feomelanin obsahuje síru) a barvou (eumelanin je černo šedý, feomelanin je hnědý a žlutohnědý). Oba typy melaninu jsou často zastoupeny zároveň, přičemž jeden může převažovat a tím udílet hlavní barvu a její odstín (Jawor & Breitwisch 2003). Melanin se tvoří endogenně ve specializovaných pigmentových buňkách, u ptáků v melanocytech a následně je deponován v kůži a v peří (McGraw v Hill & McGraw 2006). Mnoho studií se věnovalo možnostem ovlivnění kvality melaninového ornamentu. Především byl testován vliv parazitice na kvalitu a velikost ornamentu. Fitze a Richner (2002) potvrdili, že melaninový ornament u sýkory koňadry (*Parus major*) je parazitací ovlivněn. U parazitovaných jedinců byl po následném přepelichání ornament menší. Tyto výsledky naznačují, že melaninový ornament může sloužit jako čestný signál vypovídající o kvalitě jedince (Fitze & Richner 2002). Stejně jako ornamenty pigmentované karotenoidy mohou být i melaninové ornamenty ovlivnitelné vnějšími podmínkami jako je složení potravy, onemocněním či již zmíněnou parazitací (Jawor & Breitwisch 2003, Griffith a kol. 2006), v produkci melaninem pigmentovaných ornamentů mohou hrát roli těžké kovy, příjem

aminokyselin a především hladina testosteronu (McGraw 2008). Většina experimentů testující vliv testosteronu na melaninový ornament byla provedena na vrabci domácím (*Passer domesticus*) a shodně podpořila teorii, že vysoká hladina testosteronu vede k vytvoření sytě černého ornamentu u tohoto druhu (souhrnně v McGraw 2008). I když mohou být melaninové ornamentey ovlivněny vnějšími faktory, podařilo se experimentálně potvrdit značnou dědičnost barevného projevu, a to u sovy pálené (*Tyto alba*, Roulin a kol. 1998). Z rodičů na potomky se dědí počet melaninových skvrn. Naopak u tohoto druhu nebylo potvrzeno ovlivnění melaninového ornamentu prostředím (Roulin a kol. 1998). Hodně barevných ornamentů se zdá být vysoce plastických a snadno modifikovatelných podmínkami prostředí. To může vést k závěru, že efekt prostředí hraje důležitější roli než genetické podmínky u vysoce variabilních barevných ornamentů. Ovšem prokážeme-li vliv prostředí, neznamená to, že projev ornamentu není také pod genetickou kontrolou (Hill 2007). Genetická a hormonální kontrola melaninového zbarvení může být také spojena s rozdíly ve fyziologii a chování jedinců (Ducrest a kol. 2008). Melanogeneze je kontrolována melanokortinovým systémem, který se skládá z melanokortinového MC₁ receptoru a jeho ligandů: melanokortinů (melanin stimulujících hormonů a adrenokortikotropních hormonů) a antagonistů (agouti signalizujících proteinů: ASIP). Melanokortiny jsou posttranslační bioaktivní peptidy kódované proopiomelanokortinovými geny (POMC) a mají neuroendokrinní a parakrinní funkci skrze navázání se na tkáňově specifické melanokortinové receptory MC₁₋₅ (Schiöth a kol. 2005). Melanokortiny svým navázáním na 5 melanokortinových receptorů regulují fyziologické funkce zahrnující právě melanogenezi, ale také odpověď na stres, energetickou homeostázi, protizánětlivou odpověď, sexuální aktivitu a rezistenci k oxidačnímu stresu a agresivitu (Ducrest a kol. 2008). Právě kovariance mezi intenzitou melaninového zbarvení a jinými fenotypickými znaky je založena na různé aktivitě peptidů pocházejících z aktivity POMC genů nebo jejich antagonistů agouti signalizujících proteinů (ASIP). Proto například ve srovnání se světle zbarveným jedincem je tmavě zbarvený jedinec: více rezistentní ke stresujícím faktorům, které zahrnují glukokortikoidní odpověď, lépe snižuje zánětlivou odpověď a zvyšuje proliferaci B a T buněk imunitního systému, lépe reguluje energetickou rovnováhu mezi příjmem potravy a výdejem energie, je více rezistentní k oxidačnímu stresu, je více sexuálně aktivní a je agresivnější (shrnutí v Ducrest a kol. 2008 a v Roulin a Ducrest 2011). Kromě toho i samotné melaninové zbarvení je závislé na látkách ovlivňujících melanogenezi – především jde o ovlivnění

množství eumelaninu a feomelaninu v ornamentu. Molekuly jako agouti a glutathion spouští produkci feomelaninu a brzdí produkci eumelaninu a naopak hormony jako melanokortiny mají opačný efekt a brzdí produkci feomelaninu a spouští syntézu eumelaninu (Roulin a kol. 2011).

Melaninové ornamenty lze považovat za nákladné. Kromě fyziologických nákladů spojených s produkcí melaninového ornamentu může být pro jedince nákladné (z hlediska času a rizika zranění) také obhajování dominance a postavení vůči podobně ornamentovaným jedincům. Díky své nákladnosti mohou být melaninové ornamenty považovány za čestný signál kvality jedince a mohou se uplatnit v pohlavním výběru (Jawor & Breitwisch 2003). Sociální role a kompetiční schopnost melaninového ornamentu se může projevovat také skrze testosteronovou regulaci melanogeneze a testosteronu jako spouštěče sexuálního a agresivního chování samců (Bókony a kol. 2008). Výše uvedené hypotézy lze experimentálně ověřit u koroptve polní. Na obrázcích níže (Obr. 1. a 2.) ukazují možné projevy melaninového ornamentu u samců i samic tohoto druhu.



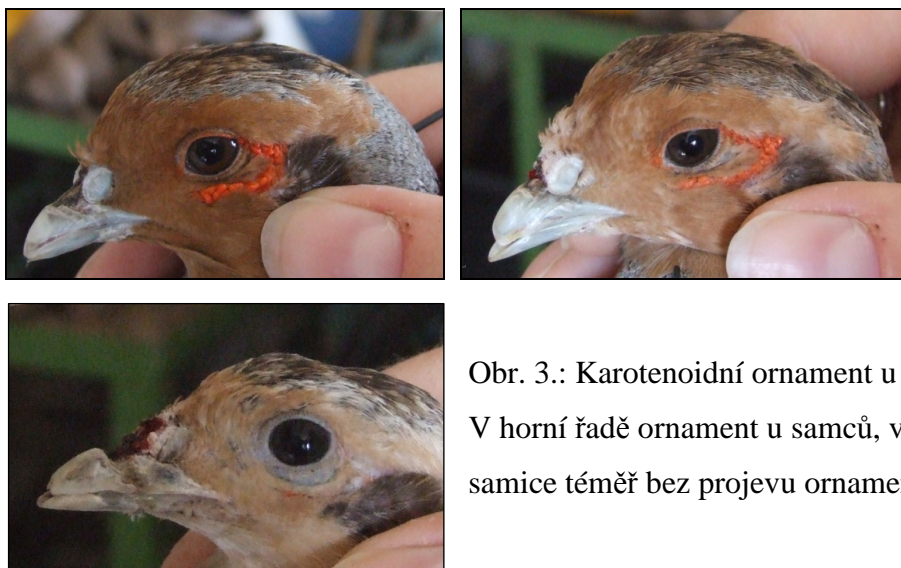
Obr. 1.: Znázornění přirozené variability melaninového ornamentu u samců koroptve polní. Vlevo samec s přirozeně velkou podkovou, vpravo samec s přirozeně malou podkovou.



Obr. 2.: Znárodnění melaninového ornamentu u samic koroptve polní. Vlevo samice bez ornamentu. Vpravo samice s detekovatelným melaninovým ornamentem.

Karotenoidní pigmenty jsou především barvy červené, oranžové a žluté (Brush & Power 1976). Tvoří barevné ornamenty jak na kůži, tak na peří. Jejich zvláštností je, že je obratlovcí neumí syntetizovat a musí je přijímat v potravě. Proto je exprese karotenoidního zbarvení peří a kůže u ptáků zčásti závislá na jejich schopnosti najít, pozřít, transportovat a modifikovat karotenoidní pigmenty v těle (Brush 1990 podle Hill 1995). Složení karotenoidů a jejich koncentrace v peří a kůži je tedy ovlivněna složením potravy a faktory metabolickými, fyziologickými a genetickými (Brush & Power 1976). Projev karotenoidního pigmentu v ornamentu odráží množství a složení karotenoidů v potravě: při přechodu ze stravy bohaté na karotenoidy na stravu chudší se po přepelichání změní i barevnost péřového ornamentu na světlejší odstín a naopak strava bohatá na karotenoidy způsobuje po přepelichání sytější odstín ornamentu (Hill 1992, Hill 1994, McGraw & Hill 2001). Dostupnost a složení karotenoidů v potravě odráží také velikost péřového karotenoidního ornamentu (Hill 1992). Přesný metabolismus karotenoidů a jejich deponování v ptačím těle není zcela znám (McGraw 2004). Avšak je velmi dobře známo, že karotenoidy působí v těle jako antioxidanty, snižující oxidační stres. Náklady na snížení oxidačního stresu tak mohou zapříčinit trade-off mezi zdravím jedince a expresí ornamentů jako sexuálních znaků (Schantz a kol. 1999, Pike a kol. 2007). Karotenoidní ornamenty mohou být navíc ovlivněny nemocemi a parazitární infekcí (přehled v Lozano 1994, Schantz a kol. 1999, Mougeot a kol. 2007). Karotenoidní ornamenty tak mohou signalizovat schopnost jedince udržet oxidativní

rovnováhu svého metabolismu a schopnost čelit oxidačnímu stresu: jen velmi kvalitní jedinci s dostatkem antioxidantů si mohou dovolit investovat karotenoidní pigmenty do svých ornamentů (Pike a kol. 2007, Alonso-Alvarez a kol. 2008). Experimentální práce prokázala vliv parazitů na kvalitu karotenoidního ornamentu právě skrze oxidační stres. Navíc jedinci zbavení parazitů byli schopni zlepšit karotenoidní ornament individuálně - úměrně sníženému oxidačnímu stresu (Mougeot a kol. 2010). Karotenoidního zbarvení může sloužit jako signál kvality imunitní odpovědi a jako signál schopnosti čelit oxidačnímu stresu (Pérez-Rodríguez a kol. 2010). Na obrázcích níže (Obr. 3.) je znázorněn projev karotenoidního ornamentu u samců a samic koroptve polní. Již bylo potvrzeno, že se u tohoto ornamentu jedná o karotenoidní pigmentaci (Marsík & Albrecht, nepublikovaná data) a také bylo potvrzeno, že exprese karotenoidního zbarvení u koroptví odráží kondici jedince (Vinkler a kol., nepublikovaná data).



Obr. 3.: Karotenoidní ornament u koroptve polní. V horní řadě ornament u samců, ve spodní řadě samice téměř bez projevu ornamentu.

Mnoho prací je zaměřeno na ověřování předpokladu, že melaninové i karotenoidní ornamenty u ptáků slouží jako sexuální či sociální signály. Většina prací je však korelativních a jen velmi málo je experimentálních.

Některým pracím se podařilo potvrdit hypotézu, že si samice vybírají jako partnera pro rozmnožování barevnějšího samce s většími ornamenty, aby získaly výhody z takového spojení. Tedy, že ornamentace peří samců je pozitivně korelována s rodičovskou péčí, kvalitou mláďat a reprodukčním úspěchem – tzv. „good parent hypothesis“. Samice může využít expresi takových znaků k identifikování vysoce kvalitního partnera (Hoelzer 1989). V případě melaninových pigmentů byla tato role

potvrzena vrabce domácího (*Passer domesticus*, Møller 1988) a u salašníka modrého (*Sialia sialis*), který má velký melaninový ornament na hrudi (Seifferman & Hill 2003). Samci s rozsáhlejší skvrnou a sytější barvou skvrny lépe zaopatřili svá mláďata, která byla při výletu z hnízda hmotnější, a také se tito samci párovali se samicemi, které dříve zahnízdily (Seifferman & Hill 2003). Avšak již dříve provedené experimenty odhalily, že i méně ornamentovaní samci mohou být samicemi preferováni a mohou mít vyšší reprodukční úspěch než samci s velmi výrazným ornamentem. To je vysvětlováno tak, že méně ornamentovaní samci jsou lepší rodiče především v hlídání hnízda a shánění potravy (Lemon a kol. 1993, Griffith a kol. 1999). Rozmanité výsledky v samičím výběru lze vysvětlit tím, že samičí výběr může být ovlivněn trade-offs mezi různým samčím chováním a morfologickými znaky, přičemž samice může flexibilně volit, který samec ji přinese větší výhody vzhledem k nejdůležitějším lokálním podmínkám (Griffith a kol. 1999). Samice si vybírají nejbarevnějšího samce i v případě karotenoidních pigmentů - tedy samce nejčervenějšího (Hill 1990, Johnson a kol. 1993). Barevnost karotenoidního ornamentu je stejně jako u melaninových ornamentů spolehlivým signálem samčích rodičovských investic do mláďat. Preferencí takového samce získává samice přímé výhody pro sebe i mláďata (Hill 1991). Role melaninového ornamentu byla potvrzena také v případě samčí kompetice. Studd a Robertson (1985) experimentálně potvrdili, že sytost a jasnost melaninového péřového ornamentu pozitivně koreluje se samčí agresivitou u lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*).

Dosavadní výsledky lze shrnout takto: reprodukční parametry a přežití je u některých ptačích druhů ovlivňováno melaninovými ornamenty, avšak u některých druhů nikoliv. Role melaninový ornamentů v pohlavním výběru není obecně dána, ale je druhově specifická nebo je úzce vázána jen na určitý znak (Meunier a kol. 2011). Role melaninového ornamentu byla potvrzena také v případě samčí kompetice.

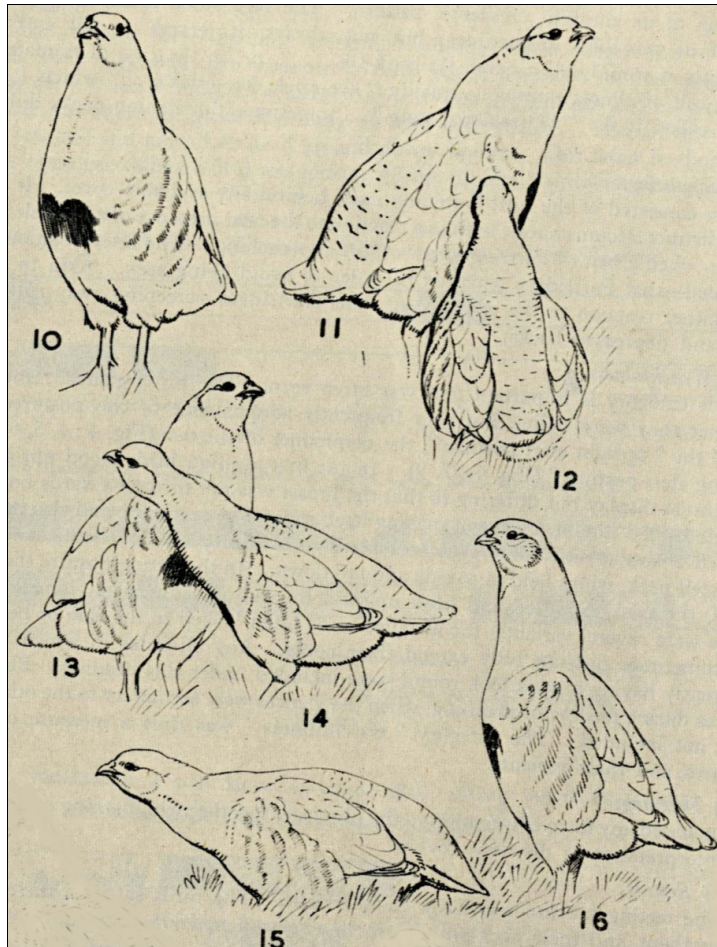
1.4. Koroptev polní (*Perdix perdix*)

Modelovým druhem v této práci je koroptev polní (*Perdix perdix*, Linnaeus, 1758), která se taxonomicky řadí do řádu hrabavých (Galliformes), čeledi bažantovitých (Phasianidae), podčeledi koroptve (Perdicinae). Rod *Perdix* zahrnuje 3 druhy koroptví – koroptev polní (*Perdix perdix*), koroptev vousatou (*Perdix dauuricae*) a koroptev tibetskou (*Perdix hodgsoniae*). Celý rod *Perdix* je monofyletický. Za bazální všem ostatním koroptvím se považuje koroptev tibetská (*Perdix hodgsoniae*), koroptev polní (*Perdix perdix*) je sesterská koroptvi vousaté (*Perdix dauuricae*). Speciace rodu *Perdix* byla zapříčiněna zdvihem tibetské náhorní plošiny v pozdním pliocénu-brzkém pleistocénu a dobami ledovými v pleistocénu (Bao a kol. 2010). Koroptev polní má kompaktní, zavalité tělo s malou kulatou hlavou. Zbarvení je šedohnědé s rezavě červeným ocasem. Na hlavě a hrdle je oranžově hnědá „maska“. Na bocích jsou výrazné kaštanově hnědé proužky, hrud' je popelavě šedo-bíle vlnkovaná. Nápadný je kaštanově hnědý péřový ornament tvaru podkovy na hrudi (dále jen podkova), který je u samic menší nebo není přítomen vůbec. U samců je také výraznější červený kožní lem pod okem. Mládě je žlutohnědé až šedohnědé bez oranžové masky, bez šedé hrudi a nemá hnědý podkovovitý ornament (Svensson a kol. 2010, Dahlgren 1990).

Jenkins (1961) se velmi dlouho věnoval studiu behaviorálních projevů a ekologických nároků tohoto druhu a velmi podrobně je popsal. Koroptev polní je krátkověký, sociálně monogamní pták (osobní komunikace s Pavlem Muclingrem), který po dobu rozmnožování zůstává v páru, a o mláďata pečují oba rodiče (Jenkins 1961). Pro studium samičího pohlavního výběru je tento druh vhodný, jelikož koroptve zřizují a hájí své reprodukční teritorium až po vytvoření páru v jarním období (Blank & Ash 1956). Samice si proto vybírá na základě pozorovaných fenotypových a behaviorálních projevů samce. Naopak v podzimním období se koroptve sdružují do hejnek o velikosti 5-15, ale i 25 jedinců složených s příbuzných rodinek i nepříbuzných ptáků, ve kterých přežívají zimu. Hejnko obývá malé území po dobu několika měsíců. Sdružení do hejn a dobrá znalost malého území jim patrně dává větší šanci na přežití zimního období (Blank & Ash 1956, Jenkins 1961, Watson a kol. 2007). Na jaře se v hejnků začínají utvářet páry pro nastávající období rozmnožování. Přitom dochází k bojům o partnery v rámci obou pohlaví. Vytvořený pár opouští hejnko (Dahlgren 1990). K tvorbě páru v rámci hejnika dochází především u ptáků, kteří spolu hnízili již

předešlou sezónu. Mladí nespárovaní samci vlastní hejnko opouštějí a hledají jiná hejnka, ve kterých se dvoří samicím. Musí však čelit agresí místních samců (Jenkins 1961, Beani & Dessi-Fulgheri 1995). Mladé páry se mohou několikrát rozpadnout a jedinci si hledají nové partnery. Osamostatněné páry často čelí návštěvám nespárovaných samců usilujících o samici (Novoa 2006, Jenkins 1961), kteří hojně migrují krajinou (Šálek & Marhoul 2008). Je to častý jev, jelikož poměr pohlaví je výrazně posunut ve prospěch samců (Blank & Ash 1956, Jenkins 1961). V dubnu si pár vybírá místo pro hnízdění, vybírá jej především samice. Vejce jsou snášena koncem dubna a začátkem května. Snůška má v průměru 15 vajec (Pulliainen 1971). Inkubace trvá 23-24 dní a mláďata se klubou na začátku června. Oba rodiče je vodí a chrání, dokud se mláďata plně neosamostatní (Jenkins 1961).

Námluvy koroptví zahrnují bohaté behaviorální projevy. Jejich podrobný popis byl použit pro vytvoření etogramu ve výběrových experimentech (viz níže) – dokázala jsem rozlišit jednotlivé komponenty chování obou pohlaví a rozhodnout o síle samicích preferencí pro daného samce. S námluvami obvykle začínají samci, avšak chování projevující zájem je oboustranné. Námluvné chování samců je těžko rozlišitelné od hrozebného chování. Na hrozbu mnohdy reagují i samice a začnou si hrozícího samce namlouvat v domnění, že se jim samec dvoří (Jenkins 1961). Při dvoření stojí samec vzpřímeně s nataženým krkem směrem vzhůru a snaží se být co největší. Peří nadouvá a především vystavuje melaninový ornament na hrudi. Občas trhavě trká ocáskem a hlasitě volá „tik-tik-tik...“ nebo „kee-erick, kee-erick...“ (Svensson a kol. 2010, Jenkins 1961). Samice už z dálky zaujmou postoj, ve kterém prodlouží krk a hlavu nesou v různých úrovních horizontálně, celé jejich tělo působí prodlouženě. V blízkosti samce drží samice svou hlavu a zobák je namířený směrem k melaninovému ornamentu na hrudi nebo směrem ke kresbě na křídlech. Samice před samcem stojí nebo jej obchází a přitom hlavu zvedá a sklání a její krk se typicky vlní – toto chování bylo popsáno jako „sinuous-neck display“ (Jenkins 1961, Beani & Dessi-Fulgheri 1995). V konečné fázi námluv stojí samec se samicí proti sobě a třou o sebe krky a někdy i hrudi. Toto chování trvá jen velmi krátce. Po tomto chování kopulace většinou nenásleduje, ale přejde obvykle do komfortního chování či hledání potravy. Kopulace mnohdy nastává po krmení, kdy se samice přitiskne celým tělem k zemi. Samec na samici nasedne a zobákem se přidržuje jejího peří na krku. Kopulace trvá několik sekund (Jenkins 1961).



Obr.4.: 10,11,13 – namlouvací postoj samce, 11-14 – vzájemné namlouvání, samice předvádí „sinuous neck display“, 15 a 16 – samice se přitiskává k zemi před kohoutem a vybízí ke kopulaci (podle Jenkins 1961).

1.5. Cíle práce:

1. Experimentální ověření schopnosti samic vnímat pachové podněty samců u koroptve polní.
2. Experimentální ověření role péřového melaninového ornamentu samců v samičím výběru a samčí kompetici u koroptve polní.
3. Experimentální ověření vlivu péřového melaninového ornamentu samců a fenotypové podobnosti partnerů v páru na reprodukční úspěšnost koroptve polní.

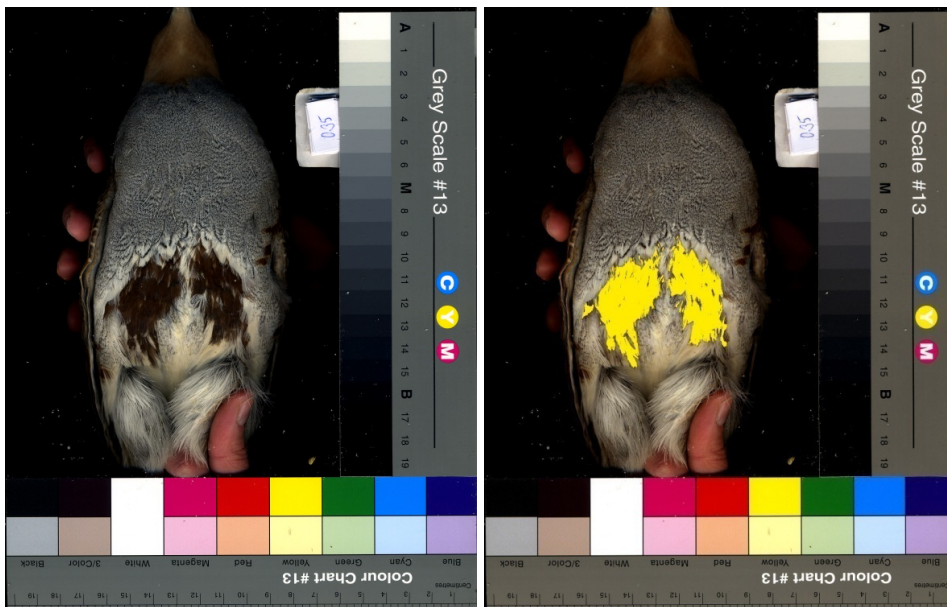
2. Metodika

2.1. Experimentální vzorek a měření fenotypových charakteristik

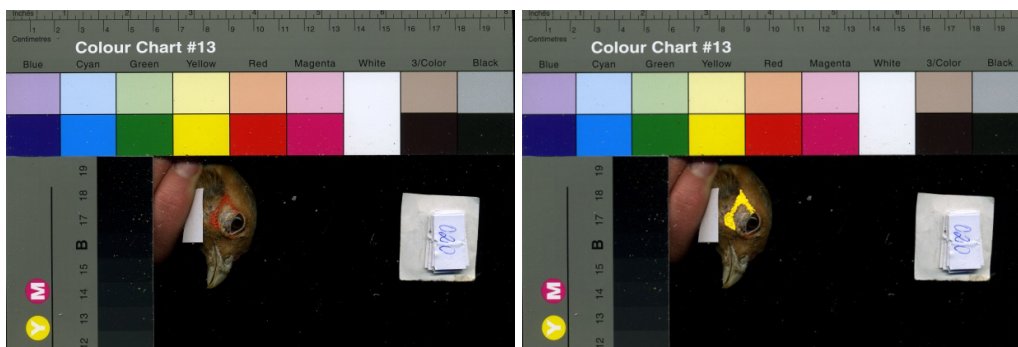
Pro všechny typy experimentů byli použiti faremně odchovaní jednoletí ptáci z odchoven v Jinačovicích, Letonicích a Černé Stráni. Experimenty probíhaly v areálu Oddělení populační biologie Ústavu biologie obratlovců ve Studenci. Zde se nacházelo 6 voliér pro ubytování ptáků a odděleně pokusná voliéra. Ubytovací voliéry poskytly zázemí pro 30 ptáků, pohlaví byla oddělena a ptáci neměli vizuální kontakt s jedinci ve vedlejší voliére. Pokusní jedinci byli dováženi postupně dle volné kapacity. V ubytovacích voliérách měli k dispozici potravu a vodu ad libitum. Dovezení jedinci byli ihned okroužkováni šedými kovovými kroužky s vyraženým číslem, byla jim změřena délka běháku (dále jen tarsu) pomocí digitální šuplery (mm, s přesností na 2 desetinná místa), odebral se krevní vzorek. Každý pták byl zvážen pomocí pesoly (g, s přesností na polovinu desítek jednotek) a na scanneru s přiloženým měřítkem a škálou barev byla vyfocena melaninová podkova na hrudi a karotenoidní kožní proužek za okem. Plocha podkovy i kožního proužku byla následně spočtena pomocí programu Adobe Photoshop CS3 Extended (postup viz níže). Ve stejném programu byly změřeny také komponenty barvy karotenoidního ornamentu za okem (viz níže). Před zařazením do pokusu měli ptáci 3 denní klid pro aklimatizaci. Experimenty byly uskutečněny v březnu a v dubnu v letech 2010 a 2011. Březen a duben jsou měsíce aktivního vyhledávání partnera pro páření a hnízdění u koroptví (Jenkins 1961).

Pro změření plochy melaninové podkovy a karotenoidního proužku za okem bylo nutné každého jedince oskenovat na stejném scanneru s pevným nastavením v prostředí temného stanu (vyrobena vlastní konstrukce 50x50x100 cm, potažená černou tkaninou). Temný stan zaručil stejné světelné podmínky všech naskenovaných obrázků, ze kterých pak byly měřeny komponenty barvy ornamentu. Na ploše scanneru byly přiloženy barevná škála a měřítko označující délku 1 cm. Výsledný obrázek byl zpracován v programu Adobe Photoshop CS3 Extended ver. 10.0 (1990-2007, Adobe Systems Incorporated), který umožňuje počítat vybranou plochu na základě převedení měřítka z jednotek délky (cm) na počet pixelů a z výsledného počtu pixelů na jednotky plochy (cm²). Počet pixelů vyjadřující ve skutečnosti 1 cm délky byl stanoven pomocí

funkce Ruler tool. Tato funkce umožnila vybrat přesnou délku odpovídající jednomu centimetru na naskenovaném přiloženém měřítku. Díky pevnému nastavení scanneru byl tento převod u všech obrázků stejný a to 80 pixelů=1cm. Samotná plocha ornamentu byla vybrána pomocí funkce Magic wand tool. Program následně sám spočetl přesnou plochu pomocí příkazu Record Measurements na základě vybraného objektu. Na obrázcích 5 a 6 znázorňují, jakým způsobem byla plocha ornamentů pro výpočet plochy vybírána. V případě focení melaninového ornamentu digitálním fotoaparátem s přiloženým měřítkem byl postup výpočtu plochy pozměněn a to tak, že u každé fotografie se podle přiloženého měřítka musela pomocí funkce Ruler tool určit převodní jednotka, tedy kolik pixelů je 1 centimetr. Další postup se shodoval s výše uvedeným pro ornamenty vyfocené scannerem.

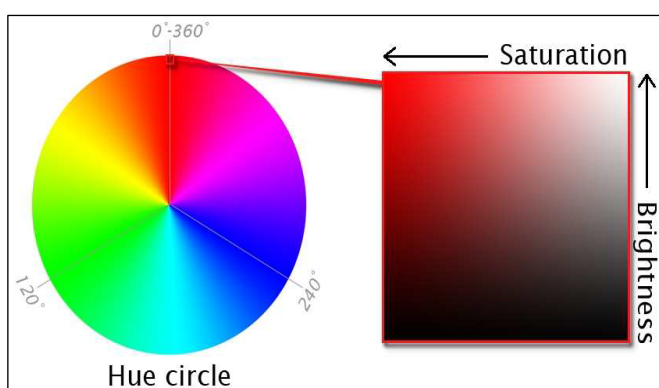


Obr. 5.: Výpočet plochy melaninového ornamentu u koroptve. Vlevo naskenovaný obrázek s měřítkem délky a barevnou škálou. Vpravo stejný obrázek s ukázkou výběru plochy ornamentu.



Obr. 6.: Výpočet plochy karotenoidního ornamentu u koroptve. Vlevo naskenovaný obrázek s měřítkem délky a barevnou škálou. Vpravo stejný obrázek s ukázkou výběru plochy ornamentu.

U karotenoidního ornamentu za okem byl kromě plochy počítán také HSB barevný model, tedy určení odstínu (hue), sytosti (saturation) a jasu (brightness) barvy ornamentu (Smith 1978). Hue – je definováno jako barevný tón, odstín dané barvy a nabývá hodnot 0° až 360° . Obecně se označuje názvem barvy jako je červená, modrá, zelená, atd. Hodnoty v rozmezí $340\text{--}360^\circ$ jdou z červenofialového do čistě červeného odstínu, hodnoty v rozmezí $0\text{--}25^\circ$ přechází z čistě červeného do oranžového odstínu. (Ciechomski a kol. 2005). U faremně odchovaných jedinců koroptví použitých v experimentech se pohyboval odstín karotenoidního ornamentu v hodnotách: $\text{min}=3,2^\circ$ - červená, $\text{max}=24,6^\circ$ - oranžová, $\text{mean}=11,94^\circ \pm 0,65^\circ \text{SE}$, tedy v rozmezí červeného až oranžového odstínu bez příměsi fialové. Saturation – jedná se o sytost barvy, její čistotu. Sytost představuje množství šedi v poměru k odstínu a měří se v % od 0% (což je šedá barva) do 100% (což je plně sytá barva). Brightness – jde o jas barvy, tedy její relativní světlost nebo tmavost. Měří se v % od 0% (černá) do 100% (bílá, Ciechomski a kol. 2005).



Obr. 7.: Znázornění HSB barevného modelu. Odstín (Hue) je znázorněn kruhovou oblastí. Čtvercová výseč znázorňuje na svislé ose jas (Brightness) a na vodorovné ose sytost (Saturation), (podle Ciechomski a kol. 2005).

Určením průměrných hodnot těchto parametrů jsem dosáhla barevné charakteristiky karotenoidního ornamentu každého jedince a srovnání exprese ornamentu mezi jedinci. HSB hodnoty jsem získala z ornamentů naskenovaných v prostředí tmavého stanu scannerem s pevným nastavením a přiloženou barevnou škálou. Určování HSB hodnot bylo provedeno v programu Adobe Photoshop CS3 Extended. V otevřeném obrázku jsem nejprve srovnala barvy definováním bílé, černé a šedé z přiložené barevné škály a následně zkontrolovala, zda hodnoty standardu odpovídají barvám v naskenované barevné škále (pro hue: žlutá 56, červená 0). Na ornamentu jsem vybrala vždy 8 bodů a pro každý bod zjistila hodnoty HSB: hue (°), saturation (%), brightness (%). Výsledné hodnoty pro jednotlivé parametry celého ornamentu jsem získala zprůměrováním všech 8 hodnot každého parametru.

Naměřené hodnoty výše vyjmenovaných fenotypových charakteristik samic a samic byly využity pro cílený výběr jedinců do experimentů a sloužily jako proměnné ve statistických analýzách. Všechny behaviorální experimenty byly nahrávány kamerou (Videorekordér DVR YK 9107 s kamerou IRK 12 napájené externím 12V akumulátorem) a vyhodnocovány pomocí programu ACT.EXE (verze 2.1, Vrba a Donát).

2.2. Pachové vjemy při výběru partnera - čichové experimenty u koroptve polní

Experimenty testující schopnost samic vnímat pachové podněty samců byly provedeny v letech 2010 a 2011 v areálu Oddělení populační biologie Ústavu biologie obratlovců ve Studenci. V každém roce bylo využito jiné experimentální zařízení.

V roce 2010 bylo pro tento experiment použito 26 samic a 26 samců, kteří byli nejprve zařazeni do výběrových experimentů testujících roli melaninového ornamentu a v těchto experimentech projevovali tendenci aktivně si vybírat partnera (jasné behaviorální projevy námluv, viz Jenkins 1961). Podstatným předpokladem experimentu bylo chtění samice se párovat se samcem. Experimentální zařízení bylo složeno z velké plastové bedny obdélníkového tvaru o rozměrech 120x50x50cm (d,š,v) s horním víkem vyplněným pletivem a s krátkými stěnami z průhledného plexiskla, a ze dvou čtvercových plastových beden o rozměrech 50x50x50cm s odnímatelným horním

víkem a s jednou boční stěnou z průhledného plexiskla (viz obr. 8.). Ve velké obdélníkové bedně byly ve dvou protilehlých rozích trubice s perforovanými otvory přivádějící vzduch. Trubice byly napojeny z vnější strany bedny na nerezové hadice a pumpu. Hadice byly napojeny též na speciálně upravené tlakové hrnce, které měly dva otvory - pro přívod vzduchu z okolí a pro odvod vzduchu do experimentálního zařízení (viz obr. 9.). Tlakové hrnce sloužily pro uzavření samce tak, aby vzduch procházející hrncem nabíral pachové molekuly jedince a odváděl je do velké bedny, v níž se pohybovala samice. Pach samce byl přiváděn vždy pouze z jednoho rohu, z rohu opačného byl přiváděn čistý vzduch, strany se náhodně střídaly.



Obr. 8. (vlevo): Experimentální zařízení pro rok 2010

Obr. 9. (vpravo): Detail na speciálně upravený tlakový hrnec a jeho napojení na pumpu

V roce 2011 bylo pro pachový experiment použito 32 samic a 32 samců, kteří byli nejprve zařazeni do výběrových experimentů testujících roli melaninového ornamentu a v těchto experimentech projevovali tendenci aktivně si vybírat partnera. Experimentální sestava byla v roce 2011 pozměněna a rozšířena o další plastovou bednu – malý obdélník 40x40x50cm s poklopem z pletiva a jednou stěnou vysouvací z plexiskla (viz obr. 10. a 11.). Tato bedna se napojuje na jednu z dlouhých stran velké obdélníkové bedny. Další změnou je přesunutí trubic uvnitř velké bedny do rohů opačné dlouhé stěny a vytvoření předělového trojúhelníku uprostřed velké bedny. Pach samce byl opět přiváděn pouze z jednoho rohu, z rohu druhého byl přiváděn čistý vzduch, strany se náhodně střídaly. Změnou experimentální soustavy jsem docílila lepší schopnosti rozpoznat samičí preferenci.



Obr. 10. a 11.: Vlevo celkový pohled na experimentální bednu a vpravo pohled shora do experimentální bedny se samicí

V obou letech sestával experiment ze dvou částí:

1. část přivykací – samice byla umístěna do velké obdélníkové bedny (rok 2010) nebo do malé přídatné obdélníkové bedny (rok 2011) a byla zde ponechána 20 min v klidu, přitom byly puštěny obě pumpy, aby si samice přivykla na hluk. Pak byla samice odchycena a bedna vyčištěna methanolem. Následovala část samotného experimentu

2. část experimentální - samec byl umístěn do tlakového hrnce a oba hrnce byly napojeny na hadice přivádějící vzduch do experimentální bedny. Před vložením samice do bedny byly spuštěny pumpy, zapnuta kamera visící 2,5 metru nad bednou a puštěna nahrávka hlasu samce přes reproduktory, které byly umístěné nad trubicemi přivádějícími vzduch do velké bedny. Experiment trval 20 minut. Samice byla stimulována nahrávkou hlasu samce po dobu 7 minut. Po každém experimentu byly bedny a tlakové hrnce vymyty metanolem, hadice pročištěny čistým vzduchem.

Pro všechny experimenty byla použita stejná nahrávka hlasu samce (úprava z Hlas pro tento den - Ptáci našich polí a luk CD1, Radioservis). Každá samice byla v experimentu použita vždy jen jednou a pro pokus ji byl vybrán samec, se kterým se nesešla v předchozích výběrových experimentech.

2.3. Výběr partnera a samčí kompetice u koroptve polní – vliv melaninového ornamentu

Experimenty testující vliv samčího ornamentu na samičí výběr u koroptve polní provedli již Beani a Dessi-Fulgheri (1995). Metodika jejich experimentu však netestovala pouze vizuální podněty a jejich výsledky silně ovlivnily akustické signály – tedy hlasové projevy samců. Samice si primárně vybíraly partnery s intenzivním, často opakovaným voláním. Ve svých experimentech jsem pozměnila metodiku tak, abych hlasové projevy samců eliminovala. Samice se mohla při svém výběru rozhodovat pouze na základě vizuálních podnětů – samčího melaninového ornamentu na hrudi. Bohužel, nebylo možno plně odfiltrovat efekt chování samce. To platí především o experimentech, v nichž nebylo manipulováno velikostí podkovy. Metodika experimentů byla zvolena tak, aby byl otestován předpoklad, že samci s větším melaninovým ornamentem na hrudi jsou pro samice atraktivnější a častěji uspějí v samičím výběru partnera. Druhou testovanou hypotézou bylo ověření role samčího ornamentu v kompetici mezi samci: samci s větším melaninovým ornamentem na hrudi jsou agresivnější a s větší pravděpodobností uspějí v boji se sokem. Předpokládala jsem, že ornament může sloužit jako signál agresivity a dominance samce, který upozorňuje ostatní samce o kvalitách jedince, čímž lze předejít možnému střetu.

Tato část experimentální práce sestávala ze 4 typů experimentů, které byly rozděleny na 2 bloky (female choice - FCH, male-male competition - MMC). V první bloku (FCH) byl testován samičí výběr na základě vizuálních podnětů. V druhém bloku (MMC) pak samčí kompetice - bojeschopnost a agresivita. Hlavním sledovaným parametrem ve všech typech experimentů byl vliv samčí melaninové podkovy na hrudi a její variabilita.

V roce 2010 bylo pro experimenty použito 35 samic a 42 samců, v roce 2011 43 samic a 60 samců. Při sestavování experimentálních setů bylo vždy přihlíženo k hodnotám hlavních charakteristik, které byly pro daný experiment potenciálně zásadní. U každého samce bylo možno přihlížet k těmto charakteristikám: hmotnost, délka tarsu, plocha melaninového ornamentu na hrudi, plocha karotenoidního ornamentu za okem, HSB hodnoty karotenoidního ornamentu za okem. U samic se jednalo o tyto charakteristiky: hmotnost, délka tarsu, přítomnost či nepřítomnost melaninového ornamentu.

2.3.1. FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní

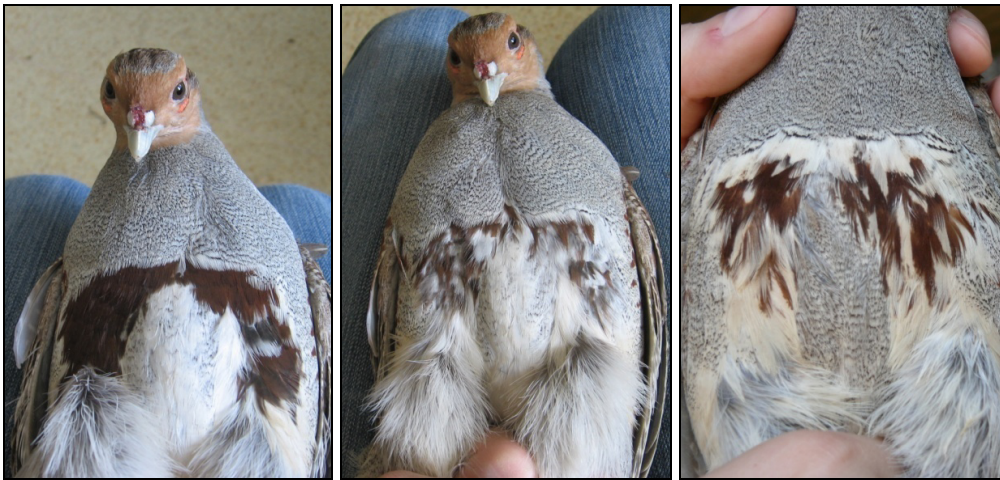
V tomto experimentu byli jednotlivým samicím předkládáni vždy dva samci s nemanipulovaným melaninovým ornamentem (podkovou) na hrudi. Jeden samec s přirozeně velkou podkovou a druhý samec s přirozeně malou podkovou. U samce s velkou podkovou byla plocha ornamentu vždy minimálně jeden a půl násobkem plochy ornamentu druhého samce.

Samotný experiment probíhal ve venkovní voliére kryté ze 4 stran proti ostrému slunečnímu světlu a nepřízní počasí. Rozměry voliéry činily 4x3m. Samice byla umístěna do zakryté přepravy s otevíratelnou přední stěnou. Otevírání přepravy bylo řešeno na dálku pomocí západky na šňůře. Ve vzdálenosti 2,5m před přepravkou byly umístěny v řadě 3 obdélníkové bedny z plexiskla o rozměrech 40x40x50cm. U každé bedny byla jedna stěna neprůhledná. Do krajních beden byli vloženi samci vybráni pro daný pokus. Rozdělení samců do beden bylo náhodné. Oba samci měli zobáky omotané hnědou tkaninovou náplastí. Ta jim zamezovala projevovat se hlasově. Odfiltrování hlasového projevu samců pomocí náplasti a jejich izolace v bedně byly pro tento experiment klíčové, protože jsem chtěla testovat pouze vizuální podněty, které měla samice k dispozici. Samci na sebe navzájem neviděli díky neprůhledným stěnám, avšak samice viděla na oba samce stejně dobře již z přepravy. To ji umožnilo si oba důkladně prohlédnout před vypuštěním. Poté, co si samice měla možnost prohlédnout oba samce, byla otevřena dvířka přepravy a samice se mohla volně pohybovat po voliére. Pokus trval 15 min od vypuštění samice z přepravy a chování samice bylo zaznamenáváno kamerou ze vzdálenosti 4 metrů. Video bylo následně zpracováno pomocí programu ACT.EXE. Hlavním sledovaným parametrem byl čas strávený samicí u každého ze samců. Samice i samci byli využiti v tomto experimentu vždy pouze jednou.

2.3.2. FCH2 – samičí výběr – samci manipulovaní

Experiment FCH2 se svým uspořádáním nelišil od experimentu FCH1. Probíhal na stejném místě a za stejných podmínek. Rozdílný byl výběr samců pro pokus. Pro každou samici byl vybrán pár samců, který měl sledované fenotypové znaky ve vytyčeném rozmezí. Rozdíl ve změřené váze samců nesměl být vyšší než 25g.

Ve změřené ploše ornamentu se nesměli lišit o více než 2 cm². Se samci vybranými dle výše uvedených kritérií bylo před experimenty manipulováno. Náhodně byl jednomu z nich zmenšen pérový melaninový ornament na hrudi jeho ostříháním (viz obr. 12.). Zmenšený ornament byl poté naskenován a spočetla se jeho plocha. Druhý samec byl v mém experimentu falešně manipulován – prošel stejným procesem, ale peří nebylo ostříháno, proces stříhání se pouze simuloval. Následoval samotný pokus – jeho podoba byla shodná s metodikou popsanou v experimentu FCH1. Samice i samci byli využiti v tomto experimentu vždy pouze jednou.



Obr. 12.: Na obrázku zleva doprava – samec s přirozeně velkou podkovou, stejný samec po manipulaci ostříháním, jiný samec s přirozeně malou podkovou.

2.3.3. MMC1 – samčí kompetice - boj nemanipulovaných samců

Tento experiment spolu s experimentem MMC2 nebyl zaměřen na výběr partnera samicí, ale jeho cílem bylo otestovat roli pérového melaninového ornamentu v kompetici mezi samci. Hlavním předpokladem bylo, že velikost ornamentu odráží agresivitu jedince a schopnost zvítězit v boji nad sokem. Výhrou v boji se samec stává atraktivnější pro samici a má vyšší šanci na spárování a rozmnožení.

Experiment byl realizován ve stejné pokusné voliéře, kde probíhaly experimenty FCH1, FCH2. Dva samci byli umístěni do jedné přepravky s přední stěnou mřížovanou a s otevíráním na dálku. Samice byla umístěna do vzdálenosti 2,5m před přepravku do bedny z průhledného plexiskla. Svou přítomností stimulovala samce k vzájemnému soupeření. Celý pokus byl nahráván na kameru vzdálenou 4 metry od samice. Po otevření přepravky ze vzdáleného místa měli samci přístup do voliéry a do blízkosti

samice. Pokus trval 15 minut od momentu, kdy oba samci opustili přepravku. Sledovanými parametry bylo: kdo zaútočil první a zaznamenání vítěze. Video bylo následně vyhodnoceno pomocí programu ACT.EXE. Pro pokus byli vybráni vždy dva samci -jeden s přirozeně velkou podkovou, druhý s přirozeně malou podkovou. Rozdíl ve změřené váze samců nesměl být vyšší než 25g. Samci museli splňovat ještě další kritérium, nesměli pocházet ze stejné voliéry, aby se zamezilo možné předchozí vzájemné hierarchii těchto dvou jedinců. V rámci jednotlivých voliér nebylo možné hierarchii předejít, samci tak mohli mít již určitou hierarchii a sociální postavení ze své klece. Avšak experimentu se nikdy neúčastnili samci ze stejné voliéry. Samice byla vybrána tak, aby nebyla v kontaktu s vybraným párem samců v kterémkoliv předchozím experimentu.

2.3.4. MMC2 – samčí kompetice - boj manipulovaných samců

Experiment MMC2 měl stejné uspořádání jako experiment MMC1. Rozdílný byl pouze výběr samců do pokusu a následná manipulace. Byli vybráni vždy dva samci s přibližně stejně velkou podkovou (s maximálním rozmezím 2 cm²), s přibližně stejnou hmotností (s maximálním rozdílem 25 g), pocházející z různých voliér. Před experimentem byl jeden z nich náhodně vybrán a manipulován ostříháním podkovy na menší plochu, druhý samec byl podroben pouze falešné manipulaci – stříhání bylo pouze naznačeno. Oběma kohoutům byla podkova vyfocena scannerem a ihned byli použiti pro pokus. Samice byla opět vybrána tak, aby nebyla v kontaktu s vybraným párem samců v kterémkoliv předchozím experimentu. Pokus trval 15 minut od momentu, kdy oba samci opustili přepravku. Testovanými parametry byly: kdo zaútočil první a zaznamenání vítěze. Video bylo následně zpracováno pomocí programu ACT.EXE.

2.4. Vliv velikosti melaninového ornamentu a tělesné konstituce na reprodukční úspěch u koroptve polní

Tato část práce experimentálně testuje vliv fenotypových znaků, především velikost podkovy, tělesnou konstituci a podobnost partnerů, na reprodukční úspěšnost koroptví. Proto byl sestaven experiment založený na náhodném vytvoření reprodukcujících se párů koroptví v zajetí.

Experiment náhodného párování byl uskutečněn v odchovně koroptví v Letonicích. V roce 2010 bylo náhodně sestaveno 56 párů stejně starých ptáků (jednoletá zvířata). Samci měli variabilně velkou melaninovou podkovu. Jednotlivé páry byly izolovaně klecovány v bednách (o rozměrech 120x50x50cm s horní stěnou z pletiva) v průběhu celého hnízdního období, a to od začátku dubna do poloviny června. Během klecování byla denně odebírána snesená vejce, každé vejce bylo označeno číslem páru a datem snesení. Všechna vejce byla líhnuta v umělých líhních a inkubována za standardních podmínek. Během experimentu uhynulo několik jedinců. Výsledný vzorek pro hodnocení tedy činil 53 párů. Po skončení experimentu byla u všech jedinců změřena velikost melaninové podkovy a délka tarsu a byl odebrán vzorek krve. Melaninová podkova se u všech jedinců fotila digitálním fotoaparátem spolu s přiloženým měřítkem. Plocha byla následně počítána pomocí programu Adobe Photoshop CS3 Extended (postup viz výše).

Cílem experimentu náhodného párování bylo zjištění příčin variability v reprodukční úspěšnosti párů. Testován byl vliv fenotypu samce (plocha ornamentu - podkovy, velikost těla – délka tarsu), vliv fenotypu samice (přítomnost ornamentu – podkovy, velikost těla – délka tarsu) a podobnost partnerů v páru.

Hlavní sledované reprodukční parametry byly:

1. množství snesených vajec jako ukazatel reprodukčního úsilí samice
2. líhivost vajec jako kvalita samice a/nebo komplementarita páru

2.5. Statistické vyhodnocování dat

Vyhodnocování bylo provedeno statistickým programem R 2.14.1 (The R Foundation for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>). Byly použity zobecnělé lineární modely (GLM, viz Pekár & Brabec 2009, Crawley 2007). Za signifikantní byly považovány hodnoty $\alpha < 0,05$. Modely byly porovnávány za použití F a χ^2 statistiky, v závislosti na rozložení závislé proměnné. Pokud byla u zobecněných lineárních modelů zaznamenána overdisperte (disperzní parametr $\gg 1$) byla v případě modelování počtů a poměrů použita F statistika. Fitován byl vždy model se všemi vysvětlujícími proměnnými, jednotlivé proměnné byly odstraňovány postupně až do dosažení minimálního adekvátního modelu (Crawley 2007). Data byla vyhodnocována i v programu Statistica ver. 8.0 (StatSoft, Inc. 2007, <http://www.statsoft.com>). Zde byla prováděna především kontrola normality rozložení proměnných (Kolmogorov-Smirnov test a Shapiro-Wilk's W test), analýza dat párovým t-testem a klasickým χ^2 testem.

Čichové výběrové experimenty u koroptve polní

V obou letech bylo získané video z experimentů zpracováno programem ACT.EXE. V roce 2010 jsem celkem vyhodnotila 26 pokusů, pro statistické hodnocení bylo použito 22 pokusů, 4 byly vyřazeny z důvodu neúplnosti vyhodnocovaných dat nebo pasivity samice v experimentu. V roce 2011 bylo pro statistické vyhodnocení použito 21 experimentů z celkových 32. 11 experimentů bylo vyloučeno z důvodu pasivity samice během experimentu. Pasivita samice byla stanovena po vyhodnocení videa - samice po celou dobu experimentu setrvala na místě, kde byla vložena, bez pohybu po experimentální bedně. Hlavními sledovanými parametry byl čas strávený samicí na jednotlivých stranách experimentální bedny (u pachu a u kontroly, viz tab. M.1.) a v roce 2011 i prvotní výběr strany samice. K vyhodnocení byl použit párový t-test a χ^2 test. Čas, který samice strávila v neutrálním středu experimentálního zařízení, nebyl k statistickému vyhodnocování využit a byl považován za dobu, ve které samice neprojevovala preferenci pro žádnou stranu.

Výběr partnera a samčí kompetice u koroptve polní – vliv melaninového ornamentu

V rámci samičích výběrových experimentů je závislou proměnnou rozdíl v čase stráveném u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou. U obou typů experimentů (FCH1 a FCH2) má tato proměnná normální rozložení (K-S, $p > 0.2$). V případě samčích bojů (MMC1 a MMC2) jsou závislé proměnné kategorické s Bernoulliho rozdělením a jsou to tyto : kdo zaútočil jako první (1 - samec s velkou podkovou, 0 - samec s malou podkovou) a kdo souboj vyhrál (1 - samec s velkou podkovou, 0 - samec s malou podkovou). U všech experimentů byly vysvětlujícími proměnnými tyto parametry: plocha podkovy samce s velkou podkovou (podkV), rozdíl v ploše podkovy samce s velkou podkovou a samce s malou podkovou (podkR), rozdíl v hmotnosti samce s velkou podkovou a samce s malou podkovou (mR), rozdíl v H hodnotách karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou a samce s malou podkovou (HR), rozdíl v ploše karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou a samce s malou podkovou (skvrnaR).

Statistická analýza samičího výběru byla provedena zobecněným lineárním modelem s gausovým rozdělením a link funkcí „identity“. Významnost faktorů byla ověřována z ANODEV tabulky pomocí F statistiky. K statistické analýze samčí kompetice byl použit zobecněný lineární model s Bernoulliho rozdělením, tedy s argumentem family=binomial a link funkcí „logit“. Významnost faktorů byla v tomto uspořádání ověřována z ANODEV tabulky pomocí χ^2 statistiky. Fitován byl vždy komplexní model, postupnou simplifikací modelu bylo dosaženo až minimálního adekvátního modelu nebo modelu nulového.

Jednotlivé vysvětlující proměnné byly testovány také jako separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a danou vysvětlující proměnnou srovnáním s nulovým modelem. Další modely testovaly efekt jednotlivých vysvětlujících proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

V experimentech samičího výběru i samčí kompetice je hlavním sledovaným parametrem plocha podkovy samce, jejíž exprese je v populaci vysoce variabilní. Tabulky M.1. a M.2. ukazují naměřené hodnoty tohoto ornamentu u jedinců použitých v pokusech. Párový t-test prokázal, že se v obou případech plocha podkovy samce s velkou podkovou výrazně liší od plochy podkovy samce s malou podkovou (výsledky v tab. M.1. a M.2.) čímž jsem dodržela hlavní předpoklad mých experimentů.

Tab. M.1.: Parametry naměřených hodnot proměnné plocha podkovy samce s velkou podkovou (podkV) a plocha podkovy samce s malou podkovou (podkM) v experimentech samičího výběru a samčí kompetice s nemanipulovanými samci. V tabulce jsou uvedeny i výsledky párového t-testu proměnných PodkV a podkM.

proměnná	N	mean	minimum	maximum	SD	t	df	p
podkV	36	16.593	10.930	24.080	3.460			
podkM	36	7.930	0.000	15.110	3.378	16.104	35	0.00000

Tab. M.2.: Parametry naměřených hodnot proměnné plocha podkovy samce s velkou podkovou (podkV) a plocha podkovy samce s malou podkovou (podkM) v experimentech samičího výběru a samčí kompetice s manipulovanými samci. V tabulce jsou uvedeny i výsledky párového t-testu proměnných PodkV a podkM.

proměnná	N	mean	minimum	maximum	SD	t	df	p
podkV	44	11.378	2.770	19.290	4.088			
podkM	44	3.778	0.000	8.000	1.631	17.282	43	0.000000

U párů samců vybraných pro pokusy byly testovány rozdíly ve fenotypových charakteristikách, které mohou hrát roli při výběru partnera. Použité proměnné splňovaly kritérium normálního rozložení (K-S, $p > 0.2$). Analýza fenotypových charakteristik byla provedena párovým t-testem. Všechny výsledky byly neprůkazné (viz tab. M.3.) – samci vybraní pro pokusy se tedy nelišili v hmotnosti, nelišili se v ploše karotenoidní skvrny za okem a ani v HSB hodnotách karotenoidní skvrny.

Tab. M.3.: Výsledné hodnoty párových t-testů fenotypových charakteristik párů samců použitých pro jednotlivé typy experimentů samičího výběru a samčí kompetice. Zkratky jednotlivých typů experimentů jsou uvedeny pod tabulkou.

pokus	proměnná	mean±SE samce s velkou podkovou	mean±SE samce s malou podkovou	t	df	p
FCH1	hmotnost (g)	388.783 ± 6.851	381.237 ± 6.307	0.957	29	0.347
	plocha karotenoidního ornamentu (cm ²)	0.209 ± 0.016	0.211 ± 0.018	-0.097	29	0.924
	Hue (°)	11.713 ± 0.900	11.467 ± 0.830	0.341	29	0.736
	Saturation (%)	91.407 ± 1.340	90.613 ± 1.189	0.509	29	0.615
	Brightness (%)	44.460 ± 1.522	45.320 ± 1.560	-0.453	29	0.654
FCH2	hmotnost	374.448 ± 7.352	376.812 ± 4.999	-0.514	24	0.612
	plocha karotenoidního ornamentu	0.223 ± 0.014	0.228 ± 0.018	-0.217	24	0.830
	Hue	10.688 ± 0.807	11.160 ± 0.593	-0.754	24	0.458
	Saturation	92.184 ± 0.929	91.232 ± 1.000	0.728	24	0.474
	Brightness	44.784 ± 1.045	45.720 ± 1.590	-0.538	24	0.595
MMC1	hmotnost	383.750 ± 6.606	374.672 ± 7.560	1.977	17	0.064
	plocha karotenoidního ornamentu	0.200 ± 0.024	0.233 ± 0.024	-1.134	17	0.272
	Hue	11.556 ± 1.373	12.089 ± 1.381	-0.508	17	0.618
	Saturation	91.722 ± 1.711	90.067 ± 1.920	0.796	17	0.437
	Brightness	42.244 ± 2.053	45.539 ± 1.742	-1.655	17	0.116
MMC2	hmotnost	366.316 ± 6.621	376.895 ± 5.505	-0.453	18	0.656
	plocha karotenoidního ornamentu	0.251 ± 0.021	0.228 ± 0.022	0.820	18	0.423
	Hue	10.200 ± 1.025	10.874 ± 0.751	-0.925	18	0.367
	Saturation	92.800 ± 1.057	90.737 ± 1.165	1.479	18	0.157
	Brightness	45.011 ± 1.333	46.516 ± 2.184	-0.660	18	0.518

FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní

FCH2 – samičí výběr – samci manipulovaní

MMC1 – samčí kompetice – boj nemanipulovaných samců

MMC2 – samčí kompetice – boj manipulovaných samců

Pro jednotlivé vysvětlující proměnné, použité ke statistickému modelování samičího výběru a samčí kompetice, byly stanoveny parametry naměřených hodnot. Tabulka M.4. znázorňuje parametry naměřených hodnot v rámci jednotlivých typů experimentů.

Tab. M.4.: Parametry naměřených hodnot vysvětlujících proměnných pro jednotlivé typy experimentů samičího výběru a samčí kompetice. Zkratky proměnných a experimentů jsou vysvětleny pod tabulkou.

pokus	proměnná	N	mean	minimum	maximum	SE
FCH1	podkV	30	16.486	10.930	24.800	0.666
	podkR	30	8.449	3.710	14.840	0.552
	mR	30	6.707	-25.000	52.700	3.515
	HR	30	0.247	-6.600	9.600	0.724
	skvrnaR	30	-0.002	-0.219	0.150	0.020
FCH2	podkV	25	12.234	4.780	19.290	0.765
	podkR	25	8.004	3.400	13.590	0.577
	mR	25	-1.252	-20.000	23.600	2.728
	HR	25	-0.472	-7.000	5.800	0.626
	skvrnaR	25	-0.004	-0.245	0.174	0.020
MMC1	podkV	18	15.659	10.930	24.080	0.839
	podkR	18	8.866	4.930	16.76	0.756
	mR	18	9.078	-25.000	25.000	3.257
	HR	18	-0.533	-7.200	7.000	1.051
	skvrnaR	18	-0.033	-0.219	0.159	0.029
MMC2	podkV	19	10.252	2.770	16.570	0.975
	podkR	19	7.070	2.770	11.380	0.677
	mR	19	-1.579	-25.000	25.000	3.485
	HR	19	-0.674	-5.400	5.200	0.728
	skvrnaR	19	0.023	-0.245	0.218	0.028

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní

FCH2 – samičí výběr – samci manipulovaní

MMC1 – samčí kompetice – boj nemanipulovaných samců

MMC2 – samčí kompetice – boj manipulovaných samců

Do modelů byly zahrnuty jako vysvětlující proměnné i rozdíly (mezi samcem s velkou podkovou a samcem s malou podkovou) v hmotnosti, H hodnotách karotenoidního ornamentu a ploše karotenoidního ornamentu, a to i přesto, že párové t-testy těchto fenotypových charakteristik jednotlivých párů samců byly neprůkazné (viz tab. M.4.). I když párové t-testy naznačují, že samci se od sebe v těchto parametrech v průměru neliší, na jemnější škále (v rámci testovaného páru samců) mohou výsledky výběru partnera samicí ovlivnit. Proto jsou tyto proměnné zahrnuty do modelů (viz kapitola výsledky).

Vliv velikosti ornamentu a tělesné konstituce na reprodukční úspěch u koroptve polní

U všech jedinců použitých v pokusu byly změřeny následující proměnné: velikost podkovy samce jako hlavní sledovaný znak, přítomnost podkovy samice (tento atribut byl v modelech zohledněn jako kategorie: přítomno x nepřítomno) a délka tarsu obou pohlaví jako faktor tělesné konstituce (viz tab. M.5.).

Tab. M.5.: Hodnoty fenotypových charakteristik jedinců použitých v experimentech náhodného párování.

proměnná	N	mean	minimum	maximum	SE
délka tarsu samce (mm)	53	50.87	47.30	56.00	0.207
délka tarsu samice (mm)	53	49.23	45.75	51.60	0.198
plocha podkovy samce (cm ²)	53	11.82	0.47	20.32	0.605

Hlavní sledované reprodukční parametry, a tedy testované závislé proměnné, byly: počet snesených vajec a líhnivost vajec (tab. M.6.). Líhnivost vajec byla spočtena jako proporce vylíhlých vajec k nevlíhlým vejcím. U závislé proměnné množství snesených vajec jsem předpokládala Poissonovo rozdělení. Statistická analýza byla provedena zobecněným lineárním modelem s argumentem family=poisson a link funkcí log. Významnost faktorů byla ověřována z ANODEV tabulky pomocí χ^2 statistiky, v případě overdispersion byl v zobecněném lineárním modelu použit argument family=quasipoisson a významnost faktorů byla ověřována z ANODEV tabulky pomocí F statistiky. U závislé proměnné líhnivost vajec jsem předpokládala binomické rozdělení a celkový počet snesených vajec jako binomický denominátor. Líhnivost byla

zadána takto: `lihnivost=cbind(vylihnuta,nevylihnuta)`. Statistická analýza byla provedena zobecněným lineárním modelem s argumentem `family=binomial` a link funkcí `logit`. Významnost faktorů byla ověřována z ANODEV tabulky pomocí χ^2 statistiky, v případě overdisperte byl v zobecněném lineárním modelu použit argument `family=quasibinomial` a významnost faktorů byla ověřována z ANODEV tabulky pomocí F statistiky.

Tab. M.6.: Hodnoty sledovaných reprodukčních parametrů sestavených párů.

proměnná	N	mean	minimum	maximum	SE
množství snesených vajec	53	24.019	0	39	1.342
lihnivost vajec	53	0.217	0.00	0.56	0.022

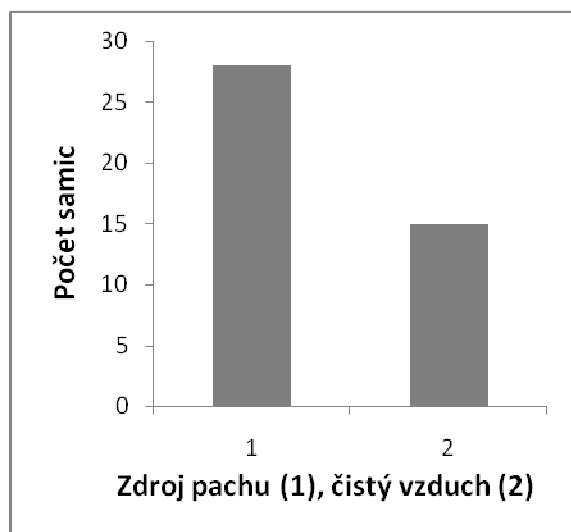
3. Výsledky

3.1. Čichové výběrové experimenty u koroptve polní

Ke statistickému vyhodnocení čichového experimentu bylo použito z roku 2010 22 pokusů a z roku 2011 21 pokusů. Naměřené hodnoty časů, strávené samicí u zdroje pachu a čistého vzduchu (kontroly) jsou v tabulce V.1. Z celkových 43 samic strávilo 28 samic více času u zdroje samčího pachu (pach) než u čistého vzduchu. 15 samic strávilo více času u čistého vzduchu (kontrola) než u zdroje samčího pachu (graf 1.). Výsledek χ^2 testu naznačuje, že více samic strávilo celkově více času u zdroje pachu ($\chi^2=3.93$, $df=1$, $p=0.047$). Avšak párový t-test neprokázal, že by samice strávily více času u pachu k poměru času strávenému u čistého vzduchu (párový t-test: $t=1.59$, $df=42$, $P=0.118$).

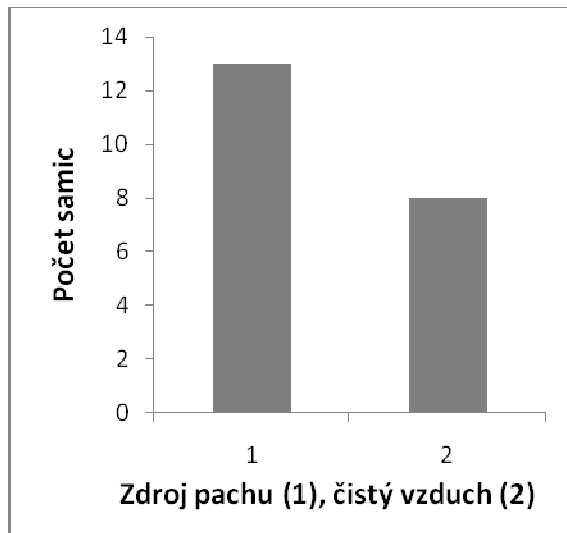
Tab. V.1.: Hodnoty sledovaného parametru – času stráveného samicí na jednotlivých stranách experimentální bedny: na straně se zdrojem samčího pachu (pach) a na straně se zdrojem čistého vzduchu (kontrola).

proměnná	N	mean	minimum	maximum	SE
pach (s)	43	331.893	0.00	1000.000	40.294
kontrola (s)	43	233.737	0.00	850.000	31.207



Graf 1.: Zobrazení počtu samic, které celkově strávily více času u zdroje samčího pachu než u čistého vzduchu (1) a zobrazení počtu samic, které celkově strávily více času u zdroje čistého vzduchu než u zdroje pachu v čichových pokusech.

V roce 2011 bylo možné u experimentů jednoznačně určit, na kterou stranu se samice vydala jako první: jestli ke zdroji se samčím pachem nebo ke zdroji čistého vzduchu (graf 2.). Výsledek χ^2 testu ukázal, že samice nenavštívily průkazně stranu se zdrojem samčího pachu jako první ($\chi^2=1.19$, $df=1$, $p=0.275$). Jejich prvotní volba strany byla spíše náhodná.



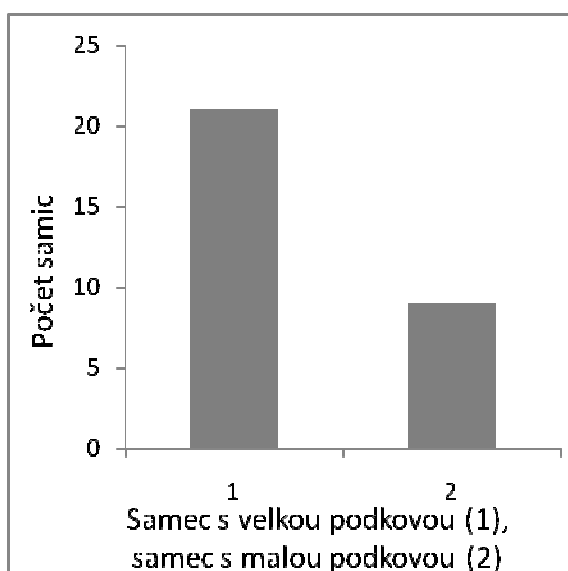
Graf 2.: Znázornění počtu samic, které jako první navštívily zdroj pachu samce (1) a nebo zdroj čistého vzduchu (2) v čichových experimentech z roku 2011.

Na základě výsledků lze říci, že behaviorální experimenty z let 2010 a 2011 testující schopnost samic vnímat pachové podněty samců tuto skutečnost zcela nepotvrdily. Vyšší proporce samic se ovšem zdržovala v části experimentálního zařízení se zdrojem pachu samce.

3.2. Výběr partnera a samčí kompetice u koroptve polní – vliv melaninového ornamentu

3.2.1. FCH1 – samičí výběr – samci nemanipulovaní

Pro statistickou analýzu samičího výběru, ve kterém byl samici předložen pár samců s přirozeně velkou, a s přirozeně malou podkovou bylo použito 30 pokusů. Z celkových 30 samic strávilo 21 samic více času u samce s velkou podkovou než u samce s malou podkovou (graf 3.). Výsledek χ^2 testu prokázal, že více samic strávilo celkově více času u samce s velkou podkovou ($\chi^2=4.8$, $df=1$, $p=0.028$). I párový t-test testující samičí preferenci na jemnější škále ukázal, že samice se průkazně více zdržovaly v přítomnosti samce s velkou podkovou (párový t-test: $t=2.23$, $df=29$, $P=0.034$). Vztah závislé proměnné (rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou) na vysvětlujících proměnných, byl testován zobecněným lineárním modelem (GLM) a F statistikou (viz tab. V.2.). Nejprve byl udělán komplexní model zahrnující všechny vysvětlující proměnné (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Ani u jedné proměnné nebyl její parciální efekt průkazný ($p>0.05$). Simplifikace modelu vedla k tomu, že nejjednodušším modelem byl model nulový.



Graf 3.: Znázornění počtu samic, které strávily celkově více času u samce s velkou podkovou (1) a u samce s malou podkovou (2).

Tab. V.2.: Výsledné hodnoty GLM samičího výběru nemanipulovaných samců. Testován vztah závislé proměnné (rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou) na vysvětlujících proměnných (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	F	df	p
podkV	Intercept	29.88	460.37			
	podkV	11.23	27.29	0.169	1	0.684
podkR	Intercept	75.68	294.45			
	podkR	16.44	32.78	0.252	1	0.620
mR	Intercept	186.35	94.83			
	mR	3.77	2.19	2.952	1	0.097
HR	Intercept	222.82	95.54			
	HR	-31.71	24.47	1.679	1	0.206
skvrnaR	Intercept	214.98	98.18			
	skvrnaR	-12.37	927.38	0.0002	1	0.989

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	p
(Intercept)	-7.985	563.524			
podkV	16.582	40.38	0.169	1	0.685
podkR	-12.049	43.251	0.078	1	0.783
mR	8.903	5.164	2.973	1	0.098
HR	-37.068	28.822	1.654	1	0.211
skvrnaR	-474.17	1232.07	0.148	1	0.704

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

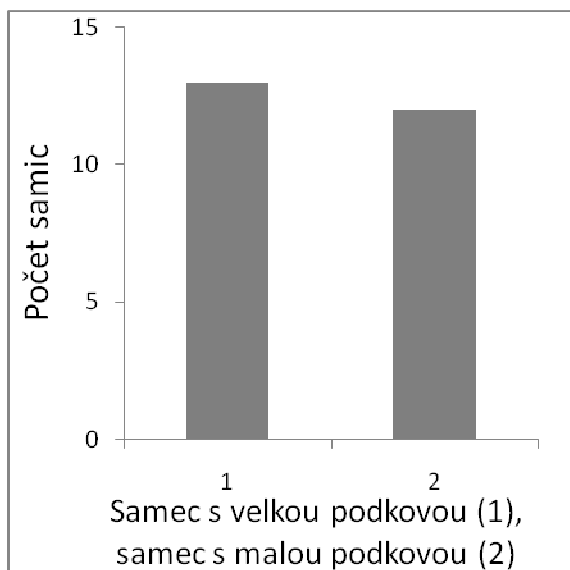
skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Model neprokázal vztah mezi rozdílem v čase stráveném samicí u jednotlivých samců a plochou podkovy samce s větší podkovou. Stejně tak není průkazný rozdíl

v ploše podkovy samců a ani ostatní proměnné nemají průkazný vliv na rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou. Samice se průkazně více zdržovaly v přítomnosti samce s velkou podkovou (viz výsledek párového t-testu), nicméně žádná další mnou měřená charakteristika samce preferenci samice neovlivňovala. Vysvětlující proměnná rozdíl v ploše podkovy mezi samcem s velkou a malou podkovou neměla na preferenci samice vliv, což lze vysvětlit malou variabilitou tohoto parametru mezi dvojicemi samců.

3.2.2. FCH2 - samičí výběr - samci manipulovaní

Pro statistickou analýzu samičího výběru, ve kterém byl samici předložen pár samců s přirozeně velkou podkovou, a s podkovou zmenšenou manipulací, bylo použito 25 pokusů. Z celkových 25 samic strávilo 13 samic více času u samce s velkou podkovou než u samce s malou podkovou (graf 4.). Výsledek χ^2 testu neprokázal, že by více samic strávilo celkově více času u samce s velkou podkovou ($\chi^2=0.04$, $df=1$, $p=0.842$). Ani párový t-test neprokázal, že by se samice zdržovaly v přítomnosti samce s velkou podkovou průkazně déle (párový t-test: $t=1.38$, $df=24$, $P=0.180$). Vztah závislé proměnné (rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou) na vysvětlujících proměnných, byl testován zobecněným lineárním modelem (GLM) a F statistikou (viz tab. V.3.). Nejprve byl udělán komplexní model zahrnující všechny vysvětlující proměnné (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Ani u jedné proměnné nebyl její parciální efekt průkazný ($p>0.05$). Simplifikace modelu vedla k tomu, že nejjednodušším modelem byl model nulový.



Graf 4.: Znázornění počtu samic, které strávily celkově více času u samce s manipulovanou velkou podkovou (1) a u samce s malou podkovou (2).

Tab. V.3.: Výsledné hodnoty GLM samičího výběru manipulovaných samců. Testován vztah závislé proměnné (rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou) na vysvětlujících proměnných (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	F	df	p
podkV	Intercept	472.700	410.680			
	podkV	-25.160	32.100	0.615	1	0.441
podkR	Intercept	330.550	364.100			
	podkR	-20.700	42.890	0.233	1	0.634
mR	Intercept	154.683	120.273			
	mR	-8.138	8.959	0.825	1	0.373
HR	Intercept	132.450	115.030			
	HR	-68.690	37.080	3.432	1	0.077
skvrnaR	Intercept	167.600	121.300			
	skvrnaR	621.000	1232.700	0.254	1	0.619

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	SE	F	df	p
(Intercept)	342.570	459.090			
podkV	-62.220	103.050	0.365	1	0.553
podkR	68.450	133.000	0.265	1	0.613
mR	-7.390	12.100	0.373	1	0.549
HR	-64.930	41.260	2.476	1	0.132
skvrnaR	976.390	1402.900	0.484	1	0.495

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

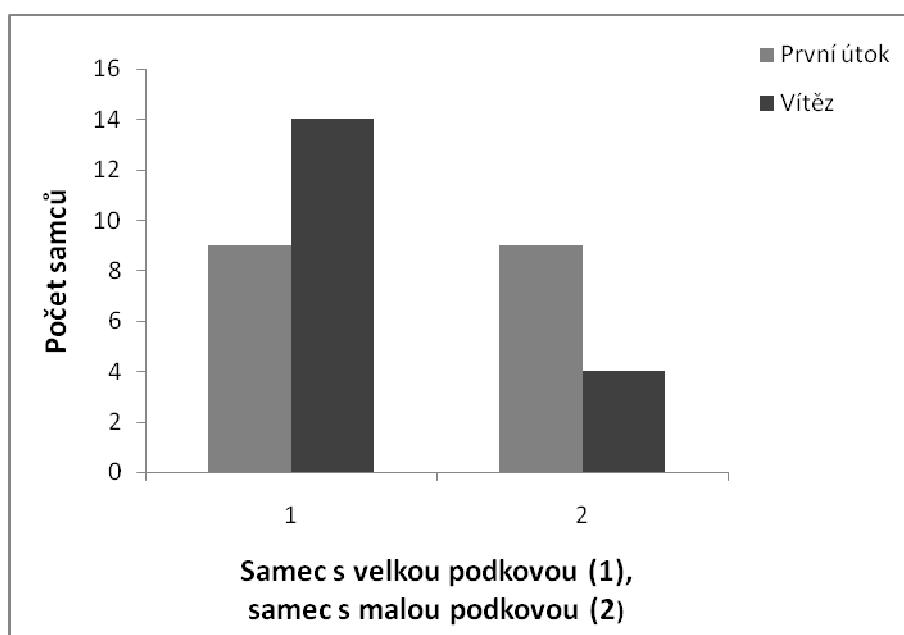
skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Model neprokázal vztah mezi rozdílem v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou a plochou podkovy samce s větší

podkovou. Stejně tak není průkazný rozdíl v ploše podkovy samců, což lze vysvětlit malou variabilitou tohoto parametru mezi dvojicemi samců. Také ani u ostatní proměnných není průkazný vliv na rozdíl v čase stráveném samicí u samce s velkou podkovou a u samce s malou podkovou. Stejně tak párový t-test neprokázal (viz výše), že by se samice signifikantně více zdržovala v přítomnosti samce s velkou podkovou.

3.2.3. MMC1 – samčí kompetice - boj nemanipulovaných samců

Pro statistickou analýzu samčí kompetice, ve které byli použiti samci s přirozeně velkou podkovou a s přirozeně malou podkovou, bylo použito 18 pokusů. První útok samců nebyl dán velikostí podkovy útočícího jedince (χ^2 test: Chi=0, df=1, p=1) - samci s velkou podkovou zaútočili jako první stejně často jako samci s malou podkovou (graf 5.). Avšak samci s velkou podkovou průkazně častěji vyhrávali souboje (χ^2 test: Chi=5.56, df=1, p=0.018) viz graf 5. Zobecněnými lineárními modely byl otestován vliv změřených fenotypových parametrů na prvního útočníka souboje a celkového vítěze souboje (viz. tab. V.4. a V.5.) Nejprve byly udělány pro obě závislé proměnné komplexní modely zahrnující všechny vysvětlující proměnné (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). U obou modelů nebyl ani u jedné proměnné její parciální efekt průkazný (p>0.05). Simplifikace obou modelů vedla až k tomu, že nejjednodušším modelem byl model nulový.



Graf 5.: Znázornění kolik samců s velkou podkovou (1) a kolik samců s malou podkovou (2) jako první zaútočilo a kolik jich vyhrálo souboj v boji nemanipulovaných samců.

Tab. V.4.: Výsledné hodnoty GLM samičí kompetice nemanipulovaných samců. Závislou proměnnou je: **kdo zaútočil jako první**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové parametry (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	Chi	df	p
podkV	Intercept	-3.035	2.653			
	podkV	0.196	0.170	1.647	1	0.199
podkR	Intercept	-0.222	1.424			
	podkR	0.025	0.152	0.027	1	0.869
mR	Intercept	-0.075	0.572			
	mR	0.008	0.035	0.055	1	0.814
HR	Intercept	-0.063	0.490			
	HR	-0.120	0.115	1.158	1	0.282
skvrnaR	Intercept	0.029	0.490			
	skvrnaR	0.889	3.973	0.050	1	0.823

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	Chi	df	p
(Intercept)	-15.505	8.352			
podkV	1.314	0.681	7.354	1	0.007
podkR	-0.777	0.450	4.885	1	0.027
mR	0.116	0.081	3.488	1	0.062
HR	-0.278	0.223	2.042	1	0.153
skvrnaR	-21.842	11.702	5.384	1	0.020

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Model neprokázal vztah mezi tím, kdo zaútočil jako první a testovanými vysvětlujícími proměnnými. Plocha podkovy samce s velkou podkovou nebyla průkazná pravděpodobně proto, že relativní velikost podkovy samce s velkou podkovou

už nehrála roli (testování na jemnější škále), podstatné bylo, že samci s velkou podkovou měli ornament vždy mnohem větší než samci s malou podkovou. Proto také není průkazný rozdíl v ploše podkovy samců, což lze vysvětlit malou variabilitou tohoto parametru mezi dvojicemi samců. Také ani u ostatní proměnných není průkazný vliv na to, kdo v souboji zaútočil jako první. Stejně tak χ^2 test neprokázal, že by samci s velkou podkovou průkazně útočili jako první (viz výše).

Tab. V.5.: Výsledné hodnoty GLM samičí kompetice nemanipulovaných samců. Závislou proměnnou je: **kdo vyhrál souboj**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové parametry (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	Chi	df	p
podkV	Intercept	-3.776	4.036			
	podkV	0.341	0.282	2.114	1	0.146
podkR	Intercept	-2.137	2.486			
	podkR	0.429	0.333	2.666	1	0.103
mR	Intercept	1.734	0.938			
	mR	-0.043	0.057	0.728	1	0.394
HR	Intercept	1.278	0.580			
	HR	0.035	0.131	0.073	1	0.787
skvrnaR	Intercept	1.553	0.716			
	skvrnaR	5.565	5.552	1.152	1	0.283

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	Chi	df	p
(Intercept)	2.510	6.562			
podkV	-0.339	0.488	0.478	1	0.489
podkR	0.843	0.589	3.560	1	0.059
mR	-0.160	0.149	2.096	1	0.148
HR	0.334	0.230	2.856	1	0.091
skvrnaR	15.268	11.408	2.263	1	0.133

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

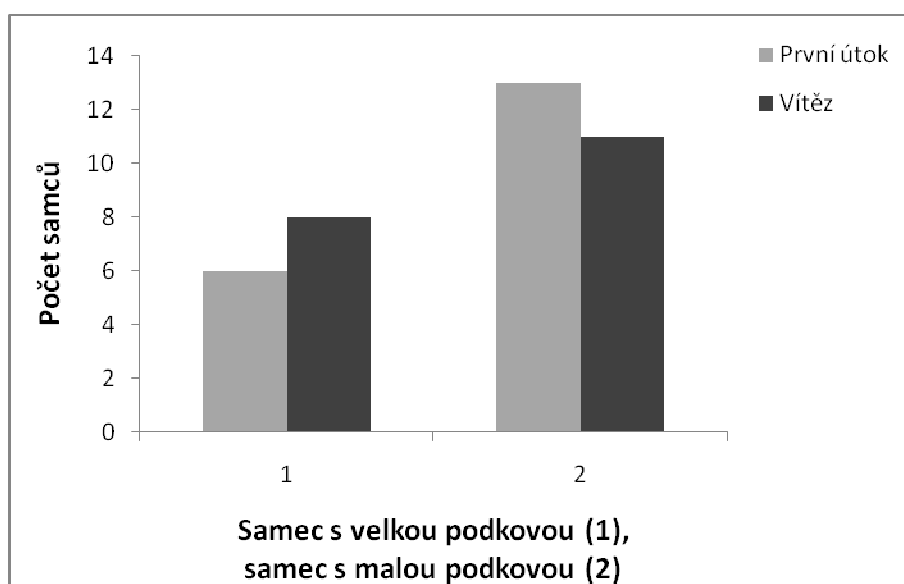
HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Na základě výsledků uvedených v tabulce V.5. se nepodařilo prokázat vliv testovaných proměnných na to, kdo v souboji vyhrál. Plocha podkovy samce s velkou podkovou nebyla průkazná pravděpodobně proto, že relativní velikost podkovy samce s velkou podkovou už nehrála roli (testování na jemnější škále). Stejně tak není průkazný rozdíl v plochách podkov samců, což lze vysvětlit malou variabilitou tohoto parametru mezi dvojicemi samců. χ^2 test prokázal, že samci s velkou podkovou průkazně vítězili v soubojích nemanipulovaných samců, nicméně žádná další mnou testovaná charakteristika samců neovlivnila, kdo souboj vyhrál.

3.2.4. MMC2 – samčí kompetice - boj manipulovaných samců

Pro statistickou analýzu samčí kompetice, ve které byli použiti samci se stejnou velikostí podkovy, a náhodně byl jednomu z nich ornament zmenšen, bylo použito 19 pokusů. První útok samců nebyl dán velikostí podkovy útočícího jedince (χ^2 test: $\text{Chi}=2.58$, $\text{df}=1$, $p=0.108$). A ani o vítězi souboje nerozhodla velikost podkovy (χ^2 test: $\text{Chi}=4.74$, $\text{df}=1$, $p=0.491$) viz graf 6. Zobecněnými lineárními modely byl otestován vliv změřených fenotypových parametrů na prvního útočníka souboje a celkového vítěze souboje (viz. tab. V.6. a V.7.) Pro závislou proměnnou - kdo zaútočil jako první - byl udělán komplexní model zahrnující všechny vysvětlující proměnné (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Ani u jedné proměnné nebyl její parciální efekt průkazný ($p>0.05$). Simplifikace modelu vedla k tomu, že nejjednodušším modelem byl model nulový. Také pro závislou proměnnou - kdo vyhrál - byl udělán komplexní model zahrnující všechny vysvětlující proměnné (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Simplifikace modelu vedla až k dosažení minimálního adekvátního modelu. Jako průkazný se ukázal vliv proměnné skvrnaR (= plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou) viz tab. V.7. A.



Graf 6.: Znázornění kolik samců s velkou podkovou (1) a kolik samců s malou podkovou (2) jako první zaútočilo a kolik jich vyhrálo souboj v boji manipulovaných samců.

Tab. V.6.: Výsledné hodnoty GLM samičí kompetice manipulovaných samců. Závislou proměnnou je: **kdo zaútočil jako první**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové parametry (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	Chi	df	p
podkV	Intercept	-0.888	1.319			
	podkV	0.171	0.131	1.868	1	0.172
podkR	Intercept	-0.581	1.287			
	podkR	0.200	0.183	1.279	1	0.258
mR	Intercept	0.774	0.497			
	mR	0.001	0.033	0.0003	1	0.986
HR	Intercept	0.722	0.502			
	HR	-0.103	0.160	0.414	1	0.520
skvrnaR	Intercept	1.174	0.651			
	skvrnaR	-8.904	5.935	3.062	1	0.080

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	Chi	df	p
(Intercept)	-1.8303	2.15397			
podkV	0.856	0.856	0.879	1	0.348
podkR	-0.791	1.287	0.395	1	0.530
mR	-0.055	0.066	0.796	1	0.372
HR	-0.185	0.203	0.860	1	0.354
skvrnaR	-10.823	8.319	2.421	1	0.120

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Na základě výsledků uvedených v tabulce V.6. se nepodařilo prokázat vliv testovaných proměnných na to, kdo zaútočil jako první. Plocha podkovy samce s velkou

podkovou nebyla průkazná pravděpodobně proto, že relativní velikost podkovy samce s velkou podkovou už nehrála roli (testování na jemnější škále). Stejně tak není průkazný rozdíl v plochách podkov samců, což lze vysvětlit malou variabilitou tohoto parametru mezi dvojicemi samců. χ^2 test neprokázal, že by samci s velkou podkovou průkazně vítězili v soubojích nemanipulovaných samců a ani žádná další mnou testovaná charakteristika samců neovlivnila, kdo v souboji zaútočil jako první.

Tab. V.7.: Výsledné hodnoty GLM samičí kompetice manipulovaných samců. Závislou proměnnou je: **kdo vyhrál souboj**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové parametry (podkV, podkR, mR, HR, skvrnaR). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem. U proměnné skvrnaR se jedná o minimální adekvátní model.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	Chi	df	p
podkV	Intercept	-0.012	1.236			
	podkV	-0.030	0.113	0.071	1	0.789
podkR	Intercept	-0.289	1.234			
	podkR	-0.004	0.162	0.001	1	0.979
mR	Intercept	-0.286	0.475			
	mR	0.028	0.032	0.7600	1	0.383
HR	Intercept	-0.208	0.491			
	HR	0.194	0.163	1.548	1	0.214
skvrnaR	Intercept	-0.695	0.595			
	skvrnaR	10.230	5.964	4.336	1	0.037

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	Chi	df	p
(Intercept)	0.854	2.016			
podkV	-0.601	0.848	0.548	1	0.459
podkR	0.622	1.147	0.311	1	0.577
mR	0.062	0.062	1.147	1	0.284
HR	0.272	0.204	2.031	1	0.154
skvrnaR	14.259	8.659	4.249	1	0.039

podkV = plocha ornamentu samce s velkou podkovou

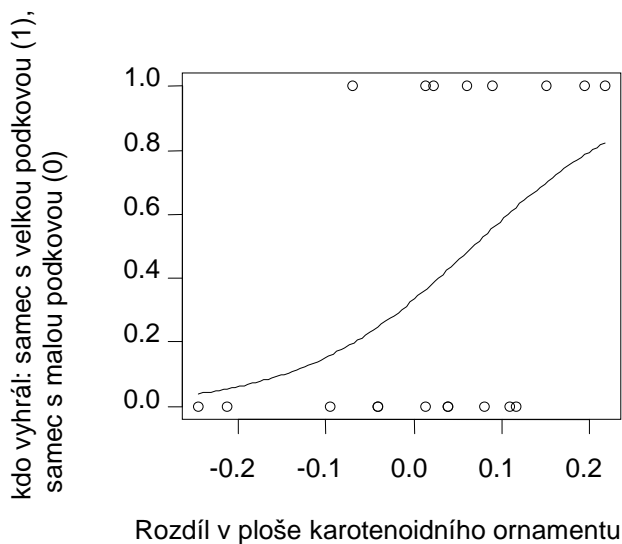
podkR = plocha ornamentu samce s velkou podkovou - plocha ornamentu samce s malou podkovou

mR = hmotnost samce s velkou podkovou – hmotnost samce s malou podkovou

HR = H hodnota karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - H hodnota karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

skvrnaR = plocha karotenoidního ornamentu samce s velkou podkovou - plocha karotenoidního ornamentu samce s malou podkovou

Na základě výsledků testujících vliv fenotypových znaků na schopnost samce vyhrát souboj v rámci samčí kompetice manipulovaných samců lze říci, že průkazný vliv určující výherce souboje má rozdíl v ploše karotenoidního ornamentu samců (viz tab.7. a graf 7). Plocha podkovy samce s větší podkovou a ani další vysvětlující proměnné testující vliv proměnných na jemnější škále neměly průkazný vliv na to, kdo v souboji zvítězil. χ^2 test také neprokázal, že by samci s velkou podkovou průkazně více vyhrávali souboje, než samci s malou podkovou (viz výše).

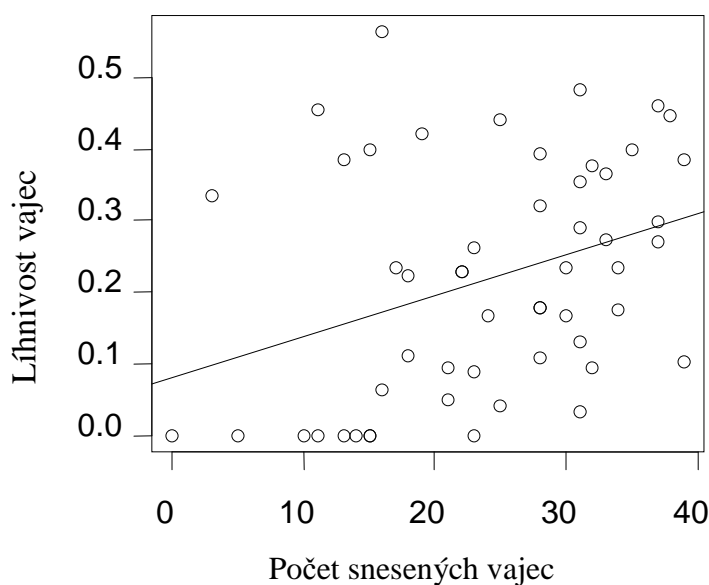


Graf 7. Logistická regrese – závislost vítězství v souboji manipulovaných samců na rozdílu v ploše karotenoidního ornamentu mezi samcem s velkou podkovou a samcem s malou podkovou.

3.3. Vliv velikosti ornamentu a tělesné konstituce na reprodukční úspěch u koroptve polní

Samci byli v průměru větší než samice (t-test: $t=5.75$, $df=103$, $P<0.0001$) a bylo tomu tak i v náhodně sestavených párech, kde byli samci v průměru opět větší než samice (párový t-test: $t=6.42$, $df=51$, $P<0.0001$). Avšak byly zde zastoupeny i páry, kde byla samice větší než samec. Část samic měla podkovu nebo její náznak (15 z 53, tj. 28.3 %). Pro statistické vyhodnocení bylo použito 53 párů. V rámci těchto párů byla vysoká variabilita sledovaných fenotypových i reprodukčních parametrů (viz tab. M.5. a M.6.).

Při modelování pomocí zobecněných lineárních modelů byly použity následující vysvětlující proměnné: velikost podkovy samce (Mpodk), přítomnost podkovy samice (Fpodk) a jejich interakce (Mpodk:Fpodk), délka tarsu samce (Mtars), délka tarsu samice (Ftars). Závislými proměnnými byly počet snesených vajec (snesena) a líhivost vajec (lihnivost). V závorkách jsou uvedeny zkratky jednotlivých proměnných. Mezi závislými proměnnými: počtem snesených vajec a líhivostí, je patrná korelace (GLM, family=quasibinomial, Estimate=0.037, SE=0.015, F=6.114, df=1, p=0.017) viz graf 8. Korelace vypovídá o vyšší kvalitě některých samic nebo o jejich vyšší investici do reprodukce (to se projevuje ve vyšší snůšce i líhivosti takových samic). Závislá proměnná počet snesených vajec byla testována zobecněným lineárním modelem s poissonovským rozdělením a závislá proměnná líhivost vajec byla testována také zobecněným lineárním modelem, ale s rozdělením binomickým.



Graf 8.: Korelace závislých proměnných. Závislost líhivosti vajec na velikosti snůšky.

Tab. V8.: Výsledné hodnoty GLM testující vliv fenotypových charakteristik na počet snesených vajec. Závislou proměnnou je: **počet snesených vajec**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové charakteristiky (Mpodk, Fpodk, Mtars, Ftars, Mpodk:Fpodk). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou (počet snesených vajec) a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	F	df	p
Mpodk	Intercept	3.283	0.161			
	Mpodk	-0.009	0.013	0.469	1	0.497
Fpodk	Intercept	3.182	0.067			
	Fpodk1	-0.013	0.126	0.010	1	0.920
Mtars	Intercept	2.655	1.917			
	Mtars	0.010	0.038	0.074	1	0.786
Ftars	Intercept	6.274	1.865			
	Ftars	-0.063	0.038	2.718	1	0.105
Mpodk:Fpodk	Intercept	3.282	0.163			
	Mpodk:Fpodk0	-0.007	0.013			
	Mpodk:Fpodk1	-0.012	0.015	0.358	1	0.701

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	F	df	p
(Intercept)	6.551	2.724			
Mpodk	0.001	0.015	1.615	1	0.210
Fpodk1	0.642	0.438	2.160	1	0.148
Mtars	0.007	0.040	0.032	1	0.860
Ftars	-0.076	0.042	3.220	1	0.079
Mpodk:Fpodk1	-0.058	0.036	2.769	1	0.103

Mpodk = plocha podkovy samce

Fpodk = přítomnost podkovy u samice (1 – samice má podkovu nebo její náznak, 0 – samice nemá podkovu a ani její náznak)

Mtars = délka tarsu samce

Ftars = délka tarsu samice

Mpodk:Fpodk = interakce mezi plochou podkovy samce a přítomností (či nepřítomností) podkovy u samice

Simplifikace komplexního modelu zahrnujícího všechny vysvětlující proměnné (Mpodk, Fpodk, Mtars, Ftars, Mpodk:Fpodk) vedla až k dosažení nulového modelu. V modelech testujících vliv fenotypových charakteristik na počet snesených vajec nebyl žádný z mnou testovaných parametrů průkazný.

Tab. V.9.: Výsledné hodnoty GLM testující vliv fenotypových charakteristik na líhnivost vajec. Závislou proměnnou je: **líhnivost**, vysvětlujícími proměnnými jsou změřené fenotypové charakteristiky (Mpodk, Fpodk, Mtars, Ftars, Mpodk:Fpodk). Zkratky proměnných jsou vysvětleny pod tabulkou.

A) Separátní analýzy vztahu mezi závislou proměnnou (líhnivostí) a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými – srovnání s nulovým modelem.

vysvětlující proměnná	Term	Estimate	SE	F	df	p
Mpodk	Intercept	-1.405	0.331			
	Mpodk	0.021	0.026	0.666	1	0.418
Fpodk	Intercept	-1.244	0.138			
	Fpodk1	0.300	0.247	1.453	1	0.234
Mtars	Intercept	-2.021	3.723			
	Mtars	0.017	0.073	0.054	1	0.817
Ftars	Intercept	4.971	3.965			
	Ftars	-0.125	0.081	2.372	1	0.130
Mpodk:Fpodk	Intercept	-1.421	0.330			
	Mpodk:Fpodk0	0.014	0.027			
	Mpodk:Fpodk1	0.043	0.030	1.434	1	0.248

B) Výsledky testů ukazující efekt proměnných kontrolovaný na efekty ostatních proměnných (Type III Sum of Square).

vysvětlující proměnná	Estimate	S.E.	F	df	p
(Intercept)	-1.419	5.811			
Mpodk	0.006	0.030	2.860	1	0.057
Fpodk1	-0.632	0.823	1.870	1	0.171
Mtars	0.085	0.079	3.573	1	0.059
Ftars	-0.086	0.090	2.869	1	0.090
Mpodk:Fpodk1	0.075	0.067	3.947	1	0.047

Mpodk = plocha podkovy samce

Fpodk = přítomnost podkovy u samice (1 – samice má podkovu nebo její náznak, 0 – samice nemá podkovu a ani její náznak)

Mtars = délka tarsu samce

Ftars = délka tarsu samice

Mpodk:Fpodk = interakce mezi plochou podkovy samce a přítomností (či nepřítomností) podkovy u samice

Simplifikace komplexního modelu zahrnujícího všechny vysvětlující proměnné (Mpodk, Fpodk, Mtars, Ftars, Mpodk:Fpodk) vedla opět až k dosažení nulového modelu. V modelech testujících vliv fenotypových charakteristik na líhivost vajec nebyl žádný z mnou testovaných parametrů průkazný.

4. Diskuze

V první části své práce jsem se věnovala schopnosti ptáků vnímat pachové podněty. Čich u ptáků je nyní populárním tématem, především tématu individuálních pachových profilů se dostává velká pozornost (Karlsson a kol. 2010, Célérier a kol. 2011), jelikož produkcí chemických „vizitek“ mohou jedinci konfrontovat vlastní příbuznost s ostatními jedinci, což může být i způsob, jak se vyhnout inbreedingu. Tento způsob pachové signalizace je dobře znám u savců a jiných obratlovců (Hurst 2009). U ptáků jde o oblast bádání, která byla podnícena experimentálními pracemi potvrzujícími čichové schopnosti ptáků a jejich schopností rozlišit mezi vlastním pachem, pachem partnera a pachem cizího jedince (Bonadonna & Nevitt 2004, Mardon & Bonadonna 2009).

Ve své práci jsem experimentálně testovala schopnost samic koroptve polní vnímat pachové podněty samců. Úskalím celého experimentu bylo vytvoření vhodného experimentálního zařízení. Inspirace čichovými výběrovými experimenty u savců nebo jiných druhů ptáků nebyla na místě. Například metodika a experimentální zařízení výběrových experimentů u některých druhů trubkonosých je velmi blízká jejich životní strategii. Je pro ně přirozené procházet norou ke svému hnízdu, a tak i pokusy jsou založeny podobně – jedná se o roury spojené do tvaru ypsilon s bavlněnými pytlíčky obsahujícími pachové podněty na koncích krátkých ramen experimentálního zařízení (Mardon & Bonadonna 2009). Naopak vytvořit vhodné experimentální zařízení pro studium čichového výběru u koroptve polní bylo velmi náročné. Nejednoznačný výsledek testů mých pokusů mohl být ovlivněn mimo jiné právě ne zcela vhodným experimentálním zařízením, které způsobilo zvýšený stres samic projevující se pasivitou některých samic v experimentu. Nicméně tyto samice byly z experimentu vyloučeny a data jsou založena pouze na jedincích, kteří vykazovali jasnou snahu najít partnera. To se projevovalo charakteristickým projevem „cukání“ ocasem a kvokáním. Stimulace samic byla zvýšena i přehráváním hlasu samce. Experiment mohl být ovšem částečně ovlivněn nevhodným výběrem samce pro danou samici. Daný samec nemusel samici „vonět“, jelikož byl vybírán náhodně. Samice jej proto nemusela preferovat. Odůvodnění je nasnadě: pachové signály mohou vypovídat o MHC genech předloženého samce. Samice tak může rozhodovat o své preferenci či nepreferenci na základě dobrých genů nebo genetické kompatibility (Zelano & Edwards 2002), a nebo

se svou nepreferencí může chtít vyhnout inbreedingu (Célérier a kol. 2011). V případě opakování daného experimentu by bylo vhodné přihlídnout při výběru jedinců do pokusu k jejich vzájemné genetické nepodobnosti v MHC genech, které už se podařilo u koroptve polní popsat (Promerová a kol. 2012, článek v přípravě) či přihlídnout k výsledkům výběrových experimentů. Mé výsledky lze tudíž označit za konzervativní test schopností samic identifikovat pach potenciálního partnera, přičemž naznačují určitou tendenci samic zdržovat se v části klece s pachem samce. Pokud je tomu tak, bylo by vhodné doplnit i data o konzistenci individuálních pachových profilů koroptví v čase.

V letech 2010 a 2011 jsem navázala spolupráci s Francescem Bonadonnou (CNRS Montpellier) za účelem testování individuálních pachových profilů koroptve polní. K ověření byla využita metoda biologického olfaktometru – myši. Tato metoda již byla úspěšně využita při testování existence individuálního pachového profilu u lidí (Ables a kol. 2007), savců (Célérier a kol. 2010) a také ptáků (Célérier a kol. 2011). Na experimentu jsem se podílela sběrem dat, samotné pokusy probíhaly ve Francii pod vedením Aurélie Célérier. Výsledky experimentu byly zveřejněny v závěrečné práci studenta Lauréne Levyho (2011). Experiment neprokázal individuální pachový profil jedinců koroptve polní (Levy 2011). Výsledek experimentu mohl být ovšem ovlivněn velkou příbuzností použitých faremně odchovaných jedinců.

Na základě výše zmíněných neprůkazných výsledků nelze jednoznačně vyvrátit možnost, že tento druh hrabavých čich používá. Výsledky naznačují, že určité preference pro pach samce zde jsou, avšak že ve sledované populaci chybí specifický pachový profil jedinců. U příbuzných hrabavých byla recentně prokázána schopnost samic vnímat pachové podněty samic (kur domácí: *Gallus gallus domesticus*, Hirao a kol. 2009) a také byl prokázán individuální pachový profil jedinců (kur bankivský: *Gallus gallus*, Karlsson a kol. 2010).

Ve své práci jsem se zabývala jednak olfaktorickými podněty ovlivňujícími pohlavní výběr, ale také jsem se věnovala vizuálním komponentům hrajícím roli při výběru partnera a v samčí kompetici. Pozornost jsem směřovala především k sekundárním pohlavním znakům samců – především pérovým ornamentům. Některé teorie naznačují, že samčí ornamenty vznikly jako čestné signály samčí kvality (Zahavi 1975, Hamilton & Zuk 1982, Kodric-Brown & Brown 1984) a že si samice vybírá samce na základě atraktivnosti samčích znaků (Fisher 1958, Lande 1981) Obě teorie

předpokládají, že sekundární pohlavní znaky mohly vzniknout a jsou udržovány samičí preferencí či kompeticí mezi samci (Ligon & Zwartjes 1995, Berglund a kol. 1996). U některých druhů hrabavých bylo potvrzeno, že jejich sexuální pérový dimorfismus je řízen hormonálně a to samičím pohlavním hormonem – estrogenem (Kimball & Ligon 1999). Tím lze vysvětlit, proč u některých druhů byly pérové ornamenty samců v samičím výběru nevýznamné (Buchholz 1995, Ligon & Zwartjes 1995, Hagelin & Ligon 2001). Naopak samice preferovaly samčí znaky podmíněné hladinou testosteronu – například intenzitu projevu námluv, intenzitu hlasového projevu samců a tělesné ornamenty samců (Buchholz 1995, Fusani a kol. 1997, Hagelin & Ligon 2001). Novější studie prokazují, že melaninové znaky mohou sloužit jako signály kvality svého nositele (McGraw a kol. 2003, Ducrest a kol. 2008, Hill 2011) a hrají roli v samičím výběru i v samčí kompetici (Studd & Robertson 1985, Møller 1987 převzato z Møller 1988, Møller 1988, Siefferman & Hill 2003). Tyto práce však nejsou ověřovány na skupině hrabavých. U koroptyve polní nebyl vliv hormonů na expresi zbarvení jednotlivých pohlaví testován a není tedy znám. Namlouvací chování samců a hrozebný postoj před sokem ale naznačují, že by melaninová podkova samců mohla hrát roli v pohlavním výběru tohoto druhu. Samci vzpřímeně stojí a vydouvají hrud', čepýří peří a vystavují svůj ornament (Jenkins 1961 a vlastní pozorování). Role pérového melaninového ornamentu samců v samičím výběru koroptyví již byla testována (Beani & Dessi-Fulgheri 1995). Tyto experimenty podobně jako u některých jiných druhů hrabavých nepotvrdily, že by velikost melaninového ornamentu u samců byla rozhodující pro samičí výběr partnera, i když samcům se zcela odbarveným ornamentem se samice vyhýbaly. Naopak jako významný faktor rozhodující o samičím výběru byla v tomto experimentu intenzita hlasového projevu samce. Design pokusu provedeného Beanim a Dessi-Fulgherim (1995) se odlišoval od mnou navrženého a netestoval pouze roli vizuálních podnětů, především tedy melaninový ornament. Důraz na pérový ornament nekladly ani další výběrové experimenty provedené na koroptyvách polních. Dahlgren (1990) testoval v samičí volbě úspěšnost samců, kteří věnují velké množství času ostražitosti a kontrole okolí. Takoví samci byli samicemi silně preferováni. Autoři to vysvětlují následujícím způsobem – ostražitost podporuje individuální přežití snížením predace. Jelikož čím více času samec tráví hlídáním okolí, tím více se může samice věnovat shánění potravy a tím více může zvýšit společný reprodukční úspěch a přežívání mláďat. Proto výběr ostražitějšího samce jako partnera může v konečném důsledku zvýšit fitness obou jedinců (Dahlgren 1990). Z dalších výzkumů bylo zjištěno,

že ostražitější samci a samci s vyšší intenzitou hlasového projevu mají vyšší hladinu testosteronu. Testosteron má tedy významný vliv v pohlavním výběru koroptví, jelikož pozitivně posiluje dva projevy chování, na základě jejichž intenzity si samice koroptví vybírají partnera pro rozmnožování (Fusani a kol. 1997).

Ve svých výběrových experimentech jsem odfiltrovala hlasové projevy samců (samci byli umístěni v experimentálních bednách a měli omotané zobáky tkaninovou náplastí) a odfiltrovala jsem i důvody k ostražitosti (experimentální voliéra byla izolována od vnějšího prostředí, samci neměli výhled mimo voliéru). Samčí behaviorální projev byl tedy pouze projevem namlouvacím jako reakce na přítomnost samice. Výsledky experimentů ukázaly, že samice se průkazně více zdržovaly v blízkosti samce s velkou podkovou než u samce s malou podkovou v experimentech, ve kterých jim byli předloženi nemanipulovaní samci (viz výsledek párového t-testu). Dalšími modely (GLM) jsem dále testovala samičí preferenci na jemnější škále: avšak variabilita v rámci samců s velkou podkovou a ani variabilita v rozdílech ploch ornamentů mezi samcem s velkou podkovou a samcem s malou podkovou, neovlivňovaly samičí preferenci průkazně. U experimentů s manipulovanými samci nebyla preference samic průkazná (viz párový t-test). A stejně tak nebyl prokázán vliv variability v rámci samců s velkou podkovou a vliv variability v rozdílech ploch ornamentů mezi samcem s velkou podkovou a samcem s malou podkovou na samičí preferenci pro samce s velkou podkovou (viz GLM modely). Na základě výsledků lze říci, že velikost melaninového ornamentu samců může hrát roli při výběru partnera samicí. Avšak neprůkaznost manipulačních experimentů naznačuje možnou korelaci melaninového ornamentu s jiným znakem, který je samicí preferován souběžně s tímto pětovým ornamentem, ale jedná se pravděpodobně o znak, který jsem ve svých experimentech netestovala, a proto nebyl odhalen. Zcela jistě se nejedná o samčí hlasový projev, jelikož tento efekt byl odfiltrován již v samotném designu pokusu. Pravděpodobně půjde o behaviorální projev – například intenzitu namlouvacího projevu samce. Tento efekt jsem ve svých experimentech netestovala. Samice koroptví se pravděpodobně při svém výběru rozhodují na základě více znaků a aktuální situace. Ve volné přírodě může být prvotním signálem hlasový projev samce (i v momentě, kdy ještě nemá samice se samcem vizuální kontakt), až pak mohou následovat další znaky jako projevy námluv a samotné morfologické znaky samců při vzájemném vizuálním kontaktu a případně pachové podněty při blízkém kontaktu jedinců. Samčí námluvné chování je nápadné právě vzpřímeným postojem, čepýřením peří k dosažení relativně

větší velikosti těla a vydouváním hrudní části těla s vystavením melaninového ornamentu (Jenkins 1961 a osobní pozorování). Toto chování naznačuje určitou signalizační funkci melaninového ornamentu při samičím výběru a podporuje výsledky mnou provedených experimentů.

To, že si samice vybírá partnera na základě více znaků a ne jen jednoho, je i v souladu s hypotézou „více zpráv – multiple message hypothesis“ (Møller & Pomiankowski 1993). Tato hypotéza říká, že každý znak signalizuje specifickou, konkrétní informaci o celkové kondici nositele, čehož může samice při svém výběru využít (Møller & Pomiankowski 1993). Například péřové ornamenty jsou znaky neměnné, které vznikly v době přepeřování a přetrvávají do dalšího přepeřování. Proto odrážejí především kondici a kvalitu, ve které samec byl v době výměny peří, a nutně neodrážejí současné kvality nositele znaku. Naopak behaviorální projevy (hlasové a namlouvací projevy) jsou znaky flexibilní a mohou vypovídat o současné kondici jedince (Loyau a kol. 2005). U pána korunkatého bylo překvapivě zjištěno, že samice při výběru partnera dává nejprve přednost morfologickým znakům - péřovému ornamentu (počtu a hustotě ok na ocasních perech) a až následně behaviorálním podnětům (hlasové projevy a intenzita námluv), a to jako znakům nezávislým na péřovém ornamentu (Loyau a kol. 2005).

Sekundární pohlavní znaky ovlivňují kromě samičího výběru také samčí kompetici signalizováním sociálního postavení (Andersson 1994). Přičemž melaninové péřové ornamenty mohou sloužit jako indikátory samčí kvality a sociálního postavení (Griffith a kol. 2006). Ve své práci jsem testovala roli péřového melaninového ornamentu v samčí kompetici koroptví. V experimentech s nemanipulovanými samci jsem prokázala, že samci s velkým ornamentem průkazně vyhrávali souboje nad samci s malým ornamentem (viz výsledek párového t-testu). Další modely (GLM) testovaly, zda bylo vítězství samců s velkou podkovou v souboji ovlivněno na jemnější škále - a to variabilitou ve velikosti ornamentu u samců s velkou podkovou, a nebo také variabilitou v rozdílech ve velikosti ornamentů mezi samcem s velkou podkovou a samcem s malou podkovou. Výsledky těchto modelů nebyly průkazné. V pokusech s manipulovanými jedinci nebylo prokázáno, že by samci s velkou podkovou vyhrávali souboje nad samci s malou podkovou (viz párový t-test). Také dodatečné GLM modely neprokázaly vliv sledovaných fenotypových charakteristik na to, kdo v souboji vyhrál kromě rozdílu ve velikosti karotenoidní skvrny za okem mezi soky. Samci s větší plochou karotenoidního ornamentu vyhrávali souboje. V experimentech s nemanipulovanými samci se efekt

velikosti karotenoidního ornamentu neprojevil pravděpodobně proto, že silnějším signálem pro soky byla velikost melaninového ornamentu soupeře. Naopak v experimentech s manipulovanými samci velikost podkovy jako signál pro soka neobstála pravděpodobně proto, že manipulovaný jedinec byl ihned po ostříhání peří vložen do pokusu, takže „nevěděl“, že má malou podkovu a „necítil“ se hendikepovaný. Naopak samec s přirozeně malou podkovou „ví“ že má malou podkovu a je určitým způsobem hendikepovaný. Karotenoidní ornamenty jsou považovány za velmi dobré indikátory kvality svého nositele a hrají roli jak v samčí kompetici, tak v samičím výběru (přehled v Hill 2002 a Griffith a kol. 2006, Hill 2011). U mnou testovaných samců jsem neprokázala korelaci mezi plochou melaninového ornamentu a plochou karotenoidního ornamentu. Tyto dva znaky ale mohou signalizovat různé informace najednou, čímž získá příjemce takových podnětů více informací o kvalitách jedince (Møller & Pomiankowski 1993). V experimentech také nebylo průkazně zjištěno, že by samci s větší podkovou častěji útočili jako první, a to jak v pokusech s nemanipulovanými, tak manipulovanými jedinci. Melanoidní ornament je patrně korelován s kvalitou jedince a jeho atraktivností či úspěšností v souboji s jiným samcem, sám o sobě však patrně není signálem, na jehož základě probíhá výběr partnera u tohoto druhu.

Jak již bylo zmíněno výše, sekundární pohlavní znaky mohou být čestným signálem kvality svého nositele (Zahavi 1975). Samice si na základě těchto znaků může vybrat partnera pro rozmnožování a získat tak výhody pro sebe a svá mláďata. Výhody pro samici mohou být buď přímé (lepší teritorium, vyšší samčí péče o mláďata, menší pravděpodobnost nakažení se nemocí) anebo nepřímé (získání lepších genů pro svá mláďata, Andersson 1994, Mays & Hill 2004). Obecně je pro samice reprodukce nákladnější a předpokládá se proto, že do reprodukce investuje jen tolik svých zdrojů, kolik se jí v podobě fitness může vrátit (Trivers 1972). Pokud tedy samčí ornamenty signalizují nositelovu kvalitu, může se samice rozhodnout na základě samčí atraktivnosti, kolik svých zdrojů do reprodukce investuje („the differential-allocation hypothesis“, Burley 1986). Rozdílná samičí investice je speciální formou maternálního efektu (Kirkpatrick & Lande 1989). Samice investující více proteinů, lipidů a hormonů do vajec ovlivní vývoj embrya, velikost mláďate při klubání, jeho rychlost růstu a celkové prospívání, což lze vidět již na počtu vylíhlých mláďat ve snůšce a na jejich dalším přežívání (přehled ve Williams 1994).

Ve své práci jsem testovala u koroptve polní vliv velikosti melaninového péřového ornamentu samce na reprodukční úspěch páru. Otázkou zůstává, zda může tento péřový ornament signalizovat samčí kvalitu. Již byly provedeny experimenty, které potvrdily, že samice koroptví na základě své preference při výběru partnera ovlivňují koncentraci testosteronu, kterou investují do tvorby vajec. Vejce snesená samicemi, které si samy vybraly z nabízených samců partnera, obsahovaly signifikantně více testosteronu než vejce samic, jimž byl vybrán partner, kterého nepreferovaly (Garcia-Fernandez a kol. 2010). Tyto výsledky jsou v souladu s dalšími výzkumy, které ukazují, že je-li samice spárována s pro ni atraktivním samcem, investuje více testosteronu do vajec (Kingma a kol. 2009). U pávů korunkatých, jako dalšího zástupce hrabavých s neověřenou hormonální regulací sexuálního dimorfismu, bylo prokázáno, že samčí péřové ornamenty hrají roli v samičím výběru a samice na základě spárování s pro ni atraktivním nebo neatraktivním samcem řídí alokaci vlastních zdrojů do vajec (Loyau a kol. 2007). Samice spárované s více ornamentovaným samcem (s vyšší hustotou barevných ok na ocasních perech) snášely větší vejce s vyšší koncentrací testosteronu (Loyau a kol. 2007). Práce Garcia-Fernandeze a jeho kolegů (2010) potvrdila různou alokaci zdrojů samicí jako odpověď na atraktivnost partnera, avšak neodhalila znaky, které by atraktivnost zvoleného samce dokazovaly. Pouze poukazují na předchozí výzkumy potvrzující roli intenzity hlasového projevu samce a jeho ostražitosti při hlídání okolí před predátory a nezvanými hosty, jako hlavními znaky ovlivňujícími samičí výběr (Beani & Dessi-Fulgheri 1995, Dahlgren 1990). Ve svých experimentech jsem prokázala, že melaninový péřový ornament samců může hrát roli v samičím výběru a to patrně v souvislosti s dalšími znaky samce a jeho behaviorálními projevy. Avšak výsledky párovacího pokusu neprokázaly, že by absolutní velikost podkopy a absolutní délka tarsu samce ovlivnily reprodukční úspěch páru. Fenotypové znaky samce a tedy i melaninový péřový ornament neměly průkazný vliv na velikost snůšky páru a líhnivost vajec. Neprůkaznost vlivu samčího ornamentu v reprodukčním úspěchu koroptví mohla být způsobena z genetického hlediska nevhodným sestavením párů (genetická podobnost páru apod.). U koroptví již bylo prokázáno, že velká podobnost samce a samice v MHC genech ovlivňuje reprodukci páru nižší líhnivostí snůšky (Králová, nepublikovaná data). V dalších výzkumech testujících vliv sekundárních pohlavních znaků samců na reprodukční úspěšnost by bylo vhodné stanovit též genetickou podobnost (příbuznost) partnerů před sestavením reprodukcí se párů.

5. Shrnutí

Ve své práci jsem sledovala význam pachových a vizuálních vjemů v pohlavním výběru koroptve polní:

1. Zaměřila jsem se především na schopnost samic vnímat pachové podněty samců jako jeden z možných podnětů, který je využíván v samičím výběru, jelikož může odrážet genetickou kvalitu potenciálního partnera. Výsledky mých experimentů zcela nepotvrdily skutečnost, že by samice vnímala pach samce, ač určitá tendence k preferenci samčího pachu byla detekována. K jasnému potvrzení či vyvrácení mnou testované teorie o schopnosti samic vnímat pachové podněty samců je ovšem nutné přihlížet při volbě jedinců do experimentů ke genetickému pozadí (MHC) jednotlivců.
2. V experimentech s nemanipulovanými samci bylo potvrzeno, že melaninová podkova ovlivňuje samičí preferenci a preferováni jsou samci s větším ornamentem. Ovšem v rámci experimentů s manipulovanými samci nebyl efekt velikosti podkovy prokázán, z čehož lze vyvodit, že kromě melaninové podkovy ovlivňují samičí výběr koroptví i jiné morfologické nebo behaviorální znaky, které nebyly mnou testovány. Nejedná se však o hlasové projevy samců - ty byly během experimentů odfiltrovány.
3. Roli melaninového pěřového ornamentu samců jsem testovala také v samčí kompetici koroptve polní. U experimentů s nemanipulovanými jedinci výsledky prokázaly, že samci s velkou podkovou vítězili nad samci s malou podkovou ve vzájemném boji. Experimenty s manipulovanými samci schopnost samců s velkou podkovou vyhrát souboj neprokázaly. Samčí kompetici pravděpodobně ovlivňují i další morfologické nebo behaviorální znaky, či kvalita jedince reflektovaná původní velikostí podkovy, která byla u obou samců stejná.
4. V soubojích samců hrála roli velikost karotenoidního ornamentu, samci s větším ornamentem souboj vyhrávali s větší pravděpodobností. Karotenoidní ornament může reflektovat kondici jedinců.

5. V experimentech reprodukční úspěšnosti koroptví nebyl vliv samčí melaninové podkovy prokázán. Velikost snůšky a její líhnivost neovlivnily ani další testované fenotypové charakteristiky samců a samic: délka běháku samce, délka běháku samice a přítomnost či nepřítomnost melaninového ornamentu u samic neměly na testované reprodukční parametry průkazný vliv. Při dalším ověřování vlivu samčího pérového ornamentu na reprodukční úspěšnost páru bude nutno přihlídnout ke genetické podobnosti jedinců v MHC genech před sestavením párů k rozmnožování.

6. Literatura

- Ables, E.M., Kay, L.M. a Mateo, J.M. 2007: Rats assess degree of relatedness from human odors. *Physiology & Behavior* **90**: 726–732
- Alonso, J.C., Magaña, M., Palacín, C. a Martín, C.A. 2010: Correlates of male mating succes in great bustard leks: the effects of age, weight, and display effort. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**: 1589-1600
- Alonso-Alvarez, C., Pérez-Rodríguez, L., Mateo, R., Chastel, O. a Viñuela, J. 2008: The oxidation handicap hypothesis and the carotenoid allocation trade-off. *The Journal of Evolutionary Biology*. **21**: 1789-1797
- Andersson, M. 1994: *Sexual Selection*. Princeton, Princeton University Press ISBN 9780691000572
- Balthazart, J. a Schoeffeniels 1979: Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften* **66**: 55-56
- Balthazart, J. a Taziaux, M. 2009: The underestimated role of olfaction in avian reproduction? *Behavioural Brain Research* **200**: 248-259
- Bang, B.G. 1971: Functional anatomy of the olfactory system in 23 orders of birds. *Acta Anatomica*, Hardback, pp 1-79
- Bao, X., Liu, N., Qu, J., Wang, X., An, B., Wen, L. a Song, S. 2010: The phylogenic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**: 840-847
- Beani, L. a Dessi-Fulgheri, F. 1995: Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*, role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour* **49**: 347-356
- Berglund, A., Bisazza, A. a Pilastro, A. 1996: Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**: 385-399
- Blank T. H. a Ash J. S., 1956: The concept of territory in the partridge *Perdix perdix*. *Ibis* **98**: 379-389.
- Bókony, V., Garamszegi, L.Z., Hirschenhauser, K. a Liker, A. 2008: Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1229-1238
- Bonadonna, F. a Nevitt, G.A. 2004: Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* **306**: 835

- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P. a Bessiere, J.M. 2007: Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? *Journal of Chemical Ecology* **33**: 1819-1829
- Brush, A.H. a Power, D.M. 1976: House finch pigmentation: Carotenoid metabolism and the effect of diet. *The Auk* **93**: 725-739
- *** Brush, A.H. 1990: Metabolism of carotenoid pigments in bird. *FASEB Journal* **4**: 2969-2977
- Buchholz, R. 1995: Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Animal Behaviour* **50**: 929-943
- Buchholz, R. 1997: Male dominance and variation in fleshy head ornamentation in wild turkeys. *Journal of avian biology* **28**: 223-230
- Burley, N. 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* **127**: 415-445
- Célérier, A., Huchard, E., Alvergne, A., Féjan, D., Plard, F., Cowlisam, G., Raymond, M., Knapp, L.A. a Bonadonna, F. 2010: Detective mice assess relatedness in baboons using olfactory cues. *The Journal of Experimental Biology* **213**: 1399-1405
- Célérier, A., Bon, C., Malapert, A., Palmas, P. a Bonadonna, F. 2011: Chemical kin label in seabird. *Biology letters* **7**: 807-810
- Ciechomski, P. de H., Schertenleib, S., Maïm, J., Maupu, D. a Thalmann, D. 2005: Real-time shader rendering for crowds in virtual heritage. *The 6th International Symposium on Virtual Reality, Archaeology and Cultural Heritage*. The Eurographic Association.
- Cobb, S. 1960: A note on the size of the avian olfactory bulb. *Epilepsia* **1**:394-402
- Crawley, M.J. 2007: *The R book*. Wiley ISBN: 978-0-470-51024-7
- Dahlgren, J. 1990: Females choose vigilant males: an experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix*. *Animal Behaviour* **39**: 646-651
- Darwin, C. 1871: *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London
- Doucet, S.M. a Montgomerie, R. 2003: Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of avian biology* **34**: 237-242
- Ducrest, A.-L., Keller, L. a Roulin, A. 2008: Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 502-510

- Eggert, F., Müller-Ruchholtz, W. a Ferstl, R. 1999: Olfactory cues associated with the major histocompatibility komplex. *Genetica* **104**: 191–197
- Eisenberg, J.F. a Kleiman, D.G. 1972: Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 1-32
- Fisher, R.A. 1958: *The genetical theory of natural selection*. New York, Dover Publications.
- Fitze, P.S. a Richner, H. 2002: Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* **13**: 401-407
- Fusani, L., Beani, L., Lupo, C. a Dessi-Fulgheri, F. 1997: Sexually selected vigilance behaviour of the grey partridge is affected by plasma androgen levels. *Animal Behaviour* **54**: 1013-1018
- Garcia-Fernandez, V., Guasco, B., Tanvez, A., Lacroix, A., Cucco, M., Leboucher, G. a Malacarne, G. 2010: Influence of mating preferences on yolk testosterone in the grey partridge. *Animal Behaviour* **80**: 45-49
- Griffith, S.C., Owens, P.F. a Burke, T. 1999: Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proceeding, Biological Sciences* **266**: 765-770
- Griffith, S.C., Parker, T.H. a Olson, V.A. 2006: Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal behaviour* **71**: 749-763
- Griggio, M., Valera, F., Casas-Crivillé, Hoi, H. a Barbosa, A. 2011: White tail markings are an indicator of quality and affect mate preference in rock sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**: 655-644
- Hagelin, J.C. a Ligon, J.D. 2001: Female quail prefer testosterone-mediated traits rather than the ornate plumage of males. *Animal Behaviour* **61**: 465-476
- Hagelin, J.C. 2002: The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in qual. *Behavioral Ecology* **13**: 32-41
- Hagelin, J.C., Jones, I.L. a Rasmussen, L.E.L. 2003: A tangerine-scented social odour in a monogamous seabird. *The Royal Society* **270**: 1323-1329
- Hagelin, J.C. 2007: The citrus-like scent of crested auklets: reviewing the evidence for an avian ornament. *Journal of Ornithology* **148**: S195-S201
- Hamilton, W.D. a Zuk, M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* **218**: 384-387
- Hastings, I.M. 1994: Manifestation of sexual selection may depend on genetic basis of sex determination. *Proceedings: Biological Science* **258**: 83-87

- Hearing, V.J. 1993: Invited Editorial: Unraveling the melanocyte. *The American Journal of Human Genetics* **52**: 1-7
- Hettyey, A., Hegyi, G., Puurtinen, M., Hoi, H., Török, J. a Penn, D.J. 2009: Mate choice for genetic benefits: Time to put the pieces together. *Ethology* **116**: 1-9
- Hill, G.E. 1990: Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour* **40**: 563-572
- Hill, G.E. 1991: Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* **350**: 337-339
- Hill, G.E. 1992: Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *The Auk* **109**: 1-12
- Hill, G.E. 1994: House finches are what they eat: A reply to Hudon. *The Auk* **111**: 221-225
- Hill, G.E. 1995: Seasonal variation in circulating carotenoid pigments in the house finch. *The Auk* **112**: 1057-1061
- Hill, G.E. 2002: A red bird in a brown bag. The Function and evolution of colorful plumage in the House finch. Oxford University Press, New York, ISBN 0-19-514848-7
- Hill, G.E. a McGraw, K.J. 2006: Bird coloration: Function and evolution. Harvard University Press
- Hill G.E. 2007: Melanins and carotenoids as feather colorants and signals. V: Jamieson, B.G.M.: Reproductive biology and phylogeny of birds. vol. 6B Science Publishers, Enfield, NH, USA, pp 41-74
- Hill, G.E. 2011: Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters* **14**: 625-634
- Hillgarth, N. 1990: Parasites and female choice in the ring-necked pheasant. *American Zoologist* **30**: 227-233
- Hirao, A., Aoyama, M. a Sugita, S. 2009: The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*. *Behavioural Processes* **80**: 115-120
- Hoelzer, G.A. 1989: The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* **38**: 1067-1078
- Houston, D.C. 1986: Scavenging efficiency of Turkey Vultures in tropical forest. *Condor* **88**: 318-323

- Hurst, J.L. 2009: Female recognition and assessment of males through scent. *Behavioural Brain Research* **200**: 295-303
- Jawor, J.M. a Breitwisch, R. 2003: Perspectives in ornithology – melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* **120**: 249-265
- Jenkins D. 1961: Social behaviour in the grey partridge (*Perdix perdix*). *Ibis* **103**: 155-189
- Johnson, K., Rosetta, D. a Burley, D.N. 1993: Preferences of female American goldfinches (*Carduelis tristis*) for natural and artificial male traits. *Behavioral Ecology* **4**: 138-143
- Johnson, K. a Burley N.T. 1998: Mating tactics and mating system of birds. Pages 21-60 in Parker P.G. and Burley N.T.: *Avian mating tactics: female and male perspectives*. Ornithological Monographs no. 49. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Karlsson, A.C., Jensen, P., Elgland, M., Laur, K., Fyrner, T., Konradsson, P. a Laska, M. 2010: Red junglefowl have individual body odors. *The Journal of Experimental Biology* **213**: 1619-1624
- Kimball, R.T. a Ligon, J.D. 1999: Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *The American Naturalist* **154**: 182-193
- Kingma, S.A., Szentirmai, I., Székely, T., Bókony, V., Bleeker, M., Liker, A. a Komdeur, J. 2008: Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1277-1288
- Kingma, S.A., Komdeur, J., Vedder, O., von Engelhardt, N., Korsten, P. a Groothuis, T.G.G. 2009: Manipulation of male attractiveness induces rapid changes in avian maternal yolk androgen deposition. *Behavioral Ecology* **20**: 172-179
- Kirkpatrick, M. a Lande, R. 1989: The Evolution of maternal characters. *Evolution* **43**: 485-503
- Kirkpatrick, M. a Ryan, M.J. 1991: The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**: 33-38
- Kodric-Brown, A. a Brown, J.H. 1984: Truth in advertising: the kind of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist* **124**: 309-323
- Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J.M. a Houston, A.I. 2002: The sexual selection kontinuum. *Proceedings The Royal Society London B* **269**: 1331-1340
- Lande, R. 1981: Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **78**: 3721-3725

- Lemon, R.E., Weary, D.M. a Norris, K.J. 1992: Male morphology and behavior correlate with reproductive success in the american redstart (*Setophaga ruticilla*). Behavioral Ecology and Sociobiology **29**: 399-403
- Levy, L. 2001: La communication olfactive des oiseaux : étude des labels identitaire et sexuel chez le moineau domestique (*Passer domesticus*) et la perdrix grise (*Perdix perdix*). Závěrečná práce.
- Ligon, J.D. a Zwartjes, P.W. 1995: Ornate plumage of male red junglefowl does not influence mate choice by females. Animal Behaviour **49**: 117-125
- Loyau, A., Jalme, M.S., Mauget, R. a Sorci, G. 2005: Intra- and intersexual selection for multiple traits in the peacock (*Pavo cristatus*). Ethology **111**: 810-820
- Loyau, A., Jalme, M.S., Mauget, R. a Sorci, G. 2007: Male sexual attractiveness affects the investment of maternal resources into the eggs in peafowl (*Pavo cristatus*). Behav Ecol Sociobiol **61**: 1043-1052
- Lozano, G.A. 1994: Carotenoids, parasites, and sexual selection. Oikos **70**: 309-311
- Mardon, J. a Bonadonna, F. 2009: Atypical homing or self-odour avoidance? Blue petrels (*Halobaena caerulea*) are attracted to their mate's odour but avoid their own. Behavioral Ecology and Sociobiology **63**: 537-542
- Mardon, J., Saunders, S.M., Anderson, M.J., Couchoux, Ch. a Bonadonna, F. 2010: Species, gender, and identity: Cracking petrels' sociochemical code. Chemical senses **35**: 309-321
- Mateo, J.M. a Johnston, R.E. 2003: Kin recognition by self-referent phenotype matching: weighing the evidence. Animal Cognition **6**: 73-76
- Mateos, C. a Carranza, J. 1995: Female choice for morphological features of male ring-necked pheasants. Animal Behaviour **49**: 737-748
- Mays, H.L. a Hill, G.E. 2004: Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. Trends in Ecology and Evolution **19**: 554-559
- McGraw, K.J. a Hill, G.E. 2001: Carotenoid access and intraspecific variation in plumagepigmentation in male American Goldfinches (*Carduelis tristis*) and Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). Functional Ecology **15**: 732-739
- McGraw, K.J. 2003: Melanins, metals, and mate quality. Oikos **102**: 402-406
- McGraw, K.J. 2004: Colorful songbirds metabolize carotenoids at the integument. Journal of avian biology **35**: 471-476
- McGraw, K.J. 2008: An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. Pigment cell melanoma res. **21**: 133-138

- Meunier, J., Pinto, S.F., Burri, R. a Roulin, A. 2011: Eumelanin-based coloration and fitness parameters in birds: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**: 559-567
- Milinski, M. 2006: The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 159-86
- *** Møller, A.P. 1987: Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour* **35**: 1637-1644
- Møller, A.P. 1988: Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**: 373-378
- Møller, A.P. a Pomiankowski, A. 1993: Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**: 167-176
- Møller, A. P. a Alatalo, R. V. 1999: Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings The Royal Society London B* **266**: 85-91
- Mougeot, F., Pérez-Rodríguez, L., Martínez-Padilla, J., Leckie, F. a Redpath, S.M. 2007: Parasites, testosterone and honest carotenoid-based signalling of health. *Functional Ecology* **21**: 886-898
- Mougeot, F., Martínez-Padilla, J., Blount, J.D., Pérez-Rodríguez, L.P., Webster, L.M.I. a Pieltney, S.B. 2010: Oxidative stress and the effect of parasites on a carotenoid-based ornament. *The Journal of Experimental Biology* **213**: 400-407
- Nevitt, G.A., Veit, R.R. a Kareiva, P. 1995: Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic Procellariiform seabirds. *Nature* **376**: 680-682
- Novoa, C., Dumas, S. a Resseguier, J. 2006: Home-range size of Pyrenean grey partridges *Perdix perdix hispaniensis* during the breeding season. *Wildlife Biology* **12**: 11-18
- O'Donald, P. 1962: The Theory of sexual selection. *Heredity* **17**: 541-552
- Payne, R.B. 1979: Sexual selection and intersexual differences in variance of breeding success. *The American Naturalist* **114**: 447-452
- Pekár, S. a Brabec, M. 2009: Moderní analýza biologických dat (zobecněné lineární modely v prostředí R). Scientia, ISB: 978-80-86960-44-9
- Pérez-Rodríguez, L., Mougeot, F. a Alonso-Alvarez, C. 2010: Carotenoid-based coloration predicts resistance to oxidative damage during immune challenge. *The Journal of Experimental Biology*. **213**: 1685-1690
- Pike, T.W., Blount, J.D., Bjerkgang, B., Lindström, J. a Metcalfe, N.B. 2007: Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males. *Proceedings of the Royal Society B* **274**: 1591-1596

- Pomiankovski, A. N. 1987: The 'handicap principle' does work – sometimes. *Proceedings of the Royal Society of London* **231**: 123-145
- Potti, J. a Merino, S. 1996: Decreased levels of blood trypanosome infection correlate with female expression of a male secondary sexual trait: Implications for sexual selection. *Proceedings: Biological Sciences* **263**: 1199-1204
- Potts, W.K. a Slev, P.R. 1995: Pathogen-based models favor MHC genetic diversity. *Immunological Reviews* **143**: 181-197
- Price, T., Schulte, D. a Heckman, N.E. 1993: Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society* **48**: 187-211
- Promerová, M., Králová, T., Bryjová, A., Albrecht, T. a Bryja, J. 2012: Describing variation of MHC class IIB genes in non-model galliform, the Grey partridge (*Perdix perdix*). přijato k otištění
- Pulliainen, E. 1971: Clutch-size of the partridge *Perdix perdix* L. *Ornis Scandinavica* **2**: 69-73
- Rajchard, J. 2010: Biologically active substances of bird skin: a review. *Veterinární Medicína* **55**: 413-421
- Roper, T.J. 1999: Olfaction in birds. *Advances in the study of behavior* **28**: 247-332
- Roulin, A., Richner, H. a Ducrest, A.L. 1998: Genetic, environmental and condition-dependent effects on female and male ornamentation in the barn owl *Tyto alba*. *Evolution* **52**: 1451-1460
- Roulin, A., Riols, Ch., Dijkstra, C. a Ducrest, A.-L. 2001: Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology* **12**: 103-110
- Roulin, A. a Ducrest, A.-L. 2011: Association between melanism, physiology and behaviour: A role for the melanocortin system. *European Journal of Pharmacology* **660**: 226-233
- Roulin, A., Almasi, B., Meichtry-Stier, K.S. a Jenni, L. 2011: Eumelanin- and pheomelanin-based colour advertise resistance to oxidative stress in opposite ways. *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 2241-2247
- Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D. a Wittzell, H. 1999: Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 1-12
- Schiöth, H.B., Haitina, T., Ling, M.K., Ringholm, A., Fredriksson, R., Cerdá-Reverter, J.M. a Klovins, J. 2005: Evolutionary conservation of the structural, pharmacological, and genomic characteristics of the melanocortin receptor subtypes. *Peptides* **26**: 1886-1900

- Siefferman, L. a Hill, G.E. 2003: Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* **14**: 855-861
- Smith, A. R. 1978: Color gamut transform pairs. V SIGGRAPH '78: Proceedings of the 5th annual conference on Computer graphics and interactive techniques, New York, ACM Press str. 12–19
- Studd, M.V. a Robertson, R.J. 1985: Evidence for reliable badges of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Animal Behaviour* **33**: 1102-1113
- Svensson, L., Mullarney, K. a Zetterström, D. 2010: Birds of Europe. Princeton field guides. ISBN: 9780691143927
- Šálek, M., Pintíř, J. a Marhoul, P. 2004: Vliv zástavby a lesa na prostorový výskyt populace koroptve polní (*Perdix perdix*) v zemědělské krajině. *Sylvia* **40**: 89-97
- Šálek, M. a Marhoul, P. 2008: Spatial movements of grey partridge *Perdix perdix*: male-biased spring dispersal and effect of habitat quality. *Journal of Ornithology* **149**: 329-335
- Trivers, R.L. 1972: Parental investment and sexual selection. V B. Campbell, Sexual selection and the Descent of Man, Aladine, Chicago, pp. 136-179
- Watson, M., Aebischer, N.J., Cresswell, W. 2007: Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: The effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *Journal of Animal Ecology* **76**: 211-221
- Weatherhead, P.J. a Robertson, R. 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: „The sexy son hypothesis“. *The American Naturalist* **113**: 201-208
- Wenzel, B.M. 1971: Olfactory sensation in the Kiwi and other birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* **188**: 183-193
- Westneat, D.F. a Birkhead, T.R. 1998: Alternative hypotheses linking the immune system and mate choice for good genes. *Proceedings of the Royal Society of London* **265**: 1065-1073
- Williams, T.D. 1994: Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* **69**: 35-59
- Williams, G.Ch. 1996: Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection – a selection for handicap. *Journal of theoretical Biology* **53**: 205-214.
- Zelano, B. a Edwards, S.V. 2002: An Mhc component to kin recognition and mate choice in birds: Predictions, progress and prospects. *The American Naturalist* **160**: 225-237

Zuk, M., Thornhill, R. Ligon, J.D. a Johnson, K. 1990: Parasites and mate choice in red jungle fowl. *American Zoologist* **30**: 235-244

*** označení sekundárních citací