

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Znaky ovlivněné pohlavním výběrem u ptáků

Martina Soudková

Školitelka: Mgr. Alena Klvaňová
Konzultant: Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha 2008

Obsah

ABSTRAKT	3
1. Úvod	4
2. Druhotné pohlavní znaky ptáků	5
3. Pohlavní výběr	6
3.1. Definice pohlavního výběru	6
3.2. Teorie pohlavního výběru	7
3.2.1. Hypotézy přímých výhod	7
3.2.2. Hypotézy dobrých genů	7
3.3. Odhad kondice – sjednocení přímých a nepřímých výhod	9
3.3.1. Flukтуаční asymetrie	10
3.3.2. Prezentace kondičně závislých vnějších znaků	10
4. Ornament jako signál	11
4.1. MHC komponent aneb vztah mezi ornamenty a geny	11
4.2. Ornamentální zbarvení	13
4.2.1. Karotenoidní pigmenty a pohlavní výběr	14
4.2.2. Samičí výběr podle karotenoidního zbarvení peří	15
4.2.3. Melaniny	17
4.2.4. Práce zaměřené na samičí výběr podle melaninových ornamentů	19
4.2.5. Strukturální zbarvení a UV reflektance	20
5. Metodika studia samičích preferencí	23
5.1. Korelativní terénní studie	24
5.2. Korelativní laboratorní studie	24
5.3. Manipulativní terénní studie	25
5.4. Manipulativní laboratorní studie	25
6. Závěr	26
Použitá literatura:	27

ABSTRAKT

Druhotné pohlavní znaky se díky pohlavnímu výběru vyvinuly někdy až výstředním způsobem. Jednotlivé propracované ornamenty ptáků byly mnohokrát předmětem diskuze. Důvodem, proč samci vytvářejí tak nápadné a nákladné struktury, je jejich signalizační funkce. Samice, které jsou většinou vybíravější než samci, upřednostňují při páření ty nejzdravější samce, protože to jim přináší ať už přímé či nepřímé výhody. Zrak je pro ptáky nejdůležitější smysl, pomocí kterého vnímají své okolí, a proto jsou ptáci často nápadně barevní. Zbarvení ptačích per je tvořeno převážně karotenoidními a melaninovými pigmenty nebo strukturálním zbarvením. Každé z nich jinak vzniká a tak o svém nositeli signalizuje jinou informaci. Karotenoidy, které ptáci musí přijímat v potravě, jsou považovány za čestné ukazatele kvality a nutriční kondice. U melaninových ornamentů, na jejichž vznik má vliv hladina testosteronu, byla nejčastěji pozorována funkce v signalizaci sociálního postavení. Strukturální zbarvení není doposud dobře prozkoumané, pravděpodobně se může uplatňovat v signalizaci zdravotního stavu. Tato práce shrnuje poznatky o ptačím ornamentálním zbarvení a v závěru jsou zhodnoceny metody preferenčních pokusů.

Klíčová slova: pohlavní výběr, ornamentální zbarvení, výběr partnera, ptáci

ABSTRACT

Sexual selection has driven the evolution of secondary sexual characters in a peculiar way. Particular elaborated ornaments of male birds have been taken in question many times. The reason for evolving such striking and costly structures is their signalling function. Females, as a choosy sex, prefer to mate with the most ornamented males because they can gain either direct or indirect benefits. Vision is the major sense by which birds perceive their environment. That is why their appearance can be often so colourful. The majority of avian plumage coloration is produced by three major types of determinants: carotenoid and melanin pigments and structural coloration. They differ in a way they are produced so each of them is supposed to signal a different type of information. Carotenoids must be obtained in a diet so they are likely honest indicators of quality and nutritional condition. Testosterone-dependent melanin ornaments have status signalling function. We do not know much about structural coloration but it could be used as health indicator. This paper summarizes information about bird ornamental colouration. At the end the methods of preference experiments are discussed.

Key words: sexual selection, ornamental colours, mate choice, birds

1. Úvod

Se vznikem pohlavního rozmnožování a s diferenciací příslušníků jednoho druhu na samce a samice vstupuje na evoluční scénu nový faktor – pohlavní výběr. Pro jedince již není důležité pouze přežít do reprodukčního věku, ale také nalézt optimálního sexuálního partnera. Mezi příslušníky stejného pohlaví dochází ke kompetici o vhodné sexuální partnery, což vede k existenci nápadných druhotných znaků sloužících jako signály kvality pro opačné pohlaví.

Díky pohlavnímu výběru vzniklo velké množství znaků využívaných ať už ve vnitrodruhové kompetici nebo v samičím výběru. Sekundární pohlavní znaky ptáků zahrnují hlasové projevy, morfologické znaky – chocholky, ostruhy, hřebínky apod., behaviorální projevy (např. zásnubní tance) a ornamentální zbarvení.

Tak obsáhlé téma nelze v rámci jedné bakalářské práce pojmout, proto jsem se ve své práci zaměřila především na signalizaci pomocí zbarvení peří. Ptáci mají velmi dokonalý zrak a jsou citliví na optické podněty. Jen málo živočišných skupin může konkurovat ptákům v bohatosti a rozmanitosti jejich zbarvení. Většina ornamentálního zbarvení ptáků je tvořena karotenoidními nebo melaninovými pigmenty a nebo vzniká díky interferenci a lomu světla na mikroskopických strukturách pera. Rozdílnost v původu jednotlivých typů zbarvení má za následek i jeho mnohdy rozdílnou funkci.

V úvodní části práce popisují některé nejdůležitější teorie pohlavního výběru. Vlastní práce je rozdělena do kapitol podle mechanismů utváření barevných ornamentů na zbarvení způsobené karotenoidními pigmenty, melaniny a strukturálním zbarvením. Dále shrnuji některé práce věnující se výběru partnera právě na základě variability ve zbarvení. Při posuzování vlivu pohlavního výběru na ornamente je důležité, jakou metodu výzkumu použijeme, abychom získali věrohodné výsledky. Různé výhody a úskalí jednotlivých metod jsou popsány v závěrečné části práce.

2. Druhotné pohlavní znaky ptáků

U ptáků jsou sekundární pohlavní znaky nápadnější než u jiných živočišných tříd (Darwin 1871), proto jim bylo věnováno hodně pozornosti. Existují různá kritéria, podle kterých si samice při námluvách samce vybírají. Samec nejčastěji láká partnerku buď zpěvem a instrumentálními zvuky nebo nápadnými pohyby a prezentací svého svatebního šatu, tedy akustickými a optickými signály. V případě australské kachnice laločnaté (*Biziura lobata*) a alkouna chocholatého (*Aethia cristatella*) je známo využití olfaktorických podnětů, které pravděpodobně slouží k namlouvání samice (Guay & Mulder 2005, Hagelin et al. 2003).

Někdy může být pro samici rozhodující kvalita obhajovaného teritoria, jak tomu je například u některých kolibříků (Veselovský 2001), jindy může rozhodovat hodnota přinesených darů (Calder 1967). U lemčíků koreluje množství přilákaných samic s dokonalostí stavby a bohatstvím ozdobných předmětů (Borgia 1995). U některých ptačích druhů se vyvinuly speciální ostruhy, aby spolu samci mohli vzájemně soupeřit, jindy jsou samci ozdobeni nejrůznějšími hřebínky, lalůčky, rohovinovými výrůstky, nafukovacími vaky, chocholkami nebo prodlouženými pery pro přilákání samic (shrnuto v Ligon 1999). Nápadně zbarvené peří, zobák a holá kůže na hlavě a na krku slouží často jako signalizace dobré kondice (Ligon 1999). Při posuzování tohoto znaku si musíme uvědomit, že mnoho ptáků vidí i v UV oblasti (Benett & Cuthill 1994), takže jejich hodnocení nápadnosti barvy se může výrazně lišit od zrakového vjemu člověka. U většiny zmíněných znaků je důležitá i jejich symetrie, která také indikuje kvalitu jedince (Møller 1991, Swaddle & Cuthill 1994).

K obecné charakteristice znaků ovlivněných sexuální selekcí patří (1) dědičnost – znak se alespoň částečně přenáší na potomky, (2) variabilita mezi jedinci stejného pohlaví v rámci populace např. ve velikosti znaku či v intenzitě projevu a (3) signalizace nějaké výhody. Může se jednat o výhodu přímou (kvalitní teritorium s potravními zdroji, krmení při námluvách, rodičovská péče – tzn. inkubace, krmení mlád'at, obrana hnízda apod.) či nepřímou (např. předání potomkům genů pro atraktivitu, lepší kondici anebo imunitu). Aby mohl být znak považován za čestný signál kvality, musí být jeho exprese limitována a to buď vysokými náklady na vytvoření anebo na udržování (Kodric-Brown & Brown 1984).

3. Pohlavní výběr

3.1. Definice pohlavního výběru

Darwin zavedl výraz přirozený výběr (natural selection) jako protiklad termínu umělý výběr (tedy prováděný člověkem). Přirozený výběr se skládá ze dvou složek, z výběru prováděného prostředím, tj. z přírodního výběru, a z výběru, k němuž dochází při soupeření příslušníků stejného pohlaví o partnery pro rozmnožování, tj. z výběru pohlavního (Darwin 1871).

Při sexuální selekci rozlišujeme intrasexuální a intersexuální neboli epigamní výběr. Intrasexuální výběr spočívá v přímém konkurování nejčastěji mnoha samečků o samici, jen výjimečně je tomu naopak, a při epigamním výběru partneři stejného pohlaví dávají přednost jedincům druhého pohlaví (Veselovský 2005).

Intenzita pohlavního výběru působícího na obě pohlaví se může lišit, což vede ke vzniku pohlavního dimorfismu (Owens & Hartley 1998). Vybíravějším pohlavím jsou obvykle samice a samci jsou tak vystaveni intenzivnějšímu pohlavnímu výběru a tedy právě u nich se vyvíjejí nápadnější sekundární pohlavní znaky. Příčina této asymetrie spočívá primárně v rozdílné nákladnosti produkce mikrogamet a makrogamet a sekundárně v rozdílné nákladnosti obou rodičovských rolí (Flegr 2005). Například ze studie na vrabci domácím (*Passer domesticus*) vyplývá, že během hnízdění stráví samice na hnízdě třikrát více času než samec (Chastel & Kersten 2002). Samice nemohou zvýšit počet potomků častějšími kopulacemi (Andersson & Iwasa 1996), proto musí dobře rozlišovat v kvalitě samců, se kterými se budou rozmnožovat.

Vzhledem k tomu, že vybírání je pro samice nákladné z hlediska času, energie nebo rizika predace (Pomianowski 1987), je pro ně výhodné rozhodovat se na základě určitých čestných signálů samcovy kvality, jako může být například ornamentální zbarvení peří. Když si samice vybírají na základě těchto signálů, je pak pro samce výhodné tyto znaky co nejnápadněji vystavovat. Existuje několik vzájemně se doplňujících teorií, které se snaží vysvětlit, jak tyto ornamentální znaky vznikají a jak jsou v populaci udržovány.

3.2. Teorie pohlavního výběru

Současné teorie a hypotézy týkající se principu fungování pohlavního výběru můžeme pro přehlednost rozdělit podle toho, jestli si samice vybírá svého partnera podle určitého znaku proto, aby získala některé bezprostřední výhody jejich nositele, anebo aby zvýšila svou fitness prostřednictvím tzv. dobrých genů, které od potenciálního samce získá pro své potomky.

3.2.1. Hypotézy přímých výhod

Hlavní myšlenka hypotézy přímých výhod je ta, že si samice vybírají sexuální partnery z důvodu zvýšení své vlastní prosperity během páření a hnízdění (Kirkpatrick & Ryan 1991). Samec například může zabezpečovat hnízdní místa a obhajovat důležité potravní zdroje, které by následně samice mohla využívat. Další bezprostřední výhodou může být samcův dobrý zdravotní stav, který zajišťuje, že na samici ani mládřata nepřenesou žádné parazitární choroby (Hillgarth 1996), nebo schopnost přispět co nejvíce při výchově mládřat – tzv. model „dobrého rodiče“, good parent model (Hoelzer 1989).

Protože samci u mnoha druhů ptáků poskytují během hnízdění značné množství péče, přímé výhody by mohly být pro samice důležitější, než nepřímé výhody (Kirkpatrick & Barton 1997). Pak by ornamenty samců mohly vypovídat o jejich pečovatelských schopnostech.

Na druhou stranu samice mnoha sociálně monogamních ptáků praktikují mimopárové kopulace, což by naznačovalo, že nepřímé výhody, jako je zdědění samcova atraktivního vzhledu nebo dobré životaschopnosti, jsou také důležité (Smiseth et al. 2001). Podobně u lekových ptáků, kde samec do rozmnožování přispívá jen svými spermii, není teorie přímých výhod uspokojivým vysvětlením samičí volby.

3.2.2. Hypotézy dobrých genů

Fisherův „runaway“ model vysvětluje vznik a význam ornamentálního zbarvení samců tak, že pokud samice začnou preferovat samce s určitým druhotným pohlavním znakem, potom nositelé tohoto znaku jsou v konkurenci s ostatními jedinci pochopitelně zvýhodněni, mají v průměru více potomků a gen pro daný znak se postupně šíří v populaci. Zároveň se však šíří i gen pro preferenci daného znaku (Fisher 1930). Nejen u ptáků, ale i u savců a u ryb

(Dugatkin 1992), bylo pozorováno, že samice uplatňují jako jedno z nejdůležitějších kritérií pro výběr sexuálního partnera jeho úspěšnost u ostatních samic (Agrawal 2001).

Hypotéza handicapů předpokládá, že pro samici může být za určitých podmínek výhodné vybírat si za otce svých potomků handicapovaného samce, například právě samce s nejdělnějšími pery, která představují pro svého nositele značnou nevýhodu v boji o přežití (Zahavi 1975 ex Flegr 2005). Jestliže se tedy samec s abnormálně handicapujícím znakem dožil reprodukčního věku, je skoro jisté, že se musí jednat o jinak nadprůměrného jedince. Handicapem přitom nemusí být pouze druhotný pohlavní znak, ale například i samotné stáří jedince (Kokko & Lindström 1996). U strnadů obecných (*Emberiza citrinella*) bylo pozorováno, že samice při mimopárových kopulacích (EPC – extra pair copulation) zvyhodňují staré samce (Sunberg & Dixon 1996).

Hypotéza pohlavního výběru zprostředkovaného parazity je založená na předpokladu, že míra exprese druhotných pohlavních znaků negativně koreluje se stupněm parazitace (Hamilton & Zuk 1982). Když si tedy samice vybírají samce s výraznými druhotnými pohlavními znaky, vybírají si zároveň neinfikované jedince. Příkladný vztah mezi stavem opeření, zbarvením a parazitací dokládá dvanáctileté monitorování na individuálně kroužkovaných hýlech mexických (*Carpodacus mexicanus*), kde ptákům, kteří byli během pelichání výrazně napadeni parazity nebo prodělali ptačí neštovice, vyrostlo po vypelichání nové peří horší kvality a výrazně světlejší (Thompson et al. 1997). Naopak tmavší a pestřejší zbarvení ukázalo na určitou rezistenci proti parazitům, a protože tato rezistence je dědičná (Clayton 1991), volí samice na základě zbarvení zdatnější otce pro své potomky.

Hypotéza imunokompetenčního handicapu předpokládá, že korelace hladiny pohlavních hormonů s mírou exprese pohlavních znaků a zároveň s poškozením imunitního systému umožňuje dlouhodobé fungování systému rozpoznávání kvalitních samců podle míry exprese sekundárních pohlavních znaků (Folstad & Karter 1992). Snížení funkčnosti imunitního systému totiž představuje pro samce s plně vyvinutými druhotnými pohlavními znaky skutečný handicap, snižující jeho životaschopnost. Tím je zajištěno, že tento signál je nefalšovatelný a pouze skutečně kvalitní samci si mohou dovolit oslabení imunitního systému vyplývající ze zvýšené hladiny pohlavních hormonů (Flegr 2005).

Hypotéza komplementárních genů, kterou roku 1972 popsal R. L. Trivers, říká, že selekce by měla upřednostňovat volbu pohlavního partnera, který je geneticky nejvíce komplementární ve smyslu vytvoření adaptivní kombinace genů pro potomky (Trivers 1972). Hypotézy dobrých genů říkají, že samice využívají mimopárové kopulace (EPC – extra pair copulation), aby zvýšily genetickou kvalitu svých potomků. Avšak pro samici není cílem výběru kvalita haplotypu samce sama o sobě, ale vzájemná kombinace maternálního a paternálního genomu (Freeman-Gallant et al. 2003). A protože komplementarita samcova genotypu bude záviset na genotypu samice, pak se ve své volbě shodnou jen geneticky si podobné samice (Freeman-Gallant et al. 2003). Jedním z možných cílů individuální optimalizace je hlavní histokompatibilní komplex – MHC, kdy v souladu s tradičním modelem komplementárních genů by samice vyhledávaly samce s nejvhodnějším MHC haplotypem pro svá mláďata (von Schantz et al. 1996).

3.3. Odhad kondice – sjednocení přímých a nepřímých výhod

Ačkoli můžeme výhody, které samice získá svým odhadem kvality samce, rozdělit na jednotlivé složky, jako je míra rodičovské péče, kvalitní teritorium anebo rezistence vůči parazitům, tak ve skutečnosti může být mnoho výhod navzájem propojených (např. starší pták má jak více zkušeností s vyhledáváním potravy, tak jeho věk dokazuje, že svým potomkům předá kvalitní geny; Kokko & Lindström 1996), zatímco jiné se vylučují (např. samec nemůže zároveň inkubovat a bránit teritorium). Existuje však jedna sjednocující vlastnost, která samicím zaručí jistou výhodu, a to je samcova dobrá kondice (Hill & McGraw 2006).

Tělesná kondice může zásadně ovlivnit např. teritoriální chování, sociální postavení i reprodukční úspěšnost jedince a rovněž má často rozhodující vliv na úspěšné přezimování a migraci (Harvey 1971). Velké množství různorodých studií zabývajících se tělesnou kondicí zatím nedává odpověď na důležitou otázku, zda-li může být proměnlivost v tělesné kondici jedince dědičně podmíněna. Této problematice se zatím nejvíce věnovali Gosler & Harper (2000) na příkladu sýkory koňadry (*Parus major*). Jejich pokusy poukazují na existenci dědičnosti tělesné kondice u tohoto druhu. Ale určitou roli zde může sehrát i tzv. „rodičovský efekt“, kdy fenotypové vlastnosti jednoho či obou rodičů přímo ovlivňují tyto vlastnosti u potomků. Např. rodiče v dobré kondici mohou zajistit více potravy pro svá mláďata (Price & Grant 1985). Každopádně párování se samcem v dobré kondici znamená pro samici zvýšení její fitness, ať už exkluzivní nebo inkluzivní.

3.3.1. Flukтуаční asymetrie

Ornamenty a jiné pohlavní znaky se často vyznačují bilaterální symetrií a složitým designem. Flukтуаční asymetrie představuje odchylku od perfektní morfologické symetrie struktur, které jsou v ideálním stavu dvoustranně souměrné (Van Valen 1962). Zvyšující se úroveň flukтуаční asymetrie je u mnoha druhů spojována jednak s genetickými stresovými faktory a jednak se stresovými faktory prostředí, jako je např. snížená dostupnost potravy (Swaddle & Witter 1994). Míra flukтуаční asymetrie tedy odráží kondici jedince během doby, kdy se ten který znak vyvíjel. Klasickým příkladem je rozdílná délka pravé a levé části ocasu u vlaštovkovitých (Swaddle et al. 1994). Plná exprese takového ornamentu se zdá být poměrně nákladná a proto je flukтуаční asymetrie jednou z možností posouzení kvality jedince (Møller 1991).

Míra symetrie má svou funkci v pohlavním výběru. U zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) preferují samice samce s více symetrickými melaninovými pruhy na hrudi před těmi méně symetrickými (Swaddle & Cuthill 1994).

3.3.2. Presentace kondičně závislých vnějších znaků

U jedinců, kteří vykazují přítomnost energeticky náročných znaků či chování, se předpokládá lepší kondice. Tyto znaky jako např. intenzita zbarvení pokryvu těla nebo intenzita svatebních letů bývají často využity v pohlavním výběru, neboť signalizují zdatnost jedince. Například intenzita svatebních letů u polygammích samců motáka pilicha (*Circus cyaneus*) odráží samčí tělesnou kondici (Simmons 1988). Intenzivněji tokající samci získali více samic a přinášeli denně více kořisti.

Nevýhodou je, že některé tyto znaky vyjadřují relativní kondici pouze za období, kdy byly vytvářeny, např. intenzita pigmentace opeření jedince vypovídá o jeho kondici v době růstu peří (Stejskalová 2001).

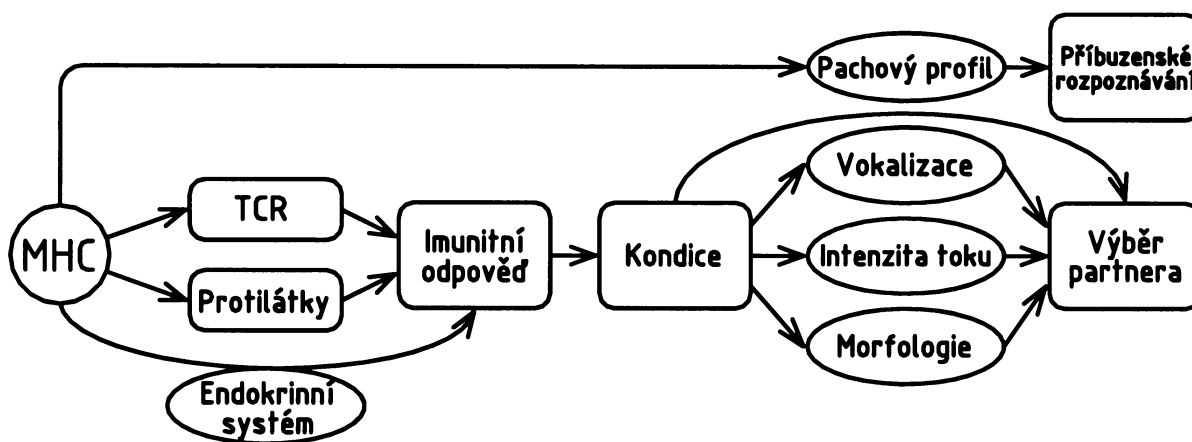
4. Ornament jako signál

4.1. MHC komponent aneb vztah mezi ornamenty a geny

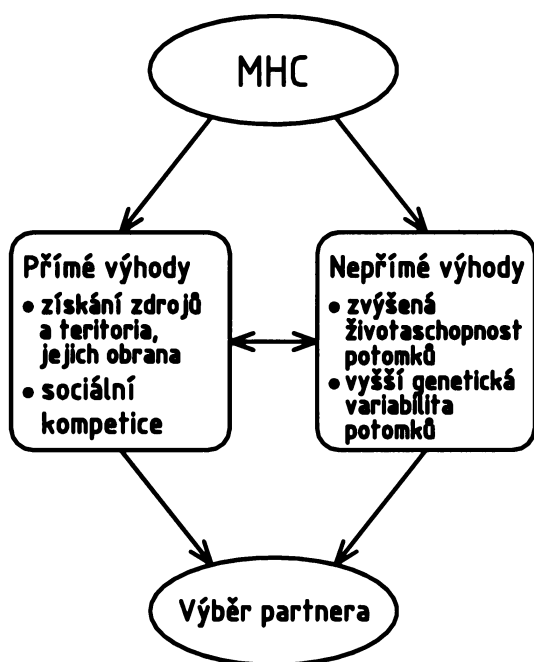
MHC (major histocompatibility komplex) je vysoce polymorfní skupina genů kódujících receptory pro prezentaci antigenů (Janeway et al. 1999). Důvodem vzniku tak vysokého polymorfismu je obranná strategie organismů proti působení parazitů (Klein & O'Huigin 1994). Jestliže do buňky vnikne virus a začne zde syntetizovat své proteiny, část těchto proteinů bude rozštěpena na krátké peptidy. Určitá podmnožina těchto peptidů je specificky navázána na zde přítomné MHC proteiny a s nimi dopravována na buněčný povrch, kde je prezentována T-buňkám. Tyto buňky prostřednictvím svých unikátních receptorů (TCR) rozpoznají prezentovaný peptid (Klein & O'Huigin 1994) a zabijí buňku i s příslušným virem. Protože jednotlivé varianty MHC proteinů vážou jinou podmnožinu peptidů, rozpoznávají různí jedinci populace cizorodost stejných virových proteinů na základě jiných sekvenčních motivů. Proto se virus nebo jiný parazit nemůže evolučně přizpůsobit populaci hostitele, která je dostatečně polymorfní v MHC proteinech (shrnuje Flegr 2005).

MHC geny mají pravděpodobně dopad na různé stránky fenotypu jedince – kromě ovlivnění pachového profilu jednotlivce působí také na jeho kondici (Zelano & Edwards 2002). Ta dále ovlivňuje samcovy fyziologické možnosti pro předvádění se při námluvách, získání teritoria a jeho obranu (obr. 1, 2). Specifické MHC haplotypy mohou poskytovat nepřímé výhody při výběru partnera formou dobrých genů (tím přináší výhody pro další generaci) a zároveň mohou také samici poskytovat výhody přímé tím, že ovlivňují schopnost jedince získávat zdroje, jako je např. teritorium a potrava (Zelano & Edwards 2002).

Navíc adaptivní imunitní odpověď a působení MHC jsou pravděpodobně ovlivněny cirkulujícími hormony, jako je testosteron a kortikosteron (Penn & Potts 1998). Kupříkladu testosteron indukuje proliferaci určité populace T-buněk a naopak typ MHC může ovlivnit hladinu testosteronu v séru, takže MHC geny, které jednak modulují, tak i jsou modulovány různými biologickými mechanismy, jsou důležité v imunokompetenci a obraně proti parazitům. MHC komplex tak může být důležitým kritériem v pohlavním výběru nejen u savců, ale i ostatních obratlovců (Penn & Potts 1998).



Obr. 1: Vývojový diagram ukazující hlavní vztah mezi variabilitou MHC, kondicí jedince, výběrem partnera a příbuzenským rozpoznáváním. Nadřazenost MHC genů v upravování repertoáru T-buněk a humorální imunitní odpovědi je naznačena vlevo. MHC ovlivňuje výběr partnera především skrze kondičně závislé znaky, zatímco na příbuzenské rozpoznávání má vliv přímo přes olfaktorické ústrojí či jiné mechanismy (převzato od Zelano & Edwards 2002).



Obr. 2: Schématické znázornění redundance nepřímých a přímých výhod ve výběru partnera řízené MHC geny nebo jinými „dobrymi geny“. Vysoká pleiotropie MHC genů znamená, že základní ekologické činnosti, jako je včasný návrat na teritorium a jeho obrana, jsou pravděpodobně výsledkem genetické variability stejně jako tradičně předpokládané ukazatele dobrých genů, jako je opeření a intenzita toku (převzato od Zelano & Edwards 2002).

4.2. Ornamentální zbarvení

Ptačí pera mají nejen velmi složitou strukturu, ale u obratlovců nemají konkurenci v barevnosti. Zbarvení pera vzniká třemi způsoby: a) ukládáním barevných pigmentů do pera během jeho vývoje, b) strukturálním zbarvením, lomem a odrazem světla určitými morfologickými strukturami pera, c) ukládáním barevných pigmentů na povrch již zrohovatělého pera např. nanášením barvicích látek z mazové žlázy (Veselovský 2001).

Barevné ornamenty u ptáků jsou jedním z nejstudovanějších znaků ovlivněných pohlavním výběrem. Zbarvení může signalizovat různé typy informací (např. Badyaev & Hill 2000). Jak ukazují Badyaev & Young (2004), signální význam různých pigmentů může být dán už samotnou povahou fyziologického procesu tvorby pohlavního znaku z těchto pigmentů. Důkazy nasvědčují tomu, že karotenoidní zbarvení je závislé na zdraví a kondici samce, zatímco melaninové zbarvení je v mnoha případech především spolehlivý indikátor sociálního postavení (McGraw & Hill 2000). Ovšem toto obecné pravidlo nemusí platit ve všech případech: ne každý karotenoidní ornament musí nutně korelovat s kondicí či imunitou jedince (Dale 2000) a melaniny Strukturální zbarvení peří pravděpodobně odráží potravní možnosti jedince v době pelichání. Mohlo by tak mít patrně podobný signální význam jako karotenoidní ornamenty (McGraw et al. 2002).

Kvalita zbarvení se může měřit pomocí celé řady dílčích znaků, jako je jas a tón barvy a intenzita (saturace) barvy nebo podle kritérií vlnových délek odráženého světla komponenty PC1, PC2 a PC3 (Hunt et al. 1998). Dále můžeme určovat velikost plochy zbarvení, délku či šířku skvrn a proužků nebo symetrii ornamentu (Badyaev & Young 2004).

Nejvíce z posledních výzkumných prací věnovaných ptačímu zbarvení se zaměřovalo na potenciální funkci barvy jako kondičně závislého ukazatele kvality. Jedinec by tak pomocí barevných ornamentů anebo i celkového zbarvení předával informaci o svých kvalitách jako např. fyzické kondici, schopnosti rodičovské péče, věku a zkušenostech a také genetické konstituci (Hamilton & Zuk 1982, Olson & Owens 1998, Dale et al. 2001). Společným znakem ukazatelů kvality je jejich nákladnost (Kodric-Brown & Brown 1984). Pokud jsou barevné ornamenty nákladné, pak si jen vysoce kvalitní jedinci mohou dovolit vytvářet a udržovat tyto propracované znaky (Dale 2000).

Jak už jsem zmínila, každý ze tří hlavních způsobů tvorby zbarvení (karotenoidy, melaniny a mikrostruktura) ukazuje na jinou složku kvality jedince. Dokonce i bílá barva,

kteřá je podle všeho nejméně náročná na vytvoření (neobsahuje žádný pigment), může být u některých druhů signálem kvality (Török et al. 2003). Ačkoli zde není nákladná produkce znaku, je náročné jeho udržování v bezvadném stavu (Hill & McGraw 2006). Například u samců vrabce domácího (*Passer domesticus*) bílý proužek na křídle není zpevněný melaninem, a proto je náchylnější k opotřebení a napadení parazity jako jsou všenký (Moreno-Rueda 2005). Když je přesto tento bílý proužek nápadný a velký, samec zřejmě odolává všenkám, což je výraz jeho dobré kondice (Poston et al. 2005).

Vysoká úroveň vnitrodruhové variability ve znacích, jako je zbarvení opeření, snadno odráží důsledky tělesné kondice jedince, především pokud se variabilita vyskytuje v rámci skupiny jedinců stejného pohlaví a věku.

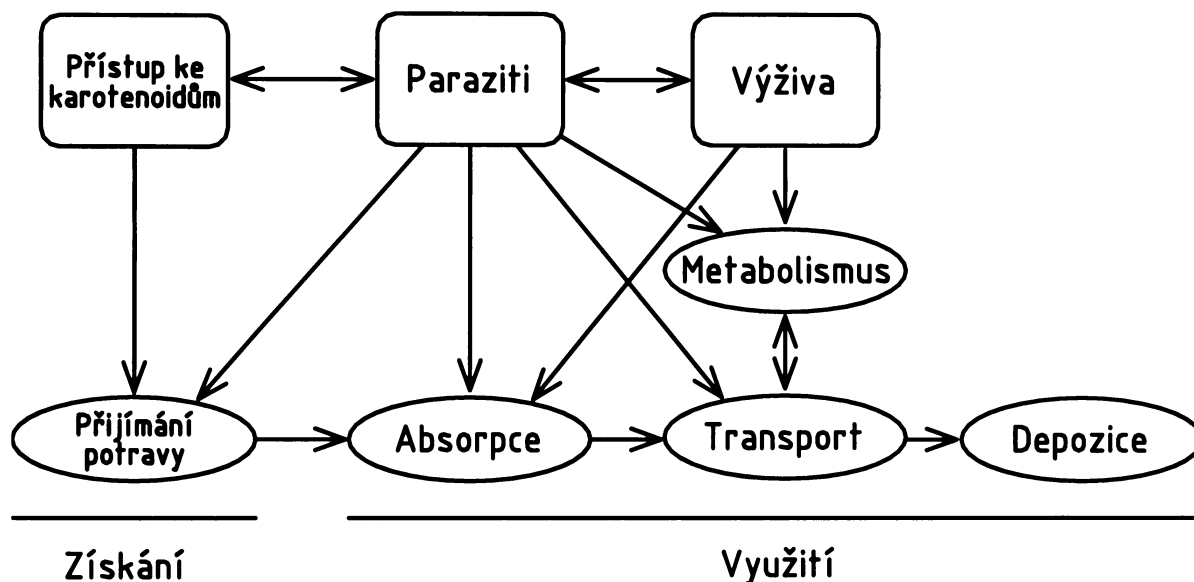
4.2.1. Karotenoidní pigmenty a pohlavní výběr

Karotenoidy patří k nejvýznamnějším pigmentům, které způsobují pestré – žluté, oranžové a červené – zbarvení per u mnoha ptačích druhů (Brush & Power 1976). Ale ne každý červený či žlutý pigment zbarvující peří ptáků musí být nutně karotenoidního původu – například červenavé zbarvení na hrdle vlaštovek (*Hirundo rustica*) nebo na hrudi salašníka modrého (*Sialia sialis*) je složeno převážně z eumelaninu a feomelaninu (McGraw et al. 2004).

Ptáci si nejsou schopni karotenoidní pigmenty sami v těle syntetizovat a musí je získávat pouze z potravy (Gray 1996). Přijímané karotenoidy pak musí být pro potřeby depozice do sexuálního ornamentu často dále metabolizovány (McGraw et al. 2003), což může být pro ptáky energeticky náročné (Hill 2000). Proto patří karotenoidové ornamenty mezi znaky, které odrážejí kvalitu svého nositele a jsou samicemi využívány v pohlavním výběru. Avšak aby tyto ornamenty mohly být považovány za čestné signály kvality, karotenoidy musí být v potravě pro ptáky dostupné, ne však v nadbytečné míře. Tak tomu je především u zrnožravých a hmyzožravých taxonů, v jejichž potravě se karotenoidy vyskytují v přiměřeném množství, ale už ne u ptáků živících se plody, pro něž jsou karotenoidy v potravě příliš hojné, ani u masožravých ptáků, v jejichž stravě jsou karotenoidy zase příliš vzácné (Gray 1996).

Jedna z hlavních funkcí karotenoidních ornamentů by mohla být signalizace zdravotního stavu jedince, protože jedinci bojující s infekcí mají podle předpokladů méně dostupných karotenoidů pro depozici do ornamentálního peří (Saks et al. 2003). Například u

zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) množství ektoparazitů má vliv na jas a sytost nově rostoucího žlutého peří (Figuerola et al. 2003). Schéma na obrázku 3 zobrazuje proces exprese karotenoidního znaku a základní činitele, kteří tento proces mohou ovlivňovat, kde ústřední úlohu má právě působení parazitů.



Obr. 3: Schéma procesu tvorby karotenoidního znaku. Šipky naznačují předpokládané procesy zprostředkovávající negativní korelaci mezi parazitací a ukládáním karotenoidů do pohlavního znaku. Paraziti omezují schopnost příjmu potravy jedince, oslabují metabolismus a odebírají látky transportované tkáněmi. S úpravami převzato z Hill (2002).

4.2.2. Samičí výběr podle karotenoidního zbarvení peří

První kontrolované experimentální práce, které se zaměřily na samičí výběr partnera podle karotenoidního zbarvení peří, provedl Hill (1990) na hýlovi mexickém (*Carpodacus mexicanus*). Samci tohoto pěnkavovitého pěvce mají čelo, náprsenku a kostřec zbarvené díky karotenoidům od světle žluté až po jasně červenou (Hill 1990). Samice v době hnízdění upřednostňovaly samce s červenější a větší pigmentovou skvrnou, kde primárním kritériem byla intenzita zbarvení a až druhotně rozhodovala velikost znaku (Hill 1990, 1994). Podobně i terénní studie potvrdily závislost mezi intenzivnějším zbarvením a získáváním partnerky, kdy se výrazněji zbarvení samci párovali se samicemi dříve než samci světlejší, kteří se párovali později a nebo vůbec (Hill 1991, Hill et al. 1999). U terénních pokusů nebyly ošetřeny vzájemné interakce mezi samci, ale to by u těchto neteritoriálně hnízdících ptáků nemělo mít vliv na utváření párů (Hill 1991). Ještě komplexnější model samičího pohlavního výběru

popsali Badyaev et al. (2001), když zjistili, že velikost a symetrie znaku jsou lepšími ukazateli úspěšného získání samice než jasnost a odstín červené skvrny.

I další studie potvrdily myšlenku, že si samice k rozmnožování vybírají intenzivněji zbarvené samce. Při manipulačních experimentech Senar et al. (2005) ukázali, že samice čížka lesního (*Carduelis spinus*) preferují samce s většími žlutými skvrnami na křídlech. To vysvětluje souvislostí tohoto znaku se schopností obstarávat a efektivně zpracovávat potravu (Senar & Escobar 2002), což samicím zaručuje dobré rodičovské investice u vybraného samce.

Na jiném druhu, strnadovi obecném (*Emberizia citrinella*), kde samci mají žluté, karotenoidy zbarvené peří na většině těla, bylo zjištěno, že samice dávají přednost výrazněji zbarveným samcům před méně výraznými (Sundberg 1995). Aby byl odfiltrován potenciální vliv chování (včetně vokalizace) u pokusných samců, byly v tomto pokusu namísto živých samců použity vycpané modely. Samice si tak vybíraly jen na základě různé intenzity zbarvení. Výsledky doprovodné terénní studie dokládají, že pro mimopárové kopulace si samice vybírají více barevné samce, od kterých získají atraktivní geny pro své potomky (Sundberg & Dixon 1996). Zbarvení zde tedy signalizuje pro samici nepřímou výhodu.

Jeden pokus s kardinály červenými (*Cardinalis cardinalis*) prováděný ve voliérách však nepotvrdil hypotézu, že si samice vybírají partnery podle intenzity jejich karotenoidního zbarvení (Wolfenbarger 1999a). To autorka vysvětluje tím, že kardinálové jsou teritoriální ptáci a pro samici může být při volbě partnera rozhodující kvalita obhajovaného teritoria. U volně žijících kardinálů jsou červenější samci v reprodukci úspěšnější (Jawor et al. 2003) pravděpodobně právě díky schopnosti obhájit si kvalitnější teritorium (Wolfenbarger 1999b).

V korelační terénní studii MacDougall & Montgomerie (2003) potvrdili asortativní párování u čížka žlutého (*Carduelis tristis*) na základě jasnosti žlutého karotenoidního zbarvení. To nasvědčuje, že u těchto pěvců jak samice, tak i samci využívají karotenoidní pigmentace k výběru svého pohlavního partnera.

Zbarvení ptačího peří způsobeného karotenoidy je závislé na fyzické kondici jedince a jeho schopnostech shánět a zpracovávat potravu na rozdíl od zbarvení založeného na bázi melaninu. Tuto myšlenku potvrdil Senar (2003) ve své studii na sýkorách koňadrách (*Parus major*), když zjistil, že velikost melaninového proužku na hrudi nekorelovala s nutriční kondicí (ta byla ustanovena pomocí přírůstku rýdovacích per – tzv. ptilochronologie), zatímco korelace byla signifikantní pro saturaci žlutého – karotenoidního – zbarvení peří na hrudi. Podobně u čížka lesního nezávisela velikost černé melaninové skvrny na schopnosti shánět a

zpracovávat potravu, ale tato vlastnost korelovala s velikostí žlutého proužku ve křídlech (Senar & Escobar 2002). Z toho plyne, že exprese těchto dvou znaků je regulována jinými mechanismy. Samičí volba by tudíž podle čestných signálů měla vyústit v intenzivnější sexuální selekci na zbarvení peří způsobené karotenoidy, spíše než melaniny (Badyaev & Hill 2000). Ale samice zřejmě vyhodnocují více různorodých informací o svém potenciálním partnerovi při posuzování ornamentálních znaků. U některých druhů může být sociální postavení a držení teritoria případného budoucího partnera přinejmenším stejně důležité jako jeho zatížení parazity nebo schopnost obstarávat potravu.

4.2.3. Melaniny

Melaniny představují skupinu pigmentů velmi běžně zastoupenou v samčích ornamentech. Všechny melaninové ornamenty jsou výsledkem přítomnosti dvou typů melaninu, černého eumelaninu a rezavého až hnědavého feomelaninu, kde výsledná barva záleží na tom, který z obou typů převažuje (Hill & McGraw 2006).

Jak ale shrnují Jawor & Breitwisch (2003), nejedná se pouze o hnědou či černou barvu, ale některé melaniny mohou vytvořit širokou škálu barev, jako je např. červená u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), žlutá u tangary červenohlavé (*Piranga ludoviciana*) anebo zelená u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Většina prací se však zaměřuje na tmavé melaninové znaky.

Ptáci si melanin snadno vytvářejí v těle sami a narozdíl od karotenoidů ho tedy nemusí přijímat v potravě. Melaninové znaky tedy nenesou informaci o schopnosti jedince obstarávat si potravu, ale mají jiný signalizační význam.

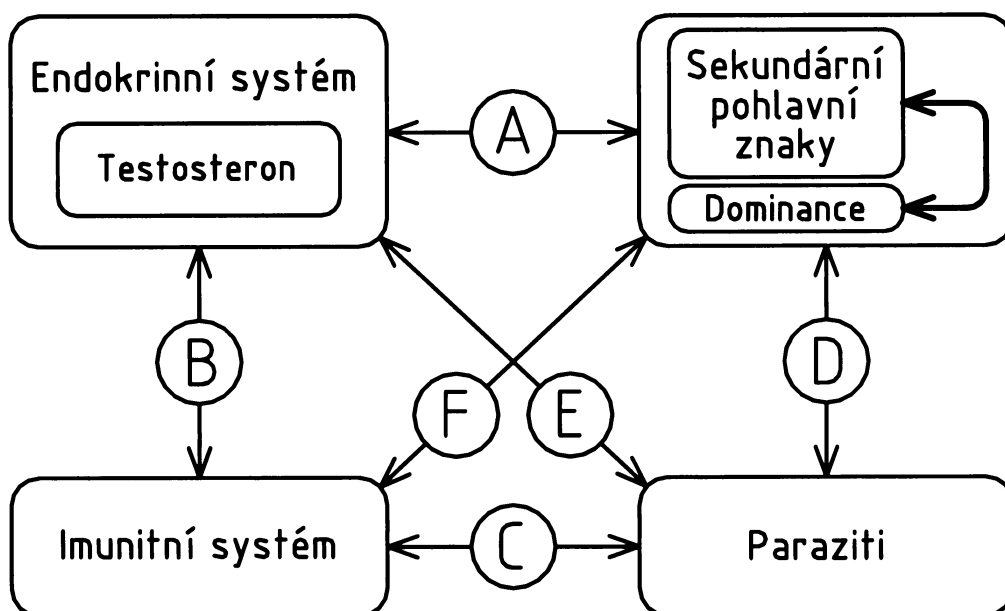
Melaninové znaky se uplatňují především v soupeření mezi samci spíše než ve výběru partnera (Badyaev & Hill 2000). Na ten mají vliv nepřímo, protože sociální postavení samce také hraje roli při samičí volbě (Jawor & Breitwisch 2003). Dominantní jedinci mají lepší přístup k potravním zdrojům (Arcese & Smith 1985) a obsazují bezpečnější teritoria s nižším výskytem predátorů (Hill 1988). Pokud se samice spáří s nejvíce dominantním samcem, většinou může zahnízdřit rychleji a tudíž bezpečněji, než když si vybere méně dominantního jedince, jehož pokusy o zahnízdění často vedou k rušivým zásahům dominantnějších samců (Trivers 1972).

Pro ptáky žijící v hejnech je výhodné signalizovat své postavení pomocí zbarvení peří, protože tak mohou zamezit vzájemným zbytečným střetům s ostatními a především nově příchozími jedinci (Rohwer 1975). Existence dominantní hierarchie ve skupině pak snižuje

agresivitu mezi jednotlivými členy tým, že se ptáci naučí hodnotit svou šanci zvítězit s konkrétním oponentem (Poisbleau et al. 2006), což vede k tomu, že agresivní střety mezi jedinci podřízenými a dominantními jsou poměrně málo časté, neboť podřízený se dominantnímu raději vyhýbá a dominantní podřízeného nevnímá jako nebezpečného oponenta (Ketterson 1979).

O sociálním postavení nerozhoduje jen barevný ornament, ale i hladina hormonů v krvi. Testosteron a luteinizační hormon ovlivňuje jak depozici melaninu do peří, tzn. velikost ornamentu (Evans et al. 2000, Peters et al. 2000), tak i agresivní chování a dominanci (Collis & Borgia 1992). To vysvětluje, proč jsou melaninové ornamente dobrými signály dominance (McGraw 2003).

Fyziologickou cenou za vývoj nápadných ornamentů jsou imunosupresivní účinky testosteronu. Vývoj druhotných pohlavních znaků je tedy ovlivňován endokrinním systémem, který dále zdůrazňuje roli parazitizmu v pohlavním výběru (Folstad & Karter 1992). Na obrázku 4 vidíme, že předpokládaný systém zpětných vazeb působí skrze přímé i nepřímé vztahy, propojující jednotlivé složky modelu, a spojuje v souvislost vývoj sekundárních pohlavních znaků a individuální genetickou rezistenci k parazitům.



Obr. 4: Detailní model interakcí zahrnutých v hypotéze imunokompetenčního handicapu. Testosteron má pozitivní vliv na vývoj druhotných pohlavních znaků a na dominantní postavení (A), na druhé straně tlumí imunitní systém (B). Parazité, kteří interagují s imunitním systémem (C), mají negativní vliv na vývoj druhotných pohlavních znaků a na dominantní postavení (D) a redukují hladinu testosteronu (E). Vývoj druhotných pohlavních znaků závislých na testosteronu je doprovázen redukcí imunokompetence (F) (Folstad & Karter 1992).

4.2.4. Práce zaměřené na samičí výběr podle melaninových ornamentů

Nejvíce studovanými druhy z pohledu samičí volby na základě eumelaninového zbarvení jsou lejska černohlavá (*Ficedula hypoleuca*) a vrabec domácí (*Passer domesticus*). Typický samec lejska černohlavého má na jaře výrazné černobílé zbarvení, avšak intenzita zbarvení kolísá a někteří samci mají namísto černého nevýrazně hnědošedé peří (Svensson & Grant 2004). Tato rozdílnost je úzce spjata s věkem jedince, kdy roční samci jsou hnědí, zatímco dospělci jsou černí. Proto je těžké rozlišit, zda si samice vybírá podle zbarvení nebo spíš podle věku samce.

Prvotní práce studující vztah melaninového zbarvení a výběru partnera u lejska černohlavého neprokázaly, že se samice rozhodují na základě variability ve zbarvení, ale spíš podle věku nebo kvality teritoria (Altalo et al. 1986, Slagsvold 1986).

První rozhodující důkaz, že samice lejska černohlavého využívají jako kritérium ve výběru partnera černé zbarvení peří, publikovali Sætre et al. (1994). Prováděli preferenční pokusy ve voliérách, kdy manipulovali zbarvení samců, takže byl odfiltrován jak vliv kvality teritoria, tak i potenciální efekty korelující se zbarvením, jako je věk či kondice samce. Samice započínaly hnízdění průkazně častěji s černějšími samci, což se potvrdilo i v testování preferencí mezi přirozeně, světle či tmavě vybarvenými samci (Sætre et al. 1994). Je ale zajímavé, že tmavší samci byli samicemi více podváděni než ti světlejší, což naznačuje, že intenzita zbarvení není pro samice důležitým kritériem při výběru samce pro mimopárové rozmnožování (Lifjeld et al. 1997). To by mohlo být vysvětleno pomocí teorie genetické komplementarity (Mays & Hill 2004).

Dalším často zkoumaným druhem je vrabec domácí (*Passer domesticus*), pohlavně dimorfní, sociálně monogamní pěvec, kde samec má pod hrdlem černou melaninovou skvrnu. Velikost skvrny je nezávislá na věku jedince a je signálem dominance (Møller 1987). V první preferenční studii Møller (1988) dával odchyceným samicím na výběr vždy dvě vycpané atrapy samců, kdy jeden měl malou hrdelní skvrnu a druhý velkou. Prokazatelně častěji si samice vybíraly samce s větší skvrnou. Při terénním pozorování zjistil, že samci s větším hrdelním ornamentem získali partnerku dříve na jaře a ti, co nezahnázdili vůbec, měli průměrně menší velikost ornamentu (Møller 1988). To ukazuje na samičí preferenci samců s větší skvrnou. Mohl se zde však promítnout i vliv teritoria, protože samci s větší skvrnou zde zároveň obhajovali bezpečnější teritoria s lepšími hnízdními možnostmi. Veiga (1993) v terénní studii, kdy uměle zvětšoval hrdelní skvrnu některým samcům, zjistil, že tito

pozměnění samci snáze získali kvalitní teritorium než kontrolní samci. Ale jejich reprodukční úspěch se nezvýšil, což by odpovídalo hypotéze o čestné signalizaci (Kodric-Brown & Brown 1984). Odlišný výsledek pokusu s uměle vylepšenými teritorii získala Kmiball (1997): její předpoklad, že samci s větší skvrnou obsadí lepší teritoria se nepotvrdil. Takto rozdílné výsledky mohly nastat v důsledku odlišných uspořádání jednotlivých pokusů. V jiné studii na volně žijící populaci vrabců bylo doloženo, že samci s menší skvrnou jsou preferováni samicemi při pohlavním výběru a vykazují vyšší stupeň parentální péče (Griffith et al. 1999). Tato studie byla prováděna na ostrově bez predátorů a nebylo zde tudíž nutné bránit bezpečnější hnízdní místa, v čemž by dominantnější samci měli výhodu. Proto bylo pro samice výhodnější dávat přednost samcům s lepší rodičovskou péčí. Rozporuplné výsledky preferencí u vrabců nám ukazují, že kritéria samičího výběru se liší v závislosti na okolních podmínkách prostředí.

4.2.5. Strukturální zbarvení a UV reflektance

Strukturální zbarvení vzniká jako výsledek fyzikálního rozptylu světla při průchodu keratinovými mikrostrukturami pera a odrazem o od jeho paprsků. Obecně lze říci, že strukturálně vzniká bílá, modrá a iridescentní barva opeření (Fox 1976 ex Gray 1996). Strukturální mechanismy obvykle způsobují barevné projevy o krátkých vlnových délkách, a proto většina UV zbarvení je také strukturální povahy (Hill & McGraw 2006). A tak zde striktně nerozlišuji mezi studii zabývajícími se strukturálním nebo ultrafialovým zbarvením, protože se často vzájemně překrývají.

Dříve bylo studiu strukturálního zbarvení peří věnováno málo pozornosti, protože lidé se věnovali pouze antropocentrickému vnímání barev a nedokázali rozlišit proměnlivé odstíny a sytost strukturální modré barvy. Jak ale prokázali Bennett & Cuthill (1994), ptáci jsou schopni vidět i v ultrafialovém spektru (ca 320 – 400 nm). To vedlo k mnoha dalším studiím, které potvrdily, že mnoho druhů má v peří zastoupenou UV složku, která má pro ptáky signalizační funkci.

Experimentátoři v počátečních studiích, zkoumajících samičí výběr na základě UV zbarvení, používali filtry blokující průchod UV světla (Bennett et al. 1996, Hunt et al. 1999). Samice si vždy vybírali samce v nepozměněném světle, je ale pravděpodobné, že na ně barevně pozměnění samci působili nepřírozeně či cize.

Jinou metodou výzkumu je používání UV-blokujících olejů, které se nanosou jen na zkoumaný ornament. Při laboratorních pokusech samice slavíka modráčka (*Luscinia svecica svecica*) upřednostňovaly ty samce, kterým byla UV složka ponechána, oproti těm, kterým byla z ornamentu experimentálně odstraněna (Andersson & Amundsen 1997). Podobně Johnsen et al. (1998) ve své terénní manipulační studii se slavíky modráčky zjistili, že samci s uměle redukovaným UV zbarvením na hrdelní skvrně začali hnízdit později, méně času věnovali zpěvu a byli méně úspěšní v mimopárových kopulacích než samci s přirozeně zbarvenou skvrnou.

Samice lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) při pokusech ve venkovních voliérách zahnízdlily prokazatelně častěji se samci s uměle zvýšenou UV reflektancí na tmavém dorzálním opeření (Siitari et al. 2002). Tyto pokusy dokládají, že samice tohoto druhu se při výběru partnera nerozhodují jen podle kvality obhajovaného teritoria, jak se domnívali např. Altalo et al. (1986), ale rozlišují i podle zbarvení peří, kde má UV složka pro samice signalizační funkci. To také zpochybňuje výsledky některých výzkumů samičího výběru podle melaninového zbarvení lejsků, které UV složku nebrali v potaz.

Jiné studie posuzovaly přirozené odchylky ve strukturálním zbarvení, bez použití manipulací pomocí filtrů nebo olejů blokujících UV složku, což může zcela nepřirozeně změnit ptačí zbarvení. Při testování preferencí u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) Benett et al. (1997) došli k závěru, že samice upřednostňují lesklé, purpurově zbarvené samce, kde o atraktivnosti samce rozhoduje podíl zastoupené UV složky.

Manipulace strukturálního zbarvení v přirozeném rozsahu znamenaly zlepšení oproti dřívějším pokusům využívajících UV-blokující techniky z důvodu jednak lepšího odhadu reakce samice na zbarvení, které se vyskytuje přirozeně mezi samci, a experiment tak dostane náležitý kontext, a navíc manipulací se zbarvením lze odstranit efekt nežádoucích vlivů (jako jsou projevy chování, zpěv anebo zdraví) a tak získat přesvědčivější test významu ornamentu (Liu et al. 2007).

V experimentální studii s dlaskovci modrými (*Passerina caerulea*) Ballentine & Hill (2003) použili manipulaci pomocí modrých a černých fixů, kdy se intenzita zbarvení mění jen v rámci přirozeného rozsahu a vlnová délka zůstává zachována, na rozdíl od technik využívajících filtry nebo oleje absorbující UV složku. Na samičí výběr partnera však změna intenzity zbarvení samce neměla vliv. Ale podle výsledků terénního výzkumu koreluje u dlaskovců intenzita modré barvy s velikostí teritoria a s kvalitou samce (Keyser & Hill 2000). U stejné populace Estep et al. (2005) zjistili, že méně výrazně zbarvení samci byli častěji podváděni svými partnerkami než ti s jasnějším zbarvením. Z toho můžeme usuzovat, že

samice dlaskovců si podle intenzity zbarvení nevybírají sociální partnery, ale především samce pro mimopárové kopulace.

Při zkoumání proměnlivosti ve zbarvení modré čepičky u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), která se lidem jeví u samců i u samic jako téměř identická, spektrální analýza prokázala pohlavní dvojtvárnost tohoto znaku v UV spektru (Hunt et al. 1998). Při svém pozorování Andersson et al. (1998) zjistili asortativní párování u tohoto druhu na základě strukturálního zbarvení čepičky. Delhey et al. (2003) přišli na to, že samci s pozměněným zbarvením čepičky směrem k ultrafialovému spektru byli podváděni méně často než ti samci, kterým bylo zbarvení upraveno směrem k delším vlnovým délkám, což může být interpretováno jako důkaz, že samice modřinek preferují samce s vyšší intenzitou strukturálního zbarvení.

Seifferman & Hill (2003) v korelativní studii objevili, že jasnost strukturálně modré až ultrafialové barvy u samců salašníka modrého (*Sialia sialis*) pozitivně koreluje se začátkem hnízdění, otcovskými investicemi, velikostí mlád'at a reprodukčním úspěchem samce. Avšak autoři zde neposuzovali efekt modré strukturální barvy nezávisle na feomelaninovém zbarvení hrudi. Následné analýzy odhalily, že jasnost strukturálního zbarvení, nezávisle na rezavé barvě hrudi, předpovídají míru krmení inkubující partnerky i mlád'at a z terénních pozorování vyplývá, že barevnější samci lépe získávají omezená místa k hnízdění (Seifferman & Hill 2005), proto tento model může být následkem buď atraktivnosti samčího zbarvení pro samice anebo získáním výhody v kompetici s ostatními samci. Avšak Liu et al. (2007) prováděli u stejného druhu jak korelativní, tak i manipulativní studie, a neprokázali, že si samice vybírají samce na základě jejich strukturálního zbarvení. Rozhodujícím kritériem tedy pro samice v tomto případě může být jak melaninový ornament, tak kvalita teritoria a strukturální zbarvení se uplatňuje ve výběru jen nepřímo.

Závěrem lze k ornamentálnímu zbarvení peří způsobenému mikrostrukturou pera říci, že může sloužit jako indikátor nutriční kondice a zdraví jedince a podle dosavadních studií je proto samicemi v pohlavním výběru využíváno podobně často jako zbarvení způsobené pigmenty.

5. Metodika studia samičích preferencí

Pokud chceme zjistit, jestli samice ptáků využívají při výběru partnera ornamentální zbarvení, musíme buď sledovat co nejvíce souvisejících faktorů, které mohou mít potenciální vliv na výběr partnera, nebo vliv těchto faktorů eliminovat pomocí vhodných metodologických postupů.

Při posuzování optického signálu, jakým je například právě zbarvení, je důležité hodnotit daný znak s přihlédnutím ke schopnostem ptačího vidění, které se od lidských možností liší. Ptáci jsou například schopni vidět i v ultrafialovém spektru (Bennett & Cuthill 1994), proto při určování kvality zbarvení musíme použít reflektivní spektrometrii nebo jinou spektrální analýzu pro vyhodnocení všech vlastností barvy. Tak je i zajištěna objektivita měření kvality barvy, protože jednotlivé odstíny a tóny barev nelze posoudit pouze lidským okem.

Samice se většinou při výběru partnera neřídí pouze jedním znakem (Johnstone 1995) a často se rozhodují třeba i na základě vokalizace (Tomaszycki & Adkins-Regan 2005). Abychom zamezili vlivu akustických signálů, musíme pokusné ptáky v arénách oddělit protihlukovou zábranou. Při terénních studiích však vlivu vokalizace bez operačních zákroků zabránit nelze.

Významný vliv na průběh pokusu může mít také stádium hnízdní sezóny (začátek/konec). Aby byla samice v příhodných podmínkách pro rozmnožování, provádíme preferenční pokusy těsně před anebo během hnízdní sezóny. Aby byla samice receptivní, můžeme také uměle zvýšit hladinu pohlavních hormonů (Møller 1988). Je nutné si uvědomit, jestli je cílem našeho bádání zjistit samičí preferenci pro sociálního anebo mimopárového partnera. Výsledky pokusů prováděných před hnízdní sezónou budou spíš odpovídat výběru sociálního partnera, naopak v průběhu sezóny si už samice bude pravděpodobně vybírat partnera pro mimopárové kopulace. Na každého z nich má samice jiné nároky (rodičovské investice x dobré geny) a tudíž může posuzovat jiné signály.

Obecně lze rozdělit metody výzkumu samičích preferencí do dvou kategorií podle toho, jestli se jedná o korelativní nebo manipulativní studie. Ty dále můžeme dělit na terénní studie prováděné na volně žijících jedincích a laboratorní studie prováděné s odchycenými nebo i uměle odchovanými ptáky ve voliérách nebo obdobných pokusných arénách.

5.1. Korelativní terénní studie

Pro studium samičích preferencí jsou využívány metody pozorování volně žijících populací ptáků. Jako důkaz preference určitého znaku se zde považuje časnější zahnízdění páru (Hill 1999), asortativní (výběrové) párování (MacDougall & Montgomerie 2003) anebo úspěšné mimopárové kopulace (Sundberg & Dixon 1996).

Abychom jednotlivé ptáky v terénu rozeznali, musíme je nejprve odchytit, u každého jedince změřit velikost ornamentu (nebo intenzitu zbarvení) a identifikované jedince si označit unikátní kombinací barevných kroužků. Při hodnocení vlivu například červené barvy, není vhodné používat červené kroužky, abychom neovlivnili průběh pokusu (Hill 1999).

Při korelativních terénních studiích nelze zabránit vlivu nežádoucích proměnných korelujících se sledovaným znakem, jako je věk nebo interakce s ostatními členy populace.

5.2. Korelativní laboratorní studie

Ve voliérách můžeme pozorovat ptáky odchycené z přírody anebo uměle odchované. Zde je dobré vzít u úvahy, že na odchycené ptáky může mít velký vliv stresový faktor. Proto před začátkem pokusu necháme ptáky po určitou dobu na nové prostředí zvyknout. Při korelativních studiích preference ornamentu musíme ošetřit vliv ostatních morfologických faktorů, které by mohly být příčinou samičí preference. U jednotlivých ptáků proto přeměříme tělesné proporce a sledujeme případnou korelaci s preferencí.

Díky laboratorním studiím můžeme zamezit vlivu teritoria, které může být pro některé druhy ptáků při vybírání svých partnerů důležité. Samice teritoriálních druhů tak někdy v arénách nevykazují signifikantní preference pro výrazněji zbarvené samce (Wolfenbarger 1999a), ačkoli při terénním pozorování koreluje míra zbarvení s úspěšností získání samice.

Pozorujeme-li preference u nemanipulovaných ptáků, výhodou je jejich přirozený vzhled, kterého při manipulacích pokaždé nemusíme dosáhnout (především při manipulaci UV zbarvení) a výsledky pokusu tak mohou být neprůkazné.

Abychom zabránili individuálnímu rozpoznávání jedinců z jednoho hejna, odchytáváme pokusné ptáky z jiné populace. Tak eliminujeme případné vybírání partnerů na základě předchozích zkušeností.

Preferenční pokusy většinou probíhají ve speciálních arénách, kde se jedna samice může libovolně pohybovat mezi dvěma nebo čtyřmi klecemi se samci, tak, že v jednom okamžiku může vidět pouze jednoho samce. Samci jsou odděleni každý ve své kleci tak, aby mezi sebou neměli optický kontakt a od samice je dělí průhledná přepážka, takže nedochází k fyzickým kontaktům. Aby ptáci při pokusu nebyli rušeni experimentátorem, celý pokus probíhá bez jeho přítomnosti. Průběh je zaznamenáván na videokameru a až poté je vyhodnocen. Při experimentech v arénách je jako důkaz samičí preference pro určitého samce považován čas strávený v blízkosti daného samce (Benett et al. 1997).

5.3. Manipulativní terénní studie

Hodnotnější, ale náročnější na provedení, jsou manipulativní studie, při kterých experimentátor upravuje velikost nebo intenzitu pozorovaného znaku. Tím se zamezí nežádoucímu vlivu vlastností korelujících s pozorovaným znakem na samičí výběr a můžeme tak lépe posoudit preferenci pro daný znak. Ovšem po vypuštění samců s pozměněnými vlastnostmi ornamentu mezi ostatní příslušníky populace nastává stejný problém jako u jiných terénních studií, a to vliv interakcí s okolními jedinci. Pokud ze submisivního samce pomocí zvýraznění ornamentu uděláme dominantního a vrátíme ho zpátky do jeho hejna, může být ostatními jedinci rozpoznán a potrestán. Samice jsou pak ve svém výběru ovlivněny.

5.4. Manipulativní laboratorní studie

Vzájemným střetům mezi samci, které mohou významně ovlivnit samičí výběr, můžeme zabránit pouze u ptáků v zajetí. Zde jsou pokusní ptáci v oddělených arénách, takže vůbec nedochází k fyzickým ani optickým kontaktům. Akustické signály většinou nebývají eliminovány a proto je vhodné vokalizaci zaznamenávat a při hodnocení výsledků pokusu statisticky kontrolovat její potencionální vliv.

Dalším problémem při zjišťování preference pro barevný ornament může být vliv chování. Behaviorální projevy pokusných samců mohou ovlivnit samičí výběr. Tomu se lze vyvarovat použitím umělých atrap namísto živých samců.

Pokud chceme získat co nejkompexnější výsledky, je vhodné provádět na jedné populaci zároveň korelativní terénní studii (tím zjistíme chování v přirozených podmínkách) a manipulativní pokusy ve voliérách, kde můžeme kontrolovat vliv nežádoucích faktorů.

6. Závěr

Studiu ornamentálního zbarvení ptáků a jeho funkci v pohlavním výběru je věnováno hodně pozornosti. Výsledky jednotlivých experimentů se mnohdy liší, a proto na tuto problematiku neexistuje jednotný názor. Zatím nejvíce otevřenou otázkou zůstává strukturální zbarvení, protože jeho významu dříve nebylo věnováno příliš pozornosti. Až se zjištěním, že ptáci vidí i v UV spektru, se tomuto tématu dostalo více pozornosti.

Tato kompilační práce předkládá poznatky o signalizační funkci barevných ornamentů v pohlavním výběru. Většina prací o výběru partnera podle karotenoidního a strukturálního zbarvení se zaměřuje na kvalitu barvy, zatímco studie melaninového zbarvení se soustřeďují hlavně na velikost barevné plochy. Při volbě partnera by samice měly reagovat na vlastnosti samců, které jim poskytují spolehlivou a významnou informaci. Zbarvení způsobené eumelaninem se zdá být slabým signálem dovednosti obstarat potravu a s tím související nutriční kondice, ale je dobrým indikátorem sociálního postavení a schopnosti obhájit teritorium. Naproti tomu jak karotenoidní, tak strukturální zbarvení zřejmě reflektuje zdraví jedince a schopnost obstarat potravu.

Studie samičího pohlavního výběru pokrývají jak terénní korelativní experimenty a nemanipulovaná pozorování ve voliérách, tak i pokusy využívající manipulace jak v laboratoři, tak v terénu. Mnoho studií je založeno na pozorování volně žijících populací, kde začátek hnízdění, asortativní párování anebo úspěšné mimopárové kopulace jsou pokládány za důkaz výběru partnera na základě zbarvení. Tyto studie mohou být v souladu s předpokladem, že samice si vybírá partnera podle zbarvení, ale nemohou ani vyloučit možnost, že faktickým důvodem volby jsou znaky korelované s barevným projevem, jako je věk, zdraví anebo soupeření mezi samci (Hill & McGraw 2006). Proto jsou důležité manipulativní experimenty, které díky randomizaci pomohou odfiltrovat nežádoucí vliv vlastností korelovaných se zbarvením.

Pro podklady ke své diplomové práci budu provádět preferenční pokusy u vrabce domácího (*Passer domesticus*), kde budu zkoumat reakce samic na variabilní zbarvení a velikost dvou znaků – černé skvrny pod hrdlem a bílého pole ve křídle. Protože rozsah vlnových délek zasahuje i do UV spektra, bude zjišťována barevnost ornamentů pomocí spektrofotometru. Abych zjistila, zda mají znaky signifikantní funkci v samičím pohlavním výběru, budu velikost ornamentů experimentálně upravovat.

Použitá literatura:

* - sekundární citace

- ALATALO, R. V., LUNDBERG, A. & GLYNN, C. (1986): Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152-153.
- ANDERSSON, M. & IWASA, Y. (1996): Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 11: A53-A58
- ANDERSSON, S. & AMUNDSEN, T. (1997): Ultraviolet colour vision and ornamentation in Bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 264: 1587-1591
- ANDERSSON, S., ORNBORG, J. & ANDERSSON, M. (1998): Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in Blue Tits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 265: 445-450
- ARCESE, P. & SMITH, J. N. M. (1985): Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *Journal of Animal Ecology* 54: 817-830
- BADYAEV, A. V. & HILL, G. E. (2000): Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 153-172
- BADYAEV, A. V., HILL, G. E., DUNN, P. O. & GLEN, J. C. (2001): Plumage color as a composite trait: Developmental and functional integration of sexual ornamentation. *The American Naturalist* 158: 221-235
- BADYAEV, A. V. & YOUNG, R. L. (2004): Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1317-1327
- BENNETT, A. T. D. & CUTHILL, I. C. (1994): Ultraviolet vision in Birds: What is its Function? *Vision Research* 34: 1471-1478
- BENNETT, A. T. D., CUTHILL, I. C., Partridge, J. C. & Maier, E. J. (1996): Ultraviolet vision and mate choice in Zebra Finches. *Nature* 380: 433-435
- BORGIA, G. (1995): Complex male display and female choice in the spotted bowerbird: specialized functions for different bower decorations. *Animal Behaviour* 49: 1291-1301

- BRUSH, A. H. & POWER, D. M. (1976): House Finch pigmentation: Carotenoid metabolism and the effect of diet. *The Auk* 93: 725-739
- CALDER, W. A. (1967): Breeding behavior of the Roadrunner, *Geococcyx californianus*. *The Auk* 84: 597-598.
- CHASTEL, O. & KERSTEN, M. (2002): Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour. *Ibis* 144: 284-292
- CLAYTON, D. H. (1991): The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7: 329-334
- COLLIS, K. & BORGIA, G. (1992): Age-related effects of testosterone, plumage, and experience on aggression and social dominance in juvenile male Satin Boverbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Auk* 109: 422-434
- DALE, J. (2000): Ornamental plumage does not signal male quality in red-billed queleas. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 267: 2143-2149
- DALE, J., LANK, D. B. & REEVE, H. K. (2001): Signaling individual identity versus quality: A model and case studies with ruffs, queleas, and House Finches. *The American Naturalist* 158: 75-86
- DARWIN, C. R. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray. Volume 2. 1st edition
- DELHEY, K., JOHNSEN, A., PETERS, A., ANDERSSON, S. & KEMPENAERS, B. (2003): Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 270: 2057-2063
- DUGATKIN, L. A. (1992): Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others. *The American Naturalist* 139: 1384-1389
- EVANS, M. R., GOLDSMITH, A. R. & NORRIS, R. A. (2000): The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156-163
- FIGUEROLA, J., DOMENECH, J. & SENAR, J. C. (2003): Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour* 65: 551-557
- FISHER, R. A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon press, Oxford
- FLEGR, J. (2005): *Evoluční biologie*. Academia, Praha

- FOLSTAD, I. & KARTER, A. J. (1992): Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139: 603-622
- *FOX, D. L. (1976): *Animal biochromes and structural colors*. University of California Press, Berkley
- FREEMAN-GALLANT, C. R., MEGUERDICHIAN, M., WHEELWRIGHT, N. T. & SOLLECITO, S. V. (2003): Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Molecular Ecology* 12: 3077-3083
- GOSLER, A. G. & HARPER, D. G. C. (2000): Assessing the heritability of body condition in birds: a challenge exemplified by the great tit *Parus major* L. (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 103-117
- GRAY, D. A. (1996): Carotenoids and sexual dichromatism in north american passerine birds. *The American Naturalist* 148: 453-480
- GRIFFITH, S. C., OWENS, I. P. F. & BURKE, T. (1999): Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male House Sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 266: 765-770
- GUAY, P. J. & MULDER, R. A. (2005) Isolation and characterization of microsatellite markers in musk duck (*Biziura lobata*: Aves), and their application to other waterfowl species. *Molecular Ecology Notes* 5: 249-252
- HAGELIN, J. C., JONES, I. L. & RASMUSSEN, L. E. L. (2003) A tangerine-scented social odour in a monogamous seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 270: 1323-1329.
- HAMILTON, W. D. & ZUK, M. (1982): Heritable True Fitness and Bright Birds - A Role for Parasites. *Science* 218: 384-387
- HARVEY J. M. (1971): Factors affecting blue goose nesting success. *Canadian journal of Zoology* 49: 223-234
- HILL, G. E. (1988): Age, plumage brightness, territory quality, and reproductive success in the black-headed grosbeak. *Condor* 90: 379-388
- 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. (1994): Geographic variation in male ornamentation and female mate preference in the House Finch: A comparative test models of sexual selection. *Behavioral Ecology* 5: 64-73
- HILL, G. E. (2000): Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31: 559-566
- 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
- HILL, G. E., NOLAN, P. M. & STOEHR, A. M. (1999): Pairing success relativ to male plumage redness and pigment symmetry in the House Finche: Temporal and geographic constancy. *Behavioral Ecology* 10: 48-53
- HILL, G. E. & MCGRAW, K. J. (2006): *Bird coloration*. Harvard University Press, London
- HILLGARTH, N. (1996): Ectoparasite transfer during mating in ring-necked pheasants *Phasianus colchicus*. *Journal of Avian Biology* 27: 260-262
- HOELZER, G. A. (1989): The Good Parent Process of Sexual Selection. *Animal Behaviour* 38: 1067-1078
- HUNT, S., BENNETT, A. T. D., CUTHILL, I. C. & GRIFFITHS R. (1998): Blue Tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 265: 451-455
- HUNT, S., CUTHILL, I. C., BENNETT, A. T. D. & GRIFFITHS R. (1999): Preferences for ultraviolet partners in the Blue Tit. *Animal Behaviour* 58: 809-815
- JANEWAY, C. A., TRAVERS, P., WALPORT, M. & CAPRA, J. D. (1999): *Immunobiology: The immune system in health and disease*. Current Biology Publications, London
- JAWOR, J. M. & BREITWISCH, R. (2003): Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120: 249-265
- JAWOR, J. M., LINVILLE, S. U., BEALL, S. M. & BREITWISCH, R. (2003): Assortative mating by multiple ornaments in Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Behavioral Ecology* 14: 515-520
- JOHNSEN, A., ANDERSSON, S., ORNBORG, J. & LIFJELD, J. T. (1998): Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves : *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 265: 1313-1318
- JOHNSTONE, R. A. (1995): Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *Journal of Theoretical Biology* 177: 87-94
- KETTERSON, E.D. (1979): Status signaling in Dark-eyed Juncos. *The Auk* 96: 94-99

- KIMBALL, R. T. (1997): Male morphology and nest-site quality in House Sparrows. *The Wilson Bulletin* 109: 711-719
- KIRKPATRICK, M. & RYAN, M. J. (1991): The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38
- KIRKPATRICK, M. & BARTON, N. H. (1997): The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 1282-1286
- KLEIN, J. & O'HUIGIN, C. (1994): MHC Polymorphism and Parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 346: 351-357
- KODRIC-BROWN, A. & BROWN, J. H. (1984): Truth in advertising: The kinds of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist* 124: 309-323
- KOKKO, H. & LINDSTRÖM, J. (1996): Evolution of female preference for old mates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 263: 1533-1538
- LIFJELD, J. T., SLAGSVOLD, T., DALE, S. & ELLEGREN, H. (1997): A sexually selected paradox in the Pied Flycatcher: Attractive males are cuckolded. *The Auk* 114: 112-115
- LIGON, J. D. (1990): *Evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press
- LIU, M., SIEFFERMAN, L. & HILL, G. E. (2007): An experimental test of female choice relative to male structural coloration in eastern bluebirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 623-630
- MACDOUGALL, A. K. & MONTGOMERIE R. (2003): Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften* 90: 464-467
- MAYS, H. L. & HILL, G. E. (2004): Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 554-559
- MCGRAW, K. J. & HILL, G. E. (2000): Differential effects of endoparasitism on the expression of karotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 267: 1525-1531
- MCGRAW, K. J., MACKILLOP, E. A., DALE, J. & HAUBER, M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205: 3747-3755

- MCGRAW, K. J., HILL, G. E. & PARKER, R. S. (2003): Carotenoid pigments in a mutant cardinal: Implications for the genetic and enzymatic control mechanisms of carotenoid metabolism in birds. *Condor* 105: 587-592
- MCGRAW, K. J., WAKAMATSU, K., ITO, S., NOLAN, P. M., JOUVENTIN, P., DOBSON, F. S., AUSTIC, R. E., SAFRAN, R. J., SIEFFERMAN, L. M., HILL, G. E. & PARKER, R. S. (2004): You can't judge a pigment by its color: Carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *Condor* 106: 390-395
- 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*: Effects of intra- and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 373-378
- MØLLER, A. P. (1991): Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 243: 59-62
- MORENO-RUEDA G. (2005): Is the white wing-stripe of male House Sparrows *Passer domesticus* an indicator of the load of Mallophaga? *Ardea* 93: 109-114
- OLSON, V. A. & OWENS I. P. F. (1998): Costly sexual signals: Are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology & Evolution* 13: 510-514
- OWENS, I. P. F. & HARTLEY, I. R. (1998): Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 265: 397-407
- PENN, D. & POTTS, W. K. (1998): Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 391-396
- PETERS, A., ASTHEIMER, L. B., BOLAND, C. R. J. & COCKBURN A. (2000): Testosterone is involved in acquisition and maintenance of sexually selected male plumage in Superb Fairy-wrens, *Malurus cyaneus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 438-445
- POISBLEAU, M., JENOUVRIER, S. & FRITZ, H. (2006): Assessing the reliability of dominance scores for assigning individual ranks in a hierarchy. *Animal Behaviour*, 72: 835-842
- POMIANOWSKI, A. (1987): The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology* 128: 195-218

- POSTON, J. P., HASSELQUIST, D., STEWART, I. R. K. & WESTNEAT, D. F. (2005): Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour* 70: 1171-1181
- PRICE, T. D. & GRANT, P. R. (1985): The evolution of ontogeny in Darwin's Finches: a quantitative genetic approach. *The American Naturalist* 125: 169-188
- ROHWER S. (1975): The Social Significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29: 593-610
- SÆTRE, G. P., DALE, S. & SLAGSVOLD, T. (1994): Female Pied Flycatchers prefer brightly colored males. *Animal Behaviour* 48: 1407-1416
- SAKS, L., OTS, I. & HÖRAK, P. (2003): Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia* 134: 301-307
- SENAR, J. C. & ESCOBAR, D. (2002): Carotenoid derived plumage coloration in the siskin *Carduelis spinus* is related to foraging ability. *Avian Sciences* 2: 19-24
- SENAR, J. C., DOMENECH, J. & CAMERINO, M. (2005): Female siskin choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 465-469
- SCHLUTER, D. & GUSTAFSSON, L. (1993): Maternal inheritance of condition and clutch size in the Collared Flycatcher. *Evolution* 47: 658-667
- SIEFFERMAN, L. & HILL, G. E. (2003): Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male Eastern Bluebirds. *Behavioural Ecology* 14: 855-861
- SIEFFERMAN, L. & HILL, G. E. (2005): UV-blue structural coloration and competition for nestboxes in male eastern bluebirds. *Animal Behaviour* 69: 67-72
- SIITARI, H., HONKAVAARA, J., HUTHA, E. & VIITALA, J. (2002): Ultraviolet reflection and female mate choice in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 63: 97-102
- SIMMONS, R. (1988): Honest advertising, sexual selection, courtship displays and body condition of polygynous male harries. *The Auk* 105: 303-307
- SLAGSVOLD, T. (1986): Nest site settlement by the Pied Flycatcher: does a female choose her mate for the quality of his house or himself? *Ornis Scandinavica* 17: 210-220
- SMISETH, P. T., ÖRNBORG, J., ANDERSSON, S. & AMUNDSEN, T. (2001): Is male plumage reflectance correlated with paternal care in bluethroats? *Behavioral Ecology* 12: 164-170
- STEJSKALOVÁ, L. (2001): Odhad tělesné kondice u ptáků – literární přehled. *Sylvia* 37: 3-16

- SUNBERG, J. (1995): Female Yellowhammer (*Emberzia citrinella*) prefer yellower males: A laboratory experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 275-282
- SUNDBERG, J. & DIXON, A. (1996): Old, colorful male Yellowhammers, *Emberzia citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour* 52: 113-122
- SVENSSON, L. & GRANT, P. J. (2004): Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu. Svojtka a Co. Nakladatelství
- SWADDLE, J. P. & CUTHILL, I. C. (1994): Female zebra finches prefer males with symmetrically manipulated chest plumage. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 258: 267-271
- SWADDLE, J. P. & WITTER, M. S. (1994): Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 225: 147-152
- SWADDLE, J. P., WITTER, M. S. & CUTHILL, I. C. (1994): The analysis of fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour* 48: 986-989
- THOMPSON, CH. W., HILLGARTH, N., LEU, M. & MCCLURE H. E. (1997): High parasite load in House Finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *The American Naturalist* 149: 270-294
- TOMASZYCKI, M. L. & ADKINS-REGAN, E. (2005): Experimental alteration of male song quality and output affects female mate choice and pair bond formation in zebra finches. *Animal Behaviour* 70: 785-794
- TÖRÖK, J., HEGYI, G. & GARAMSZEKI, L. Z. (2003): Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology* Vol. 14 No. 3: 382-388
- TRIVERS, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (Campbell, B. ed.), 136-179, Aldine Publishing Company, Chicago
- VAN VALEN, L. (1962): A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142
- VEIGA, J. P. (1993): Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the House Sparrow: A study on honest advertisement. *Evolution* 47: 1161-1170
- VESELOVSKÝ, Z. (2001): *Obečná ornitologie*. Academia Praha
- VESELOVSKÝ, Z. (2005): *Etologie*. Academia Praha
- VON SCHANTZ, T., WITZELL, H., GÖRANSSON, G., GRAHN, M. & PERSSON, K. (1996): MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model.

Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences 263:
265–271.

WOLFENBARGER, L. L. (1999a): Female mate choice in Northern Cardinals: Is there a preference for redder males? *The Wilson Bulletin* 111: 76-83

WOLFENBARGER, L. L. (1999b): Red coloration of male Northern Cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology* 10: 80-90

*ZAHAVI, A. (1975): Mate selection: A selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214

ZELANO, B. & 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