

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



Polymorfismus ve zbarvení dravců a sov

Bakalářská práce

Irena Tichá

Vedoucí práce: RNDr. Roman Fuchs CSc.

Praha 2008

Abstrakt

Cílem této bakalářské práce je analýza literatury, která se zabývá barevným polymorfismem ptáků obecně a zejména pak takové literatury, která se věnuje dravcům (čeleď *Falconiformes*) a sovám (čeleď *Strigiformes*) u nichž se barevný polymorfismus vyskytuje nejhojněji. Na základě analyzované literatury jsem se pokusila utřídit mechanismy (apostatická a disruptivní selekce) a faktory, které mají vliv na vznik a udržování barevného polymorfismu. A pokusila jsem se vypátrat, jaké důsledky má barevná variabilita pro fitness, potravní ekologii či preferenci prostředí jednotlivých barevných morf.

Klíčová slova: barevný polymorfismus, barevná morfa, ptáci, apostatická selekce, disruptivní selekce, dravci (*Falconiformes*), sovy (*Strigiformes*).

Abstract

*The aim of this bachelor thesis is literature research, which is address to colour polymorphism in birds, especially to diurnal raptors (*Falconiformes*) and owls (*Strigiformes*). In these taxa is colour polymorphism the most frequent trait. Based of analysed literature, I have tried to collected mechanisms (apostatic and disruptive selection) and factors, which are impacted to rise, evolution and maintenance of colour polymorphism in the birds. And I want to cast light up consequences for fitness, food-strategy and habitat preference of single colour morphs.*

Key words: *colour polymorphism, colour morph, birds, apostatic selection, disruptive selection, diurnal raptors (*Falconiformes*), owls (*Strigiformes*).*

1.	Abstrakt	2
2.	Úvod	4
3.	Barevná variabilita ptáků	5
3.1.	Genotypově podmíněná	5
3.2.	Fenotypově podmíněná	5
4.	Barevný polymorfismus	6
4.1.	Definice	6
4.2.	Výskyt barevného polymorfismu u ptáků	6
4.3.	Příčiny vzniku barevného polymorfismu	7
4.3.1.	Disruptivní selekce (selekce extrémů)	7
4.3.2.	Apostatická selekce	9
5.	Barevný polymorfismus u dravců a sov	10
5.1.	Výskyt	10
5.2.	Fylogenetické korelace výskytu polymorfismu	10
5.3.	Mechanismus selekce barevného polymorfismu	11
5.4.	Rozdíly v biologii morf	15
6.	Závěr	22
7.	Poděkování	23
8.	Použitá literatura	24
9.	Obrazová příloha	28

2. Úvod

Ve zbarvení zvířat existuje vnitrodruhová variabilita. Asi nejznámější je pohlavní dichromatismus (Owens & Hartley, 1998; Darwin, 2005). Vedle pohlavního dichromatismu existují rozdíly ve zbarvení vázané na věk či roční dobu (Darwin, 2005). V tomto review se zaměřím na barevný polymorfismus, jenž je definován tak, aby nezahrnoval pohlavní dichromatismus ani věkově či sezónně podmíněnou barevnou variabilitu. Druh je barevně polymorfní tehdy, když se v populaci jedinců stejného věku i pohlaví vyskytují dvě či více barevných forem (Roulin, 2004b). Barevný polymorfismus je oproti jiným typům barevné variability zřejmě nejzáhadnější. Zatímco si dovedeme snadno představit evoluční mechanismy vedoucí k barevnému rozlišení pohlaví či jeho sezónním nebo (o něco hůře) věkovým změnám, důvody, proč se na stejném území udržují různé barevné morfy (například černé a červené veverka (Wauters et al., 2004)), jsou na první pohled záhadné.

Cílem mé práce je analýza existující literatury věnované polymorfismu ptáků. V první fázi jsem se soustředila na práce, které navrhují evoluční mechanismy vedoucí ke vzniku barevného polymorfismu, v druhé jsem se pokusila shrnout, zda a nakolik jsou tyto mechanismy prokázány v případových fylogenetických či ekologických studiích. Z literární rešerše vyplynulo, že ptačími taxony s největším počtem polymorfních druhů jsou ptáci, kteří loví živou kořist - dravci (*Falconiformes*) a sovy (*Strigiformes*) (Galeotti et al. 2003), na které se proto soustředím v analýze případových studií.

3. Barevná variabilita ptáků

Rozmanité zbarvení v rámci jednoho druhu může být dáno genetickou výbavou nebo se může jednat o projev fenotypové variability (Roulin, 2004b). Barevná variabilita je tedy fenotypově-genotypovým znakem, který může být ovládán přírodním (velmi často pohlavním) výběrem nebo vzniká jako odpověď organismu na vlastnosti prostředí (Roulin, 2004b).

3.1. Genotypově podmíněná variabilita

Většina případů barevné variability je podmíněna rozdíly v genetické výbavě. Dědičnost zbarvení může být buď gonosomální (znaky se nachází na pohlavních chromozomech) nebo autosomální (znaky se nachází na jiných chromozomech než na pohlavních) (Roulin, 2004b). Množství prací se zabývalo i v současnosti zabývá na pohlaví vázanou barevnou variabilitou – barevným pohlavním dichromatismem, který vzniká a je udržován pohlavním výběrem (Roulin, 2004b). Daleko méně vědců se věnuje barevnému polymorfismu, který není na pohlaví (a pohlavní výběr) vázán.

3.2. Fenotypově podmíněná variabilita

Zahrnuje především případy, kdy prostředí působí přímo na zbarvení, nejčastěji přes potravu, kterou se zvíře živí a dostává s ní do těla látky, které si neumí samo syntetizovat (Niecke et al., 1999). U ptáků to jsou například karotenoidy, které se ukládají do peří (Niecke et al., 1999). Odlišným případem fenotypové variability zbarvení jsou individuální sezónní nebo věkové změny způsobované změnami v syntézách pigmentů a řízené proximálně hormonálně (Roulin, 2004b).

4. Barevný polymorfismus

4.1. Definice

Jedna z vůbec prvních definic barevného polymorfismu pochází už z roku 1955. Říká, že polymorfismus je stav, kdy v jedné volně se křížící populaci koexistují dvě či více ostře odlišené a geneticky určené formy. Frekvence výskytu té nejméně hojně by přitom měla být větší než by odpovídalo jejich opakovanému mutačnímu vzniku (Huxley, 1955 ex Galeotti et al. 2003). Definice nezahrnuje pohlavní dichromatismus a další práce věnující se barevnému polymorfismu u ptáků jsou této definici věrné (Galeotti et al. 2003).

Novější definice je Roulinova (2004b), která říká, že druh je polymorfní, když se v populaci jedinců stejného věku i pohlaví vyskytuje dvě či více barevných variant, ty se dědí z generace na generaci a jejich exprese není ovlivněna tělesnou kondicí ani podmínkami životního prostředí.

4.2. Výskyt barevného polymorfismu u ptáků

Galeotti et al. (2003) provedli rozsáhlou fylogenetickou analýzu výskytu polymorfismu u ptáků. Barevný polymorfismus zjistili u 334 druhů, což představuje 3,5% všech ptáků (dle systému Sibley a Monroe 1990). Polymorfismus se vyskytuje v 61% (14 z 23) řádů a v 37% (53 ze 147) čeledí (tab. 1.). Častý výskyt polymorfismu u ancestrální skupiny Eoaves (*Galliformes*) a u odvozených skupin Neoaves (*Strigiformes*, *Falconiformes*, *Cuculiformes*) naznačuje, že se v evoluční historii objevuje a zaniká do značné míry náhodně.

Tabulka 1: Řády s největším podílem polymorfních druhů

Řád	N druhů	Počet polymorfních druhů (%)
<i>Strigiformes</i>	291	33,3
<i>Cuculiformes</i>	143	11,9
<i>Upupiformes</i>	10	10,0
<i>Galliformes</i>	189	9,5
<i>Ciconiiformes</i>	1027	8,8 - sensu Sibley, Ahlquist (1990)
<i>Anseriformes</i>	161	4,3
<i>Craciformes</i>	69	4,3

upraveno z Galeotti et al., 2003

Ze studie Galeottiho et al. (l.c.) vyšlo dále najevo, že barevný polymorfismus není spojen s pohlavním dichromatismem (dischromatismus najdeme u 19% polymorfních druhů, ostatní jsou monomorfní (81%).

Podrobnější rozbor jehož cílem bylo analyzovat počet barevných forem odhalil, že 72% druhů s polymorfním opeřením jsou ptáci dimorfní (241 z 334), 21,6% (71) druhů je trimorfních a pouhá 4,8% (16) druhů má 4 a více barevných morf (Galeotti et al., l.c.). Potravní strategie se v barevném polymorfismu odráží následovně: 75% (281) „polymorfů“ jsou masožravci (loví obratlovce a hmyz), a zbylých 25% jsou všežravci (omnivoři) a býložravci (herbivoři, fruktivoři, granivoři, nektarivoři) (Galeotti et al., l.c.). Predátoři (dravci a sovy) jsou proto (vedle kukaček) nejnadějnějším objektem studií pokoušejících se odhalit, proč barevný polymorfismus vzniká a svoji pozornost na ně zaměřím i já.

4.3. Příčiny vzniku barevného polymorfismu

Stejně jako ostatní geneticky podmíněné znaky by měl barevný polymorfismus vznikat jako odpověď na selekční tlaky, jimž jsou populace příslušných druhů vystaveny. V literatuře se nejčastěji hovoří o dvou typech selekce jako možných příčinách vzniku barevného polymorfismu – apostatické a disruptivní (Galeotti & Roubolini, 2004).

4.3.1. Disruptivní selekce (selekce extrémů)

Je typ selekce, jež zvýhodňuje extrémní barevné morfy (fenotypy) oproti průměrným. Způsobuje ji selekční tlak vyvolaný existencí heterogenit v prostoru a v čase (Galeotti et al., 2003). Další podmínkou je dostatečná velikost populace (genetický pool), s rostoucí populací roste pravděpodobnost vzniku a udržení mutací, a roste i pravděpodobnost vzniku barevného polymorfismu (Fowlie & Krüger, 2003).

Pakliže stojí za barevným polymorfismem disruptivní selekce, bude jeho výskyt častější u druhů, jejichž životním prostředím je rozmanitá krajina a klimatické podmínky, nebo, které využívají rozmanité potravní zdroje, a také u druhů, které migrují nebo jsou nomádické. Ultimátním faktorem spouštějícím disruptivní selekci je tedy variabilita nik (Galeotti & Roubolini, 2004). Mimoto Galeotti & Roubolini (l.c.) předpokládají, že častější polymorfismus vzniklý disruptivní selekcí budou vykazovat druhy žijící v rozmanitých světelných podmínkách, zejména pak ty s denní i noční aktivitou.

Rueffler (2006) rozlišuje 2 typy disruptivní selekce, jejichž rozdíl přibližuje na příkladu hypotetického semenožravého ptáka.

a) Populace se živí dvěma typy semínek (malými a velkými), jejichž rozložení v prostoru je stálé. Semínkům se přizpůsobí dva extrémní fenotypy, tak, že ptáci s malými zobáčky budou konzumovat malá semínka a ti s větším zobáčkem se budou živit velkými semínky. Tato selekce tedy nezávisí na denzitě populace.

b) Populace využívá semínka, jejichž velikost se mění rovnoměrně. Nejčastější jsou přitom semínka střední velikosti a ta jsou také nejvíce konzumována. Postupem času se však semínka střední velikosti stávají z důvodu rostoucí kompetice méně dostupná. V této chvíli se dostávají ke slovu extrémní fenotypy, které se přizpůsobují extrémním zdrojům (extrémně malým a velkým semínkům). Tato selekce je oproti předchozí na denzitě populace závislá.

Selekční činitele disruptivní selekce je možno rozdělit do dvou skupin. Tou první jsou vnitro a mezidruhové interakce jako je predace a kompetice. Výsledné zisky plynoucí pro nové morfy jsou například kryptičtější zbarvení a tím pádem i vyšší predanční úspěch respektive menší pravděpodobnost predace v případech predátorů respektive kořisti, efektivnější využívání zdrojů u kompetitorů (Galeotti et al., 2003). Snad nejznámějším případem disruptivní selekce, který sice nespadá pod definici barevného polymorfismu, ale byla by chyba ho nezmínit je pohlavní dichromatismus. Ve své práci ho uvádí i Galeotti et al.(l.c.). Selekčním „agens“ jsou ve většině případů pohlavního dichromatismu samice, které si k páření vybírají extrémně barevné samce, jako záruku co nejkvalitnější genetické výbavy pro svá mláďata.

Druhou skupinu selekčních činitelů tvoří podmínky životního prostředí (Hull et al. 2008), jako je typ obývaného habitatu (je-li otevřený nebo uzavřený), typ aktivity (denní nebo noční), fenologie (druh migruje nebo je rezidentní) (Galeotti et al., 2003). Sem patří i zeměpisná šířka a nadmořská výška a s ní spojené klimatické a/nebo biotopové jevy, které mají často za následek vznik klinálního barevného polymorfismu. (Galeotti et al.,l.c.).

Působením disruptivní selekce se zvětšuje genetická variabilita populace. V případě dlouhodobého působení může mezi morfami vzniknout reprodukční izolace, která je prvním krokem vedoucím ke vzniku nového druhu (Galeotti & Roubolini, 2004) a může tedy vyvrcholit sympatrickou speciací (Rueffler, 2006).

4.3.2. Apostatická selekce

V případě apostatické selekce jsou v populaci pozitivně selektovány méně četné (vzácné) morfy (Paulson, 1973, Rohwer, 1983, Rohwer & Paulson, 1987). Apostatická selekce vzniká jako důsledek interakce mezi predátorem a jeho kořistí respektive u ptáků také hnízdním parazitem a jeho hostitelem.

Apostatická selekce je v použité literatuře rozdělena do dvou typů podle toho, kdo je selekčním činitelem. V případě avoidance image je predátor selektován kořistí (Rohwer, 1983) a v případě search-image je kořist selektována predátorem (Punzalan et al. 2005).

Termín avoidance image vytvořil Rohwer (1983) pro fenomén, kdy se kořist naučí rozeznávat pro ní nebezpečného predátora, na základě předchozích zkušeností. Vzácnější morfy predátora budou pak pro potenciální kořist méně známé, a proto budou při jejím lovu úspěšnější než obvyklé morfy, s nimiž je kořist častěji v kontaktu. Jako první formuloval tuto hypotézu Paulson (1973) pro ptáky živící se predací, zejména dravce (*Falconiformes*) a některé dlouhokřídlé (*Lariformes*), jejichž hlavní složku potravy tvoří inteligentní kořist s dobrým zrakem, tedy savci a drobní ptáci.

Avoidance-image hypotéze oponuje Preston (1980), který namítá že: a) neexistují důkazy o tom, že si je kořist schopná vytvořit avoidance image, b) kořist může jen obtížně zaostřit na dravce a těžko tak rozeznává pattern a barvy na jeho břicho, c) kořist, která se vyskytuje v teritoriu nějakého dravce, se pravděpodobně setká pouze s jedinou dravčí morfovou. Galeotti et al. (2003) z této hypotézy vyloučili sovy, které loví v noci a jejich barvu tedy kořist neuvidí a nelze ji podle nich použít ani u hmyzožravých a rybožravých ptáků, mezi nimiž se také vyskytují polymorfní druhy.

Hypotézu o tom, že predátor je schopen vytvořit si na základě svých zkušeností s kořistí „search image“, vytvořil jako první Tinbergen (1960 ex Punzalan et al. 2005) na základě studia sýkory koňadry (*Parus major*). Sýkorky si vytvořily „search image“ na nejběžnější morfu kořisti (nějaký druh hmyz), kterou pak preferovali a vzácné morfy této kořisti nechávali bez povšimnutí.

5. Barevný polymorfismus u dravců a sov

5.1. Výskyt

První analýzu výskytu barevného polymorfismu u dravců a sov provedly téměř zároveň dva výzkumné týmy. Pomyslný běh s časem vyhráli Fowlie & Krüger (2003). Zjistili, že v rámci řádu Falconiformes čítajícího 237 druhů, vykazuje 72, čili jedna třetina barevný polymorfismus. Mezi 58 druhy sov (*Strigiformes*) našli 29 polymorfních druhů tj. 50% (Fowlie & Krüger, 2003). O rok později provedli Roulin a Wink (2004) nezávislou analýzu polymorfismu u dravců a došli k jinému výsledku. Mezi dravci zjistili 43 druhů, u nichž dospělci obou pohlaví vykazují barevný polymorfismus. Rozdílné výsledky jsou dány faktem, že Roulin s Winkem (2004) pracovali pouze se 117 druhy, u nichž byly známy fylogenetické vztahy.

Ze mnou shromážděné literatury vyšlo najevo, že vědci, kteří se zabývají barevným polymorfismem u dravců (*Falconiformes*), se nejčastěji zaměřují na rody *Accipiter* a *Buteo* u nichž se vyskytuje nejčastěji, že sov jsou to pak již konkrétní druhy a to sova pálená (*Tyto alba*) a pušтік obecný (*Strix aluco*).

5.2. Fylogenetické korelace výskytu polymorfismu

O prvním fylogenetickou analýzu polymorfismu u dravých ptáků (*Falconiformes*) se pokusil Paulson (1973), ještě v „předkladistických“ dobách. Jeho cílem bylo stanovit ancestrální barvu opeření polymorfických druhů. Ancestrálním stavem je podle něj světlá fáze, neboť většina monomorfických druhů má světlé zbarvení (Paulson, 1973). Vzhledem k tomu, že fylogenetické stromy podložené analýzou DNA tehdy neexistovaly, nelze tento verdikt brát příliš vážně.

Nezbytnou podmínkou věrohodnosti studií zabývajících se výskytem libovolného geneticky vázaného znaku napříč vyššími taxony je odfiltrování vlivu fylogeneze. Je totiž velmi pravděpodobné, že dva příbuzné druhy vykazující podobné charakteristiky (žijí ve stejném typu prostředí, loví stejný druh kořisti, mají podobnou kresbu...) neprošly nezávisle obdobnými selekčními procesy, ale své vlastnosti podědily po společném předkovi (Roulin & Wink, 2004).

K odfiltrování fylogeneze se nejčastěji používá analýza nezávislých kontrastů (Garland et al. 1992). Ve své práci ji použili Galeotti et al. (2003), Roulin a Winkem (2004) i Fowlie a Krüger (2003). V případě Galeottiho et al. (2003) analýza

nezávislých kontrastů vyloučila apostatickou selekci jako možný mechanismus udržování barevného polymorfismu.

Jinou metodu odfiltrování fylogenetických korelací výskytu barevného polymorfismu zvolili Galeotti a Rubolini (2004). Vytvořili páry polymorfního a monomorfního druhu z pokud možno stejného taxonu, tak aby si byly co nejméně fylogeneticky příbuzné (Moller & Birkhead, 1992).

5.3. Mechanismus selekce barevného polymorfismu

Jako první se pokusil analyzovat výskyt barevného polymorfismu u predátorů Paulson (1973). Vycházel z předpokladu, že barevný polymorfismus je produktem apostatické selekce, konkrétně pak selekce zvýhodňující vzácnější barevné morfy („Avoidance image“ hypotéza). Schopnost rozpoznávat predátora by měli podle něj mít především vyšší obratlovci, kteří mají oproti jiným živočichům větší inteligenci. Vedle toho by měli mít dobrý zrak, což platí spíše pro ptáky než pro savce. Pokud je barevný polymorfismus určen kořisti měl by se vyskytovat především na té části těla, kterou vidí nejčastěji, což je podle Paulsona (l.c.) břicho. Vedle celkového zhodnocení barevné variability dravců Paulson (l.c) detailně analyzoval výskyt barevného polymorfismu u rodu *Accipiter*. Porovnával potravu monomorfních a polymorfních druhů a vyhodnocoval, na které části těla se variabilita soustřeďuje.

Z celkového počtu 44 polymorfních druhů dravců 34 loví ptáky a savce (77%), jiný typ kořisti jen 10 (23%). U rodu *Accipiter* je z 26 druhů živících se ptáky 8 polymorfních (30,7%) a z 9 druhů živících se hmyzem a plazy žádný (0%), tento rozdíl není nicméně statisticky průkazný. To se změní, započítají-li se mezi polymorfní i druhy s pohlavním dichromatismem. Jejich podíl pak vzroste na 20 (77%) ve skupině lovců ptáky, respektive na 3 (33%) ve skupině lovců plazy a hmyz. Z celkového počtu 51 hodnocených polymorfních druhů vykazuje 22 variabilitu dorzální i ventrální strany těla, 28 pouze ventrální a jen 2 pouze dorzální.

Na první pohled se zdá, že Paulsonovi (l.c) výsledky jsou ve shodě s predikcí o významné roli apostatické selekce při vzniku barevného polymorfismu dravců. Sám autor však uvádí některé problematické body. Drobní savci, kteří byli v celkovém hodnocení zahrnuti do stejné skupiny kořisti s ptáky, mají oproti nim horší zrak. A naopak plazi, spojení s hmyzem, jsou sice méně inteligentní než ptáci a savci, zato však velmi dobře vidí. Především je však třeba podotknout, že Paulson (l.c.) vůbec

neuvažoval (ani nemohl) fylogenetickou příbuznost hodnocených druhů, která mohla ovlivnit nejen výskyt barevného polymorfismu ale i podobnost potravy.

Asi nejrozsáhlejší analýzu výskytu barevného polymorfismu u ptáků zpracovali Galeotti et al (2003) její součástí je i testování mechanismu jeho vzniku. Jelikož zkoumali barevný polymorfismus u všech skupin ptáků, zmíním jejich výsledky jen ve zkratce.

Galeotti et al.(l.c.) zjistili, že barevný polymorfismus je průkazně častější u druhů s denní i noční nebo soumráchnou aktivitou a u druhů s pouze noční aktivitou (většina sov). Svého vrcholu pak dosahuje u druhů, které využívají více rozličných habitatů (dravci, některé sovy), u nomádických druhů (dravci) avšak minimálně u pravidelně migrujících druhů. Rozmanité podmínky (biotopové i světelné) charakterizuje i 67 druhů vykazujících klinální barevný polymorfismus. Galeotti et al. (l.c.) poznatek dále autoři rozvedli následovně - 78% druhů s klinálním polymorfismem vykazuje geografický gradient, 18% druhů žije v nějakém gradientu klimatickém (například suché-vlhké klima) a 4% vykazují klinální variabilitu vztaženou k biotopu (světlé-tmavé pozadí, uzavřený-otevřený habitat). Analýza dále prokázala, že se barevný polymorfismus častěji vyskytuje u karnivorních druhů, které loví zejména terestrické obratlovce a hmyz (sovy, dravci, lelci), ale i ryby (dlouhokřídlí), v tomto případě se na výsledku silně podílely příbuzenské vztahy, protože výsledek analýzy nezávislých kontrastů ukázal pravý opak – barevný polymorfismus se častěji vyskytoval u „vegetariánských“ taxonů.

Galeotti et al.(l.c.) svým výzkumem přiklonili pomyslný jazýček vah na stranu disruptivní selekce, jako hlavního udržovacího mechanismu barevného polymorfismu u ptáků obecně. Žádný ze zjištěných faktů nehovořil ve prospěch apostatické selekce.

Také další srovnávací analýza barevného polymorfismu u dravců a sov (Galeotti & Rubolini 2004) se zaměřila na apostatickou a disruptivní selekci, jako na nejpravděpodobnější mechanismy udržování barevného polymorfismu v těchto skupinách. V případě apostatické selekce předpokládali častější výskyt polymorfismu u druhů lovcích kořist s dobrým zrakem a schopností učit se, zejména tedy savce a ptáky (stejnou predikci před 30 lety testoval Paulson, 1973). V případě disruptivní selekce se podle Galeottiho & Ruboliniho (l.c.) bude polymorfismus vyskytovat častěji

u druhů migrujících než mezi rezidenty. A konečně, že polymorfní druhy budou obývat rozmanitější životní prostředí.

Pro každý druh Galeotti & Rubolini (l.c.) stanovili ekologické a behaviorální charakteristiky - velikost areálu, typ habitatu (otevřený x uzavřený, smíšený), hlavní složka lovené potravy (savci, práci, hmyz, bezobratlí,...), počet obývaných klimatických pásů, aktivita, fenologie (rezidenti, nomádi, částeční migranti, migranti). Výsledky výzkumu 41 dvojic dravců, 31 dvojic sov, přinesly následující závěry. Polymorfní druhy všech zkoumaných skupin sdílí ekologické podmínky odlišné od monomorfních protějšků. Životní prostředí polymorfních druhů zahrnuje rozmanité habitaty s otevřenými i uzavřenými rostlinnými formacemi, často se vyskytují v oblastech se sezónním klimatem, jejich aktivita je denní i noční, tento výsledek přiděluje pomyslný bod disruptivní selekci. Odpovědi na otázky vztahující se k apostatické selekci jsou následující. U dravců se polymorfní druhy častěji vyskytují mezi migrujícími druhy (sovy jsou jako celek více méně rezidentní). Naproti tomu se u většiny polymorfních druhů neprokázala specializace na lov inteligentní kořisti.

Galeotti & Rubolini (l.c.) svými výsledky tedy podpořili disruptivní selekci, coby hlavní mechanismus vzniku a udržování barevného polymorfismu, otázky vztažené k apostatické selekci přinesly rozporuplné závěry s kterými se však autoři elegantně vyrovnali. Polymorfismus migrujících druhů nemusí v místě jejich zimoviště nebo hnízdiště znamenat výhodu v interakci s kořistí, ale může být spojen s variabilním prostředím, které tyto druhy v různých částech roku obývají a může být tak důsledkem disruptivní selekce.

Čistě na apostatickou selekci jako potenciální mechanismus vzniku a následného udržování barevného polymorfismu u dravců a sov se zaměřili Fowlie a Krüger (2003). Barevný polymorfismus by podle Fowlieho s Krügerem (l.c.) měl být častější u ptáků, kteří loví zejména savce a ptáky (kořist s dobrým zrakem a vyšší inteligencí) a dále předpokládali, že více polymorfů se bude vyskytovat mezi druhy, které po celý rok nesetrvávají na jednom místě (migrují) než mezi druhy rezidentními. Dále zjišťovali, zda existuje nějaký vztah mezi velikostí populace toho kterého druhu a výskytem barevného polymorfismu.

Shromáždili morfologické a ekologické charakteristiky a data o velikosti světové populace 237 druhů dravců z čeledi *Accipitridae* a 58 druhů sov z řádu *Strigiformes*. Z dravců vykazuje 72 druhů (30%) barevný polymorfismus. Stupeň

polymorfismu rostl s pohlavním dimorfismem, velikostí světové populace, počtem využívaných ekologických nik a byl vyšší u migrujících druhů, další charakteristiky závislost nepotvrdily. U sov Fowlie s Krügerem (l.c.) zjistili 29 (50%) polymorfních druhů. Polymorfismus rostl s migračním pattern a velikostí areálu, a naopak klesal s velikostí kořisti a metodou lovu (dravec pouze vyhledává a/nebo loví kořist, která se může bránit). U obou skupin byla prokázána pozitivní korelaci polymorfismu s velikostí populace. Prokázala se i predikce o migraci, což apostatickou selekci podporuje, ale zjištěný fakt, že výskyt polymorfismu klesá s lovem velké a „bránící se“ kořisti apostatickou selekci vyvrací.

Roulin a Wink (2004) se zaměřili na interakce mezi predátorem a „inteligentní“ kořistí s dobrým zrakem (ptáci a savci). Předpokládali, že polymorfní dravec bude častěji lovit savce a drobné ptáky, než dravec monomorfní. Vedle této tradiční však formulovali ještě jednu hypotéza a to, že, pokud je barevný polymorfismus adaptací na potravní strategii, bude v koevoluci s délkou křídel dravce. Loví-li tedy dravec například malé ptáky, kteří jsou poměrně rychlí letci, povede adaptace k prodloužení křídel, a dravec bude rychlejším letcem.

Roulin a Wink (l.c.) pracovali se 117 druhy dravců, u kterých byly známé fylogenetické vztahy, dále se podrobně zaměřili na rody *Buteo* a *Accipiter*, mezi kterými se vyskytuje nejvíce polymorfních druhů. Potrava 16 polymorfních druhů (z celkových 27 analyzovaných) v rodě *Buteo* obsahovala větší podíl „inteligentní kořisti“. V rodě *Accipiter* bylo z 38 analyzovaných druhů 10 polymorfních, jejich potrava se ale od monomorfních nijak významně nelišila. Celkově analýza prokázala, že polymorfní dravci loví inteligentní kořist častěji než monomorfní příbuzní. Koevoluce polymorfismu s délkou křídel vyšla v obou rodech. Své výsledky Roulin a Wink (l.c.) interpretují tak, že prokázáním, významu interakce mezi dravcem a kořistí při vzniku a udržování barevného polymorfismu u dravců podporují apostatickou selekci.

Rohwer a Paulson (1987) si položili otázku, kolik morfů může vzniknout apostatickou selekcí cestou „avoidance image“. Pro účely této práce barevný polymorfismus rozdělili na dimorfismus (světlá a tmavá morfa) a multimorfismus (více než dvě morfy). Předpokládali, že více polymorfních druhů se vyskytuje mezi migranty,

příčemž mezi rezidentními druhy se budou vyskytovat nanejvýš dvě barevné morfy a u migrantů bude počet morf pravděpodobně větší (Rohwer, 1983b).

Studovali tři velké rody, *Falco*, *Accipiter* a *Buteo*. Rod *Buteo*, zahrnuje velké množství polymorfních druhů. Mezi 8 migrujícími polymorfními druhy je 7 multimorfních a 1 dimorfní druh, rezidentní druhy zahrnují 10 monomorních druhů a 7 druhů je polymorfních (5 dimorfních a 2 multimorfní). Rod *Falco* obsahuje pouze 1 částečně migrující multimorfní druh, 3 dimorfní rezidentní druhy a 2 druhy jsou dimorfní migranti. V rodě *Accipiter* je 5 dimorfních rezidentů, kteří žijí v tropech, dále tu najdeme 4 další tropické rezidentní multimorfní druhy. Ani jeden migrující druh rodu *Accipiter* není polymorfní.

Rohwer s Paulsonem (l.c.) potvrdili působení apostatické selekce pouze u rodu *Buteo*. Také druhá předpověď o tom, že rezidentní druhy mají nanejvýš dvě morfy, a migranti více, se potvrdila opět v rodě *Buteo*. Z výsledků není ovšem odfiltrován vliv příbuznosti.

Práce Schriebera et al (2001) se zabývá allozymovou heterozygositou, v rodu *Buteo*. Co je pro nás ale zajímavější, je důkladný rozbor polymorfismu kání a jeho vztahení k typu obývaných habitatů.

Pouze 2 z 11 lesních druhů jsou polymorfní (18%), oproti tomu z 10 druhů žijících v otevřených biomech (pouště, tundra, stepi, savany) je polymorfních 8 (80%), a ze 7 druhů využívajících lesní i nelesní biomy 6 (86%). Ač se Schrieber et al. (l.c.) přímo nevěnovali mechanismům, které mají za následek vznik barevného polymorfismu, v závěru své práce vyloučili, že by barevný polymorfismus v rodě *Buteo* mohl vznikat cestou apostatické selekce. Na druhou stranu, se přiklonili k myšlence, že barevný polymorfismus v rodě *Buteo* může být udržován nějakou formou přírodního výběru, čímž připustili disruptivní selekci.

5.4. Rozdíly v biologii morf

Jednu z prvních studií na téma vztahu zbarvení a ekologie provedl Preston (1980) Jako předmět svého zájmu zvolil kání rudochvostou (*Buteo jamaicens*). Popsal u ní dokonce 9 různých barevných variant a ty pak shrnul do 3 hlavní kategorií – světlá, přechodná, tmavá. Na území jednoho ze zimovišť (v Arkansasu) pak sbíral data o

přítomných káních (barva peří typ habitatu, poloha posedu na stromě, nad jakým prostředím kroužila). Podařilo se mu takto popsat 75 jedinců.

Z výsledků nevyplývala závislost mezi barvou peří a lokalitou nad níž pták kroužil, nicméně analýza výběru posedu přinesla překvapivý výsledek. Tmavé morfy vyhledávaly větve, které byly částečně zakryté, zatímco světlé Preston (l.c.) nejčastěji pozoroval na holých větvích s otevřeným výhledem do krajiny, přechodné morfy pak nedávaly přednost žádnému konkrétnímu místu na stromě (obr. 1).

Obr.1.: Výběr stanoviště jednotlivými barevnými morfami

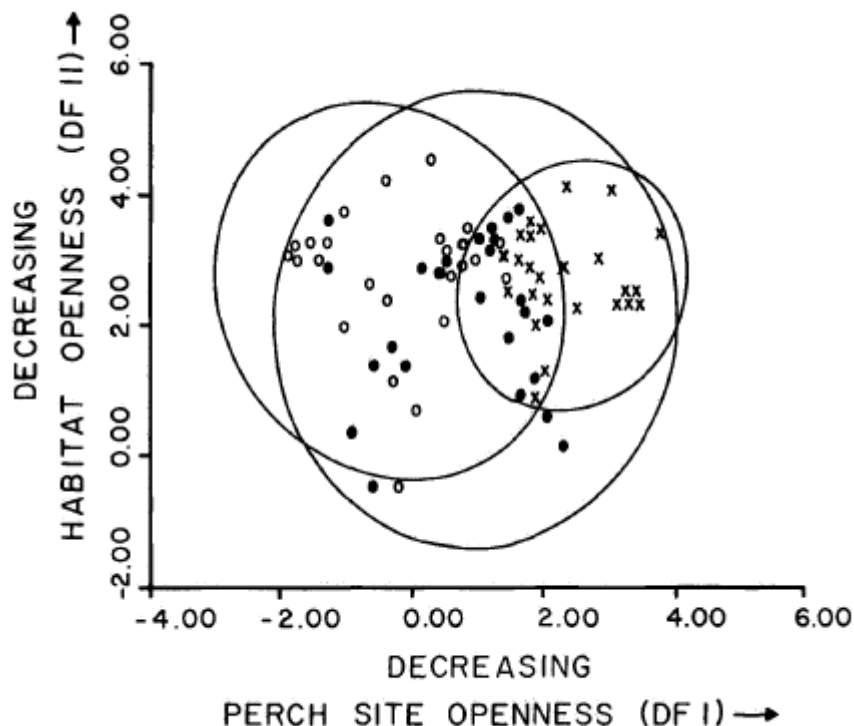


Fig. 1. Ordination of the morph groups' perching niches with 95% confidence ellipses based on discriminant function analysis (○ = light morphs, × = dark morphs, ● = intermediate morphs).

Preston (1980)

Na Prestonovu (1980) práci reagoval svým komentářem Czikeli (1984), který výběr stanoviště jednotlivými morfami káně rudochvosté připisuje vrozenému chování kání, které si po vylíhnutí vtisknou podobu okolí svého hnízda, které je u jednotlivých morf odlišné. Dodává, že fenomén vtisknutí byl popsán u hmyzu, ryb, obojživelníků nebo ptáků.

Preston (1984) ve své odpovědi vyjádřil souhlas s tím, že imprinting v mnoha případech funguje. V tomto případě ho však vyloučil. Czikeli (1984) ve svých připomínkách popsal poddruhy káně rudochvosté, které hnízdí v rozdílném prostředí.

Ty se ale na zimovišti, kde Preston (1980) prováděl svůj výzkum, nevyskytují. Objektem jeho zájmu byl jediný, mimořádně barevně variabilní poddruh *Buteo jamaicensis calurus*.

Schmutze a Schmutze (1981) svoji práci věnovali káni královské (*Buteo regalis*), u které identifikovali dvě hlavní morfy – tmavou a světlou (obr.2. viz příloha). Hlavním cílem bylo objasnění toho, zda je výskyt tmavého opeření řízen dominantní, a nebo recesivní alelou. Dále zkusili otestovat, zda se partneři párují náhodně nebo si svůj protějšek volí podle zbarvení a zda existuje nějaká geografická závislost v rozšíření barevných morf.

Využili data o „barevném složení“ 85 hnízdících párů kání a o zbarvení mláďat i rodičů ze 48 hnízd. Hlavní výsledek ukázal, že tmavá barva je pravděpodobně dominantním znakem. 36 párů tvořili světlí jedinci a až na jedno tmavé ptáče vyvedli samé světlé potomky, 10 párů tvořily obě morfy a pouhé 2 páry vytvořili tmaví jedinci. Kombinované a tmavé páry měly tmavé i světlé potomky zhruba ve stejném poměru. Dále došli k závěru, že partneři se spolu párují nezávisle na zbarvení. Barevný polymorfismus jako geograficky podmíněný znak nebyl neprokázán. Nakonec na základě Paulsonovy (1973) predikce prověřili vliv apostatické selekce na barevnou variabilitu káně královské. Předpokládali, že páry v nichž se vyskytuje vzácnější tmavá morfa, budou úspěšnější při lovu kořisti. To se však nepotvrdilo.

Cílem studie Galeottiho a Cesarise (1996) bylo porovnat italské populace puštíka obecného (*Strix aluco*) s dalšími populacemi v Evropě a probádat případné vztahy mezi barvou opeření a faktory, jimiž jsou: pohlaví, zeměpisná šířka, nadmořská výška, klima, typ makrohabitatu a klimatické charakteristiky v roce „sběru“.

Galeotti a Cesaris (l.c.) shromáždili informace od 379 ptáků (jednalo se o ptáky nalezené mrtvé nebo vysílené, nikoliv odlovené). Všechny exempláře rozdělili podle barvy opeření do tří kategorií (červeno-hnědá, přechodná a šedá). Testovali nulovou hypotézu, která předpokládala, že šedá a hnědočervená morfa jsou stejně frekventované a že neexistuje závislost na barvě opeření a proměnných životního prostředí.

Statistická analýza neprokázala souvislost v rozšíření barevných morf italského puštíka a hodnocenými environmentálními charakteristikami. Pozitivní výsledek přinesla až data týkající se meteorologických charakteristik „roku sběru“. Galeotti a Cesaris (l.c.) rozdělili vzorky do 3 skupin podle průměrné lednové teploty a průměrných podzimních srážek: (i) chladný-suchý rok (ii) teplý-vlhký rok, (iii) chladný-vlhký rok. Ukázalo se, že červenohnědí práci trpí vyšší mortalitou v suchých a studených letech a šedá morfa ve vlhkých a teplých letech. Rozdílná odpověď barevných morf na klimatické podmínky je podle autorů výsledek disruptivní selekce.

Snahou Galeottiho a Sacchiho (2003) bylo zjistit, zda jsou různé morfy puštíka obecného (*Strix aluco*) napadány různými parazity v různé intenzitě a existuje-li nějaká závislost mezi parazitací a dalšími morfologickými, fyziologickými nebo environmentálními charakteristikami.

Studovali populaci puštíka v severní Itálii v letech 1996-2001. V tomto období zahrnulo ve zvoleném regionu 44 párů. Ptáky rozdělili do dvou barevných kategorií (šedá a hnědočervená) (obr.3. viz příloha). U dospělců změřili délky těla, ocasu, drápu prostředního prstu, zobáku a rozpětí křídel; dále provedli analýzu teritorií v která ptáci obývali (stanovili procentuelní zastoupení lesů, luk, vodních ploch) a 26 jedincům odebrali krevní vzorky pro analýzu obsahu parazitů a protilátek.

8 sov nebylo napadeno žádným parazitem, u ostatních byl nalezen alespoň jeden ze tří (*Leucocytozoon* sp., *Haemoproteus* sp., *Trypanosoma* sp.). Z výzkum vyšlo najevo, že tělesná kondice a morfologické charakteristiky s parazitací nesouvisí. Parazitováno bylo 80% hnědočervených (tmavých) jedinců a 64% šedých. Hnědočervené morfy byly tedy parazitovány intenzivněji než šedé. Také typ obývaného prostředí se u obou morf lišil, tmavé dávaly přednost uzavřeným lesům, zatímco šedé polootevřené krajině. Různá parazitace může být důsledkem větší citlivosti tmavé morfy k parazitům, nebo by to mohlo být způsobeno tím, že tmavé morfě puštíka obecného se lépe daří v podmínkách, které zároveň vyhovují i parazitům. Přes zajímavý výsledek však nemůžeme práci přikládat příliš velkou váhu, neboť Galeotti a Sacchi (l.c.) pracovali s velmi malým vzorkem.

Studiem puštíka obecného (*Strix aluco*) se zabývali i Brommer et al. (2005). Cílem bylo zjistit, zda je zastoupení morf stabilní v čase, jaká je genetická podstata barvy

opeření, zda dochází k vytváření párů s ohledem na barvu partnera, zda dochází k selekci barvy na základě s ní spojeného fitness.

Brommer et al. (l.c.) shromažďovali 26 let data o populaci puštíka v jižním Finsku, sledované území bylo mozaikou lesů, luk a zemědělské krajiny o rozloze 250 km². Měření probíhala v budkách a hnízdních dutinách během hnízdní sezóny, oba rodiče byli odchyceni, mláďata byla podrobena měřením ve stáří 2-3 týdnů, veškeré potomstvo bylo označeno kroužky. Pro nezávislé zhodnocení barvy peří rozdělili sovi opeření na „okrsky“, kterým pak podle stupně zbarvení přidělovali body, celkový součet mohl dosahovat 4-14 bodů (4-9 šedá, 10-14 hnědá). Pro páry byly stanoveny kategorie podle barvy samečka a samičky (šedý-šedá, šedý-hnědá, hnědý-šedá, hnědý-hnědá). Pro stanovení celoživotní fitness jedince sloužily dvě charakteristiky - celkový počet vylíhnutých mláďat a celkový počet potomků, kteří se dožili rozmnožování. Data byla zpracována pro každé pohlaví zvlášť.

Ve Finské populaci puštíka obecného převažovala šedá morfa (70%), zastoupení u obou pohlaví bylo stejné, a jelikož se potomci barvou opeření podobali rodičům, je barva opeření dědičný znak. Brommer et al. (l.c.) dále prokázali stabilní zastoupení obou barev v populaci během 26 let pozorování, tento časový úsek však může být příliš krátký. V 67% se samičky párovali se samečky stejné barvy, což by znamenalo, že puštík obecný netvoří páry náhodně. Produkce potomků byla u šedých morf obou pohlaví 2x vyšší než u hnědých. Velikosti snůšek samiček obou barevných morf se nelišily.

Větší celoživotní fitness šedé morfy je tedy dáno jejich delší střední délkou života. Naděje na přežití, může být ovlivňována nejrůznějšími faktory, jako je riziko predace, kterému jsou častěji vystaveny hnědé morfy, protože jsou v zimní krajině nápadnější. Také izolační schopnost je u světlého opeření větší než u tmavého (Brommer et al. 2005).

Roulin (2004a) ve své práci analyzoval rozdíly v potravě barevných morf sovy pálené (*Tyto alba*) a to jak v celoevropském měřítku, tak i v sympatrické populaci na území Švýcarska. Variabilita soviho peří se kontinuálně mění od tmavé červeno-hnědé barvy morfy *Tyto alba guttata* (obr.4. viz příloha) až po téměř čistě bílou morfy *Tyto alba alba* (obr.5. viz příloha) (Roulin & Dijkstra, 2003). Na jihu Evropy dominuje světlá morfa a tmavá na severu. Klinální variabilita sovy pálené v Evropě je pravděpodobným důsledkem dob ledových (Voous, 1970), během kterých byla

původní populace zatlačena do dvou refugií. V oblasti střední Evropy na zóně styku obou morf dochází k plodnému křížení.

Roulin (l.c.) v celoevropském měřítku porovnával literární data o potravě se zastoupením jednotlivých morf v muzejních sbírkách. Dále studoval sympatrickou populaci sovy pálené na území 190 km² v západním Švýcarsku. Zde působil od roku 1994 do roku 2002, sledoval barvu jedinců a analyzoval jejich vývržky. Z dat nashromážděných o Švýcarské populaci také závislost závislosti mezi zbarvením a velikostí těla.

Závislost mezi zbarvením a složením potravy se potvrdila. Hlavní složku potravy morfy *guttata* tvoří *Microtus arvalis*, *Micromys minutus* a *Neomys spp.*, morfa alba zase nejvíce loví *Apodemus spp.*, *Mus spp.*, *Crocidura spp.* V sympatrické švýcarské populaci je situace obdobná. Závislost mezi barevným polymorfismem a velikostí těla se neprokázala. Výsledky, kterých se Roulin (l.c.) dobral, jsou jasným důkazem adaptace obou morf na různé potravní niky. Prokázal tedy, že barevný polymorfismus by mohl být udržován disruptivní selekcí.

Roulin (2007), který je snad doživotně spjat se studiem barevného polymorfismu, v jednu ze svých nejčerstvějších prací věnoval dalším potenciálním korelacím zbarvení u sovy pálené (*Tyto alba*). Jeho snahou bylo objasnění funkčních důsledků různého stupně melanismu (projevuje se tečkováním) v opeření sovy pálené. Domnívá se, že tmavé peří je mechanicky odolnější a proto jedinci s tmavým opeřením věnují méně času jeho údržbě a na základě toho budou mít tmaví jedinci menší uropygiální žlázu.

Práce v terénu, které zahrnovaly pozorování komfortního chování na sovích budkách během hnízdní sezóny a sběr uhynulých sov pro měření uropygiální žlázy a popis barevného polymorfismu, Roulin (l.c.) prováděl od roku 1997 do roku 2005. Zjistil, že sovy, které jsou více melanické, se věnují péči o opeření kratší dobu, jejich uropygiální žlázy nebyly sice menší, ale dosahovaly menší hmotnosti než žlázy méně melanických jedinců. Nicméně ani přes výše uvedené skutečnosti Roulin (l.c.) neobjevil pádné důkazy zisků, které by přinášela melaničtější jedincům kratší péče o peří. Roulin, l.c. tedy vytvořil novou hypotézu, ve které spojuje vyšší melanismus s větší imunokompetencí a odolností vůči parazitům. Rozdílná rezistence barevných morf vůči parazitům byla prokázána u puštíka obecného (*Strix aluco*) v práci Galeottiho a Sacchiho (2003).

Mosher a Henny (1976) zkoumali rozdíly ve spotřebě kyslíku šedé a červené morfy výrečka amerického (*Otus asio*) (obr.6.viz příloha) v závislosti na teplotách okolního prostředí. Předpokládali, že spotřeba kyslíku je vyšší u červené morfy, je-li vystavena nízkým teplotám. Pro laboratorní testování měli k dispozici čtyři exempláře od každé morfy.

Pokusy potvrdily předpoklady. Červená morfa vykazovala vyšší bazální metabolismus než šedá morfa při teplotách -5°C a nižších. Tento výsledek se shodoval i s pozorováním v terénu, které prováděli VanCamp a Henny (1975) kdy při zimních obchůzkách lokality v Severní Americe nacházeli více uhynulých červených jedinců.

6. Závěr

Jednoznačný výsledek přineslo testování ekologických faktorů spojovaných s disruptivní selekcí, která se ukazuje být důležitým mechanismem vzniku barevného polymorfismu (Schrieber 2001, Galeotti et al. 2003; Galeotti & Roubolini 2004). Naopak velmi rozporuplné výsledky přineslo testování predikcí spojených s apostatickou selekcí, která byla některými pracemi podpořena (Paulson, 1973; Rohwer & Paulson 1987; Fowlie & Krüger 2003), jinými vyvrácena (Galeotti et al. 2003; Galeotti & Roubolini 2004) nebo podpořena pouze zčásti (Roulin & Wink 2004).

Největší nesrovnalosti vyplynuly z těch prací, které testovaly současný vliv migrace a vliv interakcí mezi kořistí a predátorem („avoidance image“) podílející se na vznik barevného polymorfismu (Fowlie & Krüger 2003 Galeotti & Roubolini 2004). Tyto práce neprokázaly „avoidance image“ hypotézu, ale vliv migrace v nich byl podpořen. Polymorfismus migrantů se ale dá vysvětlit i disruptivní selekcí, neboť migrující druh také obývá rozmanitá prostředí (Galeotti & Roubolini, 2004).

Studium ekologie barevných morf zatím přineslo jen dílčí výsledky. Nejčastěji bylo prokázáno, že jednotlivé morfy obývají odlišné prostředí, konkrétně u puštíka obecného (Galeotti & Cesaris, 1996), sovy pálené (Roulin, 2004a), výřečka amerického (Mosher & Henny, 1976) a káně rudochvosté (Preston, 1980). U káně královské nebyla vazba rozšíření morf na prostředí potvrzena (Schmutze a Schmutze, 1981).

Podařilo se také prokázat vliv barevného polymorfismu na kondici respektive fitness jedince. Jako první podaly důkaz laboratorní pokusy s výřečkem americkým (Mosher & Henny, 1976). U puštíka se ukázalo, že různé morfy odlišně přežívají v různých klimatických podmínkách (Galeotti & Cesaris, 1996), a jsou nestejně citlivé k parazitům (Galeotti & Sacchi, 2003). Nejvíce do očí bijícím poznatkem je rozdíl mezi střední délkou života jednotlivých morf a s ní spojený dvojnásobný celoživotní fitness (Brommer et al. 2005) v lokálních podmínkách. Tyto výsledky de facto odhalují ultimátní příčiny vazby na barevných morf na prostředí

Potravní ekologii lze snáze studovat u sov, jejichž vývržky přináší cenné svědectví o složení potravy. Taková analýza potvrdila adaptaci různých morf na různé druhy hlodavců u sovy pálené (Roulin, 2004a).

7. Poděkování

Na závěr bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Romanu Fuchsovi CSc., za jeho cenné rady a připomínky, které mi pomohly při psaní bakalářské práce. A především za jeho velikou trpělivost a pevné nervy.

7. Použitá literatura

- Brommer, J. E., Ahola, K., Karstinen, T.** 2005. The colour of fitness: plumage coloration and lifetime reproductive success in the tawny owl. *Proceeding of the royal society B* 272: 935-940
- Czikeli, H.** 1984. Differential Perch-Site Selection by Color Morphs of the Red-Tailed Hawk (*Buteo jamaicensis*): A Response to CR Preston. *The Auk* 101: 403-404
- Darwin, C.** 2005. O pohlavním výběru. 472 stran. Academia. Praha
- Fowlie, M. K., Krüger, O.** 2003. The evolution of plumage polymorphism in birds of prey and owls: the apostatic evolution hypothesis revised. *Journal of evolution biology* 16: 577-583
- Galeotti, P., Cesaris, C.** 1996. Rufous and grey colour morphs in the Italian Tawny owl: geographical and environmental influences. *Journal of avian biology* 27: 15-20
- Galeotti, P., Roubolini, D.,** 2004. The niche variation hypothesis and the evolution of colour polymorphism in birds: a comparative study of owls, nightjars nad raptors. *Biological Journal of Linnean Society* 82: 237-248
- Galeotti, P., Rubolini, D., Dunn, P.O., Fasola, M.** 2003. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Journal of Evolution Biology* 16: 635-646
- Galeotti, P., Sacchi, R.** 2003. Differential parasitaemia in the tawny owl (*Strix aluco*): effects of colour morph and habitat. *Journal of Zoology* 261: 91–99
- Garland, T.Jr., Harvey, P.H., Ives, A.R.** 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic biology* 41: 18-32

- Hull, J. M., Hull, A. C., Sacks, B. N., Smith, J. P., Ernest H. P.** 2008. Landscape characteristic influence morphological and genetic differentiation in widespread raptor (*Buteo jamaicensis*). *Molecular Ecology* 17: 810-824
- Huxley, J.** 1955. Morphism in birds. *Acta International Congress Ornithologist XI*: 309-328
- Moller, A. P., Birkhead, T. R.** 1992. A Pairwise Comparative Method as Illustrated by Copulation Frequency in Birds. *The American Naturalist* 139: 644-656
- Moscher, J. A., Henny, C. J.** 1979. Thermal adaptiveness of plumage colour in Screech Owls. *The Auk* 93: 614-619
- Niecke, M., Heid, M. & Krüger, A.** 1999. Correlations between melanin pigmentation and element concentration in feathers of White-tailed Eagles (*Haliaeetus albicilla*). *Journal of ornithology* 140: 355-362
- Owens, I.P.F., Hartley, I.R.** 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *265*: 397-407
- Paulson, D. R.** 1973. Predator polymorphism and apostatic selection. *Evolution* 27: 269-277
- Preston, C.R.** 1980. Differential perch site selection by color morphs of the Red-tailed Hawk (*Buteo jamaicensis*). *Auk* 97: 782-789
- Preston, C.R.** 1984. Response to H. Czikeli. *The Auk* 101: 404
- Punzalan, D., Rodd, F. H., Hughes, K. A.** 2005. Perceptual processes and the maintenance of polymorphism through frequency-dependent predation. *Evolutionary Ecology* 19: 303-320
- Rohwer, S.** 1983. Formalizing the avoidance-image hypothesis: Critique of an earlier prediction. *The Auk* 100: 971-974

- Rohwer, S., Paulson, D. R.** 1987. The avoidance-image hypothesis and color polymorphism in Buteo hawks. *Ornis Scandinavica* 18: 285-290
- Roulin, A.** 2004a. Covariation between plumage colour polymorphism and diet in the Barn Owl: *Tyto alba*. *Ibis* 146: 509-517
- Roulin, A.** 2004b. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological review* 79: 815-848
- Roulin, A.** 2007. Melanin pigmentation negatively correlates with plumage preening effort in barn owls. *Functional Ecology* 21: 264-271
- A Roulin, A., Dijkstra, C.** 2003. Genetic and environmental components of variation in eumelanin and phaeomelanin sex-traits in the barn owl. *Heredity* 90: 359-364
- Roulin, A., Wink, M.** 2004. Predator-prey relationships and the evolution of colour polymorphism: a comparative analysis in diurnal raptors. *Biological journal of the Linnean Society* 81: 565-578
- Rueffler, C., Van Dooren, T.J.M., Leimar, O., Abrams, P.A.** 2006. Disruptive selection and than what? *TRENDS in ecology and evolution* 21: 238-245
- Schmutz, S.M, Schmutz, J.K.** 1981. Inheritance of color phases of ferruginous hawks. *Condor* 83: 187–189.
- Schrieber, A., Stubbe, A., Stubbe, M.** 2001. Common Buzzard (*Buteo buteo*): A raptor with hyperpolymorphic plumage morphs, but low allozyme heterozygosity. *Journal für Ornithologie* 142: 34-48
- Sibley, C. G. & Monroe, B. L., Jr.** 1990. *Distribution and Taxonomy of the Birds of the World* (Yale University Press, New Haven, CT).

Svensson, L., Grant, P.J. 1999. Bird Guide. 386 stran. Harper Collins Publishers, London

Timbergen, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. Factors influencing the intensity predation by songbirds. Archives Neerlandaises de Zoologie 13: 265-343

VanCamp, L.F., Henny,C.J. 1975. The screech-owl: Its life history and population ecology in northern Ohio. North American Fauna 71

Voous, K. H. 1950. On the distributional and genetical origin of the intermediate population of the Barn Owl (*Tyto alba*) in Europe. Syllegonema biologica: 429-443

Wauters, L.A., Zaninetti, M., Tosi, G., Bertolino, S. 2004. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? MAMMALIA 68: 37-48

9. Obrazová příloha

Obr.2.: Káně královská – světlá a tmavá morfa



<http://www.pbase.com/image/79098349>, <http://www.pbase.com/cfo/image/93912630>

Obr.3.: Pušтік obecný – hnědá a šedá morfa



<http://zdjecia.polska.pl/gal/165/207/20/med.jpg>

Obr.4.: Sova pálená – tmavá morfa



<http://www.flickr.com/photos/ton999/249165853/>

Obr.5.: Sova pálená – světlá morfa



<http://www.flickr.com/photos/derek48/2502439938/sizes/m/>

Obr.6.: Výreček americký – červená a šedá morfa



<http://www.wildclassroom.net/AstoriaPark/owls/Scowl.jpg>