

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

Role ultrafialového záření v komunikaci u ptáků

Bakalářská práce



Michal Šulc

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, srpen 2010

Čestně prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval sám, za použití uvedené literatury.

V Praze dne 12. srpna 2010

Za odborné rady a vedení děkuji svému školiteli RNDr. Ondřeji Sedláčkovi, Ph.D.

Za užitečné příspěvky děkuji konzultantovi RNDr. Petrovi Procházkovi, Ph.D.

Za obětavou podporu děkuji své rodině a nejbližším.

Abstrakt

Poměrně nedávno bylo zjištěno, že vizuální systém ptáků a lidí se nápadně liší, a to především ve schopnosti vnímat ultrafialové záření. Tato složka spektra výrazně ovlivňuje nejrůznější typy chování ptáků. UV reflexe může vypovídat o kvalitách samců, a proto samice často preferují jedince s výraznější UV ornamentací. Stejně tak rodiče mohou potravu nerovnoměrně rozdělovat mezi svá mláďata v závislosti na jejich reflexi ultrafialového záření. Nakonec i hostitelé hnízdnicích parazitů mohou využívat složku UV spektra k rozpoznávání parazitických vajec od svých vlastních. Cílem mé bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky vlivu UV záření na pohlavní výběr ptáků, na interakce mezi rodiči a mláďaty a na interakce mezi hnízdnicím parazitem a jeho hostitelem.

Klíčová slova: Ptáci, zrak, UV reflexe, pohlavní výběr, rodičovské investice, hnízdnicí parazitismus

Abstract

Recently, it has been found that the visual system of birds and humans differ remarkably, especially in the ability to perceive ultraviolet radiation. This component of the spectrum significantly affects various types of the birds' behaviour. UV reflection may be an indicator of the qualities of males, i.e. females often prefer individuals with expressive UV ornamentation. Likewise, parents can distribute the delivered food unevenly among their nestlings, depending on the nestlings' reflection of ultraviolet radiation. Recent studies also showed that the hosts of brood parasites may use UV spectrum as a key for recognizing the parasitic eggs from their own. The aim of my bachelor thesis is to review the current knowledge of the influence of UV radiation on sexual selection of birds, the interaction between parents and offspring and interactions between brood parasites and their hosts.

Key words: Birds, vision, UV reflectance, sexual selection, parental investment, brood parasitism

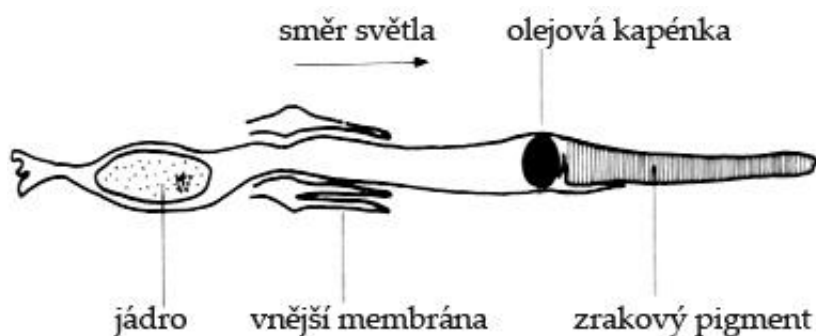
Obsah

1 Úvod	5
2 Role UV spektra v pohlavním výběru	7
2.1 Důkazy pro úlohu UV ornamentů v pohlavním výběru?	8
2.1.1 Metodika studia.....	8
2.1.2 Umístění UV ornamentů na těle ptáků	10
2.1.3 Výsledky pokusů testujících vliv UV reflexe na výběr partnera.....	10
2.1.4 Vliv UV ornamentace na reprodukční úspěch	15
2.1.5 Vliv údržby peří na UV reflexi	16
2.2 Souvislost UV ornamentů s kvalitou jedince.....	17
2.2.1 Vztah mezi UV ornamenty a kvalitou výživy ptáků.....	17
2.2.2 Vliv množství karotenoidů na UV reflexi	18
2.2.3 Vztah mezi UV ornamenty a množstvím parazitů u ptáků.....	19
2.2.4 Vztah mezi UV ornamenty a imunitou jedinců	20
3 Role UV znaků v interakci mládě – rodič	21
3.1 Souvislost UV ornamentace rodičů a poměru pohlaví u potomků	21
3.2 Vliv UV reflexe samců na rodičovské investice do mláďat	23
3.3 UV reflexe jako signál kvality mláďat	24
3.3.1 UV reflexe jako signál fyzické kondice mláďat	24
3.3.2 Souvislost UV reflexe opeření mláďat s kvalitou jejich imunitního systému	25
3.4 UV reflexe mláďat a preference rodičů	26
4 Role UV spektra v hnízdním parazitismu.....	28
4.1 Moderní metody kvantifikace podobnosti vajec	29
4.2 UV reflexe jako zdroj skryté mimeze.....	29
4.3 Vliv UV reflexe na rozpoznávání a odmítání parazitických vajec	31
4.4 Návaznost na diplomovou práci.....	33
5 Závěr.....	34

1 Úvod

Každý živočich je zcela závislý na svých smyslech, kterými získává informace z okolního prostředí. Ptáci patří k převážně vizuálně se orientujícím obratlovcům a jsou ze všech ostatních taxonomických skupin nejvíce odkázáni právě na svůj zrak. Hlavním důvodem je především schopnost letu, která vyžaduje dokonalý vizuální systém. Ovšem i další typy chování zahrnující vnitro- i mezidruhové interakce, jako volba partnera, interakce mezi mláďaty a rodiči, lov či naopak vyhýbání se predátorům nebo obrana před hnízdním parazitismem, jsou zprostředkované především zrakovým ústrojím (Hill a Mcgraw 2006). Proto zkoumání ptačího chování často souvisí se studiem jejich zrakového systému.

Poměrně nedávným, pro pochopení vizuální orientace u ptáků však velice důležitým poznatkem, se stal fakt, že vizuální systém ptáků a lidí se výrazně liší. Narozdíl od sítnice lidského oka, která obsahuje tři typy čípků, sítnice oka ptáků disponuje typy čtyřmi (Bowmaker et al. 1997, ptačí čípek na obr. 1).

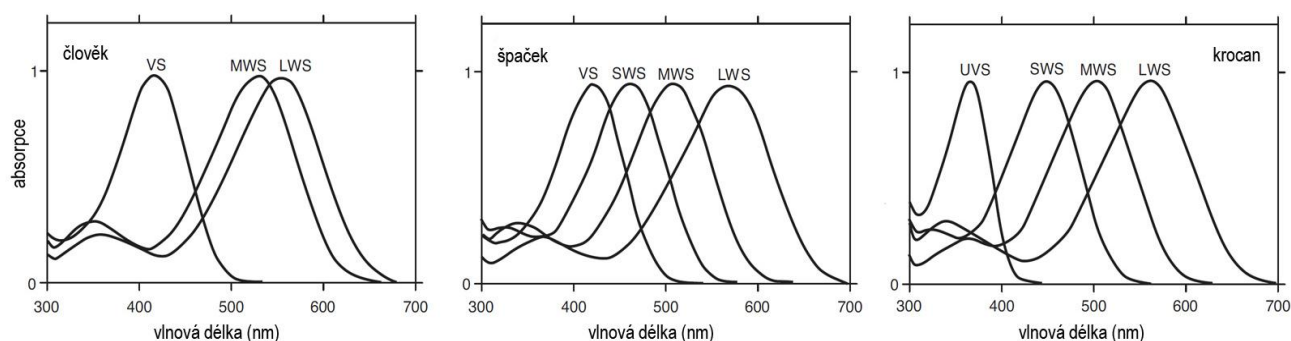


Obr. 1 Stavba ptačího čípku a zobrazení směru světla. Upraveno dle (http://www.phys.ufl.edu/~avery/course/3400/vision/bird_cone.gif)

Každý z těchto typů je citlivý v různé oblasti elektromagnetického spektra, to znamená, že je schopen zachycovat záření různých vlnových délek. Proto lidé vnímají jen tři složky barvy (červenou, zelenou a modrou) a světlo o vlnové délce 400-700 nm. Oproti tomu ptáci vnímají minimálně čtyři složky barvy, včetně UV záření o vlnové délce 310-400 nm (Bennett et al. 1994).

Mikrospektrofotometrická měření odhalila, že pěvci (Passeriformes) mají poněkud odlišný systém čtyř typů čípků než bazální skupina hrabavých (Galliformes). Obrázek 2 ukazuje absorpční spektra čtyř typů čípků u typického zástupce pěvců a hrabavých a třech typů čípků lidského oka. Ačkoli krátkovlnný typ čípků (SWS) člověka by mohl vykazovat podobný stupeň UV citlivosti jako čípkový krocana citlivý na fialovou barvu (VS), ve skutečnosti tomu tak není. Hlavní důvodem jsou pigmenty v čočce lidského oka, které absorbují UV záření (Taylor et al. 2001). Naopak rohovka, komorová voda, čočka i sklivec ptáků jsou pro UV záření dobře prostupné (Hart et al. 1998,

Hart et al. 1999). Navíc mají ptáci narozdíl od lidí v sítnici systém olejových kapiček, které filtrují vstupující světlo (Hart et al. 2000) a díky němuž se může dále lišit počet odstínů, které vnímají.

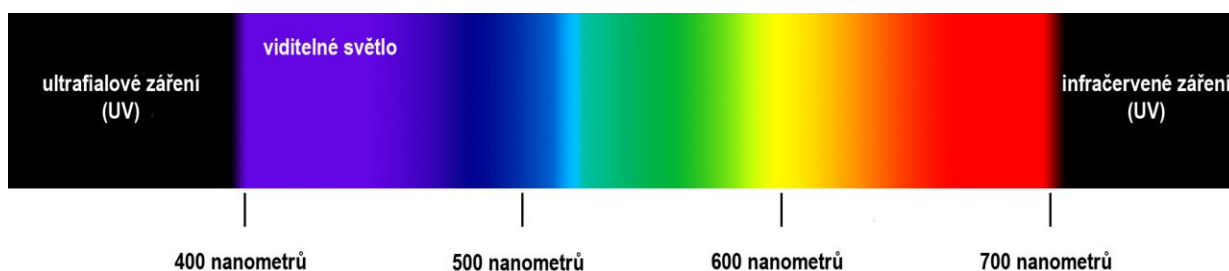


Obr. 2 Spektrální citlivosti třech typů lidských čípků a čtyř typů čípků špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) a krocana domácího (*Meleagris gallopavo f. domestica*) změřené mikrospektrofotometrickou metodou. Průměrné hodnoty vlnových délek při maximální absorpci záření vizuálními pigmenty jsou: (A) člověk VS (violet sensitive) = 419 nm, MWS (middle-wave sensitive) = 531 nm, LWS (long-wave sensitive) = 558 nm (Dartnall et al. 1983); (B) špaček UVS (UV sensitive) = 362 nm, SWS (short-wave sensitive) = 449 nm, MWS = 504 nm, LWS = 563 nm (Hart et al. 1998); (C) krocan VS = 420 nm, SWS = 460 nm, MWS = 505 nm, LWS = 564 nm (Hart et al. 1999). Upraveno dle (Hill a McGraw 2006).

Všechny tyto odlišnosti lidského a ptačího zraku inspirovaly vědce ke studiu ptačího chování s ohledem na jejich schopnost vnímat i ultrafialové záření. Pomocí spektrofotometrů, schopných zachycovat odražené záření, začalo být možné objektivně změřit barvu ptačího peří, kůže, zobáku, ozobí nebo vajec či povrchu hnízda. Barvou těchto struktur je myšlena jejich reflexe elektromagnetického záření, tedy množství a charakter záření, které odrážejí. Každá barva jakéhokoli předmětu totiž vzniká částečnou absorpcí a částečnou reflexí jeho povrchu a právě spektrofotometry dokážou tyto hodnoty kvantifikovat. Základním výstupem spektrofotometru je reflexní křivka (viz např. obr. 7, str. 16), která objektivně zobrazuje barevnost předmětu. V dalším kroku je možné vypočítat nejrůznější specifické charakteristiky, které popisují barevné vlastnosti objektu (tab. 1). Část elektromagnetického spektra je na obrázku 3.

Tab. 1 Světelné charakteristiky popisující barevné charakteristiky objektu.

Celková reflexe	= celková reflexe v intervalu 300-700 nm
UV reflexe	= celková reflexe v intervalu 300-400 nm
Fialová a modrá reflexe	= celková reflexe v intervalu 400-500 nm
Zelená a žlutá reflexe	= celková reflexe v intervalu 500-600 nm
Oranžová a červená reflexe	= celková reflexe v intervalu 600-700 nm
UV sytost	= UV reflexe/celková reflexe
Fialová a modrá sytost	= Fialová a modrá reflexe/celková reflexe
Zelená a žlutá sytost	= Zelená a žlutá reflexe/celková reflexe
Oranžová a červená sytost	= Oranžová a červená reflexe/celková reflexe
λ UV (odstín UV)	= vlnová délka, při které je reflexe v intervalu 300-400 nm nejvyšší



Obr. 3 Elektromagnetické spektrum. Upraveno dle (<http://local.content.compendiumblog.com/uploads/user/2af9dc1d-8541-42e4-a91f-6aaf97caf33a/4844a17e-a4fb-4018-9d3a-31dc846044ee/Visible%20spectrum.jpg>).

Objev schopnosti ptáků vnímat UV záření vedlo vědce k základní otázce, v jakých kontextech je tato schopnost využívána. Poznatků postupně přibývá, jsou upřesňovány a jsou objeveny stále nové typy interakcí, v nichž je vnímání UV u ptáků používáno. Cílem mojí práce je shrnout dosavadní poznatky vlivu UV záření na pohlavní výběr ptáků, na interakce mezi rodiči a mláďaty a na interakce mezi hnízdním parazitem a jeho hostitelem.

2 Role UV spektra v pohlavním výběru

Pohlavní výběr je proces, který vede k upřednostňování určitého fenotypu partnera před jiným (Darwin 1871). Řada fenotypových vlastností přitom do jisté míry odhaluje skutečnou kvalitu jedince. Kromě klasických znaků jako jsou excesivní struktury, behaviorální projevy či barevné vzorce na povrchu těla se může jednat i o znaky na první pohled skryté. Jednou z nich může být i UV reflexe peří ptáků (Hill a McGraw 2006). Mnoho prací zkoumajících samičí (popřípadě i samčí) preference potvrdilo, že při výběru partnera jsou upřednostňováni jedinci s výraznější UV ornamentací. Existuje i několik důkazů, že stupeň UV reflexe pozitivně koreluje s kvalitou jedinců. Jedná se například o menší množství parazitů, lepší imunitní systém nebo morfologické vlastnosti

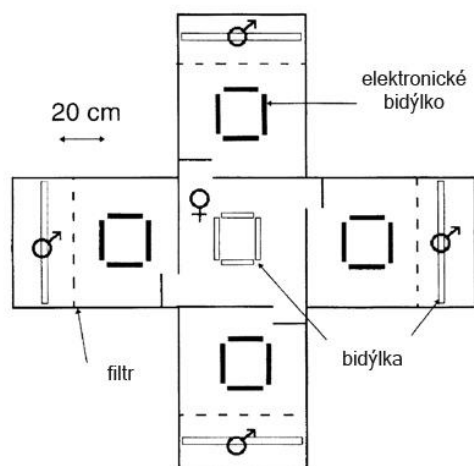
indikující lepší kondici jedince. V neposlední řadě bylo zjištěno, že UV reflexe dobře vypovídá o reprodukčním úspěchu jedinců.

2.1 Důkazy pro úlohu UV ornamentů v pohlavním výběru?

Již Darwin (1871) si všiml, že hnacím motorem pohlavního výběru je samičí výběr partnera (*female choice*). Samičím se vyplácí investovat energii a čas do tohoto vybírání, protože kvalitnější samci jim poskytují výhody přímé (např. teritoriální prostor, množství zdrojů nebo ochranu) i výhody nepřímé (např. lepší geny pro jejich mláďata). Samice při výběru partnera vnímají mnoho signálů, díky kterým mohou zjistit jejich kvalitu. Jsou jimi například samčí zpěv, jejich předvádějí se chování, feromony nebo různé morfologické vlastnosti. Co se týče morfologických vlastností, jedná se především o nejrůznější barevné struktury peří nebo jiných částí těla ptáků. Zbarvení je zajištěno buď pigmenty (především karotenoidy a melaniny) nebo nanostrukturou peří, která vytváří fyzikální zbarvení (například fialové či modré odlesky peří straky obecné) a často odráží ultrafialové záření (Hausmann et al. 2003). Tento typ záření se v poslední době stal předmětem studia mnoha vědců zabývajících se pohlavním výběrem ptáků.

2.1.1 Metodika studia

Všechny práce, které se snaží experimentálně zjistit samičí preference vůči několika samcům, využívají zařízení pro testování výběru partnera (obr. 4). Samice je zavřena v centrální kleci, ze které má přístup ke dvěma až čtyřem odděleným klecím, ve kterých se nachází vždy jeden samec. Na základě pozorování chování samice (často se měří doba strávená před samci nebo počet poskočení na elektronickém bidýlku před určitým samcem) je na konci pokusu zhodnoceno, kterého samce testovaná samice preferovala. Pro zjištění vlivu UV reflexe na pohlavní výběr se obecně testují samci, jejichž peří reflektuje UV záření a samci, jímž byla tato reflexe redukována.

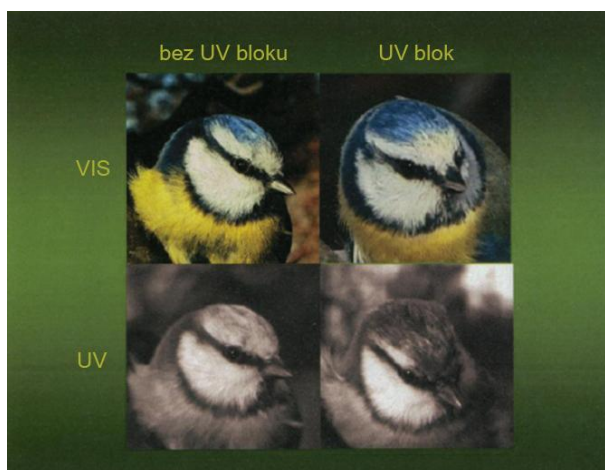


Obr. 4 Zařízení pro testování výběru partnera. Upraveno dle (Bennett et al. 1996).

Bennett et al. (1996) začali pro testování používat vertikální světelné filtry, které byly připevněné mezi samce a vybírající si samici. Tyto filtry dokázaly účinně odfiltrovat UV složku záření (UV- filtry), takže samci umístění v klecích za tímto filtrem nevykazovali pro samice reflexi ultrafialového záření. Nevýhodou těchto pokusů bylo, že i samci umístění za UV- vertikálními filtry vnímali samice jinak než samci umístění za filtry propouštějícími celé spektrum. To mohlo mít vliv na chování samců před samicemi a jejich motivaci k párování. Proto se později začaly používat UV- filtry horizontální, které byly připevněné nad klecí samců. Tyto filtry nepropouštěly UV záření do samčích klecí a tak bylo zamezeno UV reflexi jejich peří. I v těchto pokusech byly využívány vertikální filtry, ovšem propouštějící celé elektromagnetické spektrum (tyto filtry prakticky jen zamezovaly přístupu samic do samčích klecí). Proto samci umístění v experimentálních klecích vnímali samice stejně, ať byli v UV- podmínkách nebo UV+ podmínkách.

Důležitý předpokladem správného testování vlivu UV spektra na pohlavní výběr také bylo, aby testované samice nevykazovaly preferenci pro samotné prostředí s UV složkou. Tuto možnost vyvrátil už Bennett (1996) při práci s vertikálními filtry. Samicím zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) byly předkládány prázdné klece s odlišnými světelnými podmínkami (opět UV- a UV+). Tyto samice nevykazovaly výrazné preference ani pro jeden typ prostředí. Stejnou problematikou se zabývali i Maddocks et al. (2001) na špačkovi obecném (*Sturnus vulgaris*) a sýkoře modřince při používání horizontálních filtrů. Narozdíl od předchozího testu měly studované samice do těchto klecí přístup. Ani v tomto případě ale autoři neprokázali žádné preference pro odlišné typy světelného prostředí.

Jiným způsobem studia vlivu UV reflexe peří na preferenci samic se stalo natírání pouze určitých partií těla ptáků takzvanými UV bloky (obr. 5). Jedná se o speciální nátěry různého chemického složení, které částečně nebo zcela redukuje UV reflexi natřené plochy. Důležitou vlastností těchto nátěrů je, že nijak neovlivňují reflexi viditelného spektra (400-700 nm). Jako kontrola se často používá natírání vazelínou, koňským tukem nebo jinými oleji, které neovlivňují ani reflexi UV složky spektra ani složky viditelného záření. Při testování výběru partnera jsou pak testovaní jedinci opět umisťováni do experimentálních aparátů podobných těm, které používali Bennett et al. (1996).



Obr. 5 Rozdíl vzhledu samců sýkor modřinek před a po natření UV bloku na modré temeno hlavy. Dvě fotografie vlevo ukazují vzhled sýkor před aplikací UV bloku fotografované ve viditelném spektru (nahore) a v UV spektru (dole). Po natření modrého peří temene hlavy UV blokem se zbarvení sýkor ve viditelném spektru nezměnilo (vpravo nahore), naopak v UV spektru je rozdíl zbarvení výrazný (vpravo dole). Fotografie: Staffan Andersson, University of Göteborg, Švédsko. Upraveno dle (Withgott 2000).

2.1.2 Umístění UV ornamentů na těle ptáků

U mnoha druhů ptáků bylo potvrzeno, že jejich peří odráží ultrafialové záření (Hausmann et al. 2003). To ale ještě neznamená, že tyto UV ornamenty hrají roli v pohlavním výběru. Z komparativní studie Hausmannové et al. (2003) vyplývá, že UV ornamenty samců mohou být předmětem samičí volby (*mate choice*) mezi samci. U 78 druhů (u samců) autoři potvrdili UV reflexi peří a u 41 z těchto 78 druhů z dostupné literatury zjistili, které části těla samci při námluvách předvádějí. Výsledkem byl důkaz, že jejich předváděné části těla ve valné většině UV odrážejí. Podobně signifikantní výsledek vyšel i po odfiltrování fylogenetické příbuznosti, když byl tento test proveden na vyšších taxonech - čeledích. Hausmannová et al. (2003) tedy jednoduchým testem potvrdili skutečnost, že samci ptáků své UV ornamenty samicím předvádějí. Umístění těchto ornamentů na těle ptáků se velice různí. Dále uvádím pouze druhy, na kterých byla tato vlastnost testována ve spojení s pohlavním výběrem a s kvalitou jedinců.

Lejsek bělokrký (*Ficedula hypoleuca*) výrazně reflektuje UV záření na hlavě a zádech (Siitari et al. 2002). Salašník modrý (*Sialia sialis*) z čeledi drozdovitých odráží UV záření na hlavě, zádech, ocasu i na křídlech (Liu et al. 2007, 2009). U slavíka modráčka (*Luscinia svecica*) jde o charakteristicky zbarvené hrdélko, které samice využívají při pohlavním výběru (Andersson a Amundsen 1997). Zřejmě nejvíce prací bylo napsáno o sýkoře modřince (*Parus caeruleus*). I když ve viditelném spektru tento druh vypadá jako pohlavně jednotvárný, spektrofotometrie peří odhalila, že samci a samice se výrazně liší ve své UV reflexi (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998). Jedná se o bílou korunku na hlavě, vrchní stranu ocasu, záda, modro-černý týl a především o modré temeno hlavy. Neméně zajímavá je i UV reflexe modré skvrny na tváři divoké formy (zelenožluté zbarvení) papouška vlnkovaného (*Melopsittacus undulatus*), vytvářející kontrast s fluorescentním peřím okolo této skvrny (Pearn et al. 2001).

V souvislosti s kvalitou jedinců byla zkoumána UV reflexe peří na prsou a kostřeci dlaskovce modrého (*Passerina caerulea*) (Keyser a Hill 1999). Stejně tak UV reflexe křídelních krytek a kostřece jakarini modročerného (*Volatinia jacarina*) (Doucet 2002). Dominantní barvou dospělých samců lemčíka hedvábného (*Ptilonorhynchus iolaceus*) je tmavě modrá s výrazným podílem UV reflexe (Doucet a Montgomerie 2002, 2003). Nejen peří ale reflektuje UV záření. Mougeot et al. (2005) zjistili, že i červené hřebínky bělokura skotského (*Lagopus lagopus scoticus*) odrážejí ultrafialové záření. Mougeot a Arroyo (2006) pozorovali UV reflexi na ozobí motáků lužních (*Circus pygargus*). Podobně Peters et al. (2004) sledovali UV reflexi zobáku kachny divoké (*Anas platyrhynchos*).

2.1.3 Výsledky pokusů testujících vliv UV reflexe na výběr partnera

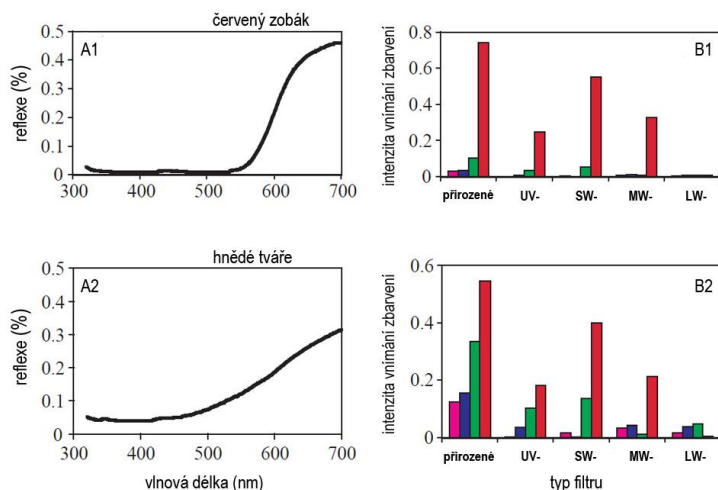
První práci zabývající se tímto tématem provedli Bennett et al. (1996) na zebřičce pestré. Používáním vertikálních filtrů (viz podkapitola 2.1.1) zjistili, že samice preferují samce umístěné za

filtry propouštějící celé spektrum (300-700 nm) před samci umístěnými za filtry neprostupnými pro UV záření. Tato práce inspirovala další vědce (Hunt et al. 1997, Hunt et al. 2001, Maddocks et al. 2001, Bennett 1997) k testování výběru partnera (*mate choice*) s používáním světelných filtrů i u jiných druhů ptáků.

O rok později Huntová et al. (1997) potvrdili vliv UV reflexe na pohlavní výběr u stejného druhu. Z dřívějších prací je známo, že samičky zebříček si své partnery vybírají podle zbarvení zobáku samců, potvrzen byl i vliv barevných kroužků na nohách samců na jejich atraktivitu pro samice (Swaddle a Cuthill 1994). Toho ve svém experimentu využili Huntová et al. (1997), kteří pokusným samcům dávali na nohy kroužky různých barev - červené, oranžové, světle zelené a čtvrtý samec byl bez kroužků. Pokud byli samci za UV+ filtry (tedy za tím, který propouští i UV záření), samice prokazatelně nejvíce preferovaly samce s kroužkem červeným (což podporuje výsledky Swaddle a Cuthill 1994). Hodně času trávily i před samci s oranžovými kroužky, naopak zcela odmítání byli samci se zelenými kroužky a samci bez kroužků. Ovšem při používání UV- filtrů samice výrazně nepreferovaly ani jednu skupinu samců. Pravděpodobně tedy při použití UV- filtru došlo ke ztrátě schopnosti samiček vybrat si vhodného partnera, což podpořilo hypotézu, že UV reflexe hraje významnou roli v pohlavním výběru zebříček pestrých (Bennett et al. 1996).

I když Bennett et al. (1996) a Huntová et al. (1997) dokázali, že samičky zebříček preferují samce, kteří reflektují ultrafialové záření, Huntová et al. (2001) přišli s prací, která výrazný vliv UV záření na pohlavní výběr nepodporuje. Autoři představili test, který porovnává významnost UV složky s ostatními úseky elektromagnetického spektra viditelného ptáky v pohlavním výběru u zebříček. Pěvci mají čtyři typy čípků na sítnici (Bowmaker et al. 1997). Každý typ je citlivý v jiné oblasti spektra. UV čípky citlivé v UV oblasti od 355 do 380 nm, SW (*short-wave*) čípky od 430 do 463 nm, MW (*middle-wave*) čípky od 497 do 510 nm a LW (*long-wave*) v oblasti od 543 do 571 nm (Hart et al, 1998, 1999). Pro tyto hodnoty byly zhotoveny filtry, které dokážou eliminovat vždy jednu z těchto oblastí spektra. Výhodou tohoto pokusu bylo, že samci vnímali samice pokaždé stejně (narozdíl od práce Bennetta 1996). Mezi samci a samicemi byly sice vertikální filtry, ale propouštějící celé spektrum. Naopak nad samci byly filtry horizontální (viz podkapitola 2.1.1), které vytvářely specifické světelné prostředí (UV-, SW-, MW-, LW-). Samice tedy samce mohla vnímat jinak. Predikce autorů byla, že pokud je u zebříček UV signalizace speciálním komunikačním kanálem, který používají v pohlavním výběru, pak odstranění této části spektra u samců bude mít největší efekt na chování samic. Jinými slovy, že tyto samce budou preferovat nejméně. Ukázalo se ovšem, že nejméně preferovaní samci jsou ti, kterým chybí reflexe dlouhovlnného záření (LW-). Odstranění UV reflexe samice vnímaly ze všeho nejméně. Autoři tento jev vysvětlují jednoduše. Znaky podle kterých si samice zebříčky vybírá samce, jsou hnědé tváře a červený zobák. Tyto struktury vykazují největší reflexi hlavně v oblasti dlouhovlnného spektra. Po nasazení UV filtru se spektrum reflexe téměř nezměnilo, naopak při použití LW filtru došlo k výrazné změně spektra (obr. 6). Vše tedy odpovídá hypotéze, že samice preferují samce s nejnornálnějším (rozuměj s

nejméně pozměněným) vzhledem a že samice nepoužívají k výběru partnera pouze reflexi UV spektra, ale i jiné vlastnosti samců. U zebřičky tedy bylo zjištěno, že dominantní složkou reflexe je dlouhovlnné záření (proto také Hausmannová et al. ve své práci z roku 2003 tvrdí, že zebřička není vhodným modelovým organismem pro zkoumání UV reflexe). Ovšem u jiných druhů ptáků můžeme nalézt výsledky zcela opačné (např. u modřinek, kde je dominantní složkou reflexe krátkovlnné záření).



Obr. 6 (A) Reflexní křivky červeného zobáku (A1) a hnědé tváře (A2) zebřičky pestré. (B) Vypočítaná relativní intenzita vnímání zbarvení zobáku (B1) a hnědých tváří (B2) na základě citlivosti čtyř typů čípků (UVS, SWS, MWS, LWS) zebřičky pestré bez použití filtru (přirozené) nebo s použitím čtyř různých filtrů (UV-, SW-, MW-, LW-). Upraveno dle (Hunt et al. 2001).

Protože bylo zjištěno, že samci a samice sýkory modřinky jsou, co se týče UV reflexe, výrazně dimorfní (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998), následovaly testy pokoušející se odhalit, zda UV reflexe ovlivňuje výběr partnera (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Hunt et al. 1999, Kurvers et al. 2010). Andersson et al. (1998) zjistili, že u modřinek existuje asortativní párování, kdy si samice s vyšší UV sytostí vybírají samce rovněž s vyšší UV sytostí. Huntová et al. (1998) potvrdili vliv UV reflexe, když prokázali, že samice preferují samce s vyšší UV sytostí modrého temene hlavy.

Nejnovější práce týkající se pohlavního výběru samic sýkor modřinek ukázala komplexnější výsledky (Kurvers et al. 2010). Samicím byli nabízeni vždy 2 samci, kteří měli natřenou modrou hlavičku speciálními barvami. Jednomu ze samců bylo temeno hlavy přetřeno UV blokem snižující UV sytost (UV-), druhému bylo natřeno látkou neměňící UV sytost modré hlavy. Takto ošetření samci byli dále rozděleni do dvou skupin. V první skupině byli samci krmeni standardní potravou, ve druhé potravou obohacenou, která signifikantně zvýšila sytost karotenoidního zbarvení na hrudi samců. Výsledky testu samicí preference ukázaly, že samice se nerozhodují pouze podle UV reflexe. Pokud byli samci krmeni obohacenou potravou, tak si samice vybíraly samce kontrolní, tedy s vyšším odrazem UV na temenu hlavy. Naopak, když samci dostávali potravu standardní, pak si samice vybíraly samce se sníženou UV reflexí. Autoři tedy došli k závěru, že preference UV reflexe hlavy samců sýkory modřinky je kontextově závislá a to na barevnosti peří na hrudi.

Zajímavá je první práce, která se zabývá opačným pohlavním výběrem sýkor modřinek (Hunt et al. 1999). Opět použitím vertikálních filtrů bylo testováno, jaké samce preferují samice a posléze i jaké samice preferují samci. Samci preferovali samice signifikantně častěji za UV+ filtrem (tedy filtrem propouštějícím UV záření) před samicemi za UV- filtrem. Stejný výsledek vyšel i při testování samičích preferencí, ovšem nesignifikantní. Autoři, kteří se zabývali otázkou, proč byla samčí preference silnější než samičí, nabídli několik možných vysvětlení. Za prvé, samci možná byli více motivováni k párování. To ovšem nebylo pravděpodobné vysvětlení, protože aktivita samců a samic byla velice podobná. Za druhé, možná právě samci jsou pohlavím, které si více vybírá partnera, ačkoli tradičně jsou samice považovány za vybíravé pohlaví (Andersson 1994 ex Hunt et al. 1999). Pravděpodobnější vysvětlení je, že samice modřinek jsou při rozhodování méně závislé na podnětech peří než samci. Samičí volba je zřejmě ovlivněna dalšími vlastnostmi samce, například zpěvem. Aby byl přesněji odhalen vliv UV reflexe na pohlavní výběr, měl by být v následujících pracích ošetřen vliv samčí vokalizace na výběr samice.

Existují dvě další práce, které používají vertikální filtry k odlišení fenotypu samců a následnému testování samičích preferencí (Maddocks et al. 2001, Pearn et al. 2001). Obě práce kopírují metodiku dvou předešlých prací na zebřičce a modřince (Bennett et al. 1996 a Hunt et al. 1999) a jsou s nimi tedy dobře porovnatelné. Maddocks et al. (2001) zjistili, že samice špačka obecného signifikantně častěji preferuje samce reflektující UV záření. Ke stejnému výsledku došli i Pearnová et al. (2001) s papouškem vlnkovaným.

Pearnová et al. (2001) se navíc zabývala kontrastem fluorescentního a UV reflektujícího peří na těle papoušků vlnkovaných. Fluorescence je pohlcování krátkovlnného záření (tedy také UV záření) a následné vyzařování záření dlouhovlnného (Mazel 1991 ex Pearn et al. 2001). Některé peří papouška vlnkovaného odráží UV záření a některé je naopak fluorescentní s vysokou UV absorpcí. Jedná se hlavně o modré skvrny na tváři (UV reflexe) a žluté peří kolem těchto skvrn (fluorescence). Naopak žluté peří jinde na těle fluorescentní není a odráží UV záření. Kombinací vertikálních a horizontálních filtrů byly na základě světelných podmínek vytvořeny čtyři odlišné fenotypy samců. F+UV+, F+UV-, F-UV+, F-UV- (F+ znamená samce s fluorescentním peřím, F- bez fluorescentního peří, UV+ znamená samce s UV reflexí, UV- bez UV reflexe). Při testování samičích preferencí mezi těmito čtyřmi fenotypy samců, vyšel jediný signifikantní výsledek. Samice preferovaly samce s fluorescencí před samci bez fluorescence, ale pouze za UV+ podmínek (tedy pouze, když samec reflektoval UV záření). Zdá se tedy, že fluorescence má signalizační funkci pouze v kontextu UV reflexního peří, konkrétně, že hlavní roli hraje kontrast plošek UV reflektujících (modré skvrny na tváři) a plošek UV pohlcujících (žluté fluorescentní peří na tvářích). Ocenitelné na této práci je také to, že autoři konečně vyvrátili i možný vliv samčí vokalizace (zpěvu) na samičí preference. Na každou klec byla totiž puštěna stejná nahrávka se zpěvem papoušků vlnkovaných, která přehlušovala zpěv skutečných samců.

Andersson a Amundsen (1997) předkládali samicím slavíka modráčka vždy dva samce tohoto druhu. Prvnímu bylo přetřeno hrdélko látkou, která zcela odstraňuje UV reflexi, druhému samci látkou, která trochu snižuje celkovou reflexi (od 300 do 700 nm). Výrazná převaha samic (13 z 16) dávala přednost samcům s mírně sníženou celkovou reflexí před samci s absencí UV reflexe. Navíc bylo zjištěno, že podle UV reflexe pohlavního znaku na hrdle samců lze odlišit věk jedince, a tedy jeho možnou kvalitu (o vztahu UV reflexe a kvality jedince v kapitole 2.3). Samci starší dvou a více let měli značně vyšší UV reflexi než samci jednoletí. Ve viditelném spektru (400-700 nm) se jedinci reflexí nelišili.

Mezi práce, které dokazují, že samice dávají přednost samcům s vyšší UV reflexí, patří i práce na lejských bělokrkých (Siitari et al. 2002). Samice dostávaly vždy na výběr mezi dvěma před ošetřením velice podobnými samci (shodná UV reflexe, shodná barva peří pozorovaná lidským okem). Po barevném ošetření samců si samice mohla vybírat ze dvou možností. První samec měl UV blokem sníženou UV reflexi hlavy a zad a druhý měl jiným nátěrem UV reflexi těchto částí těla trochu zvýšenou. Samice jasně preferovaly samce se zvýšenou UV reflexí.

Existuje ale také několik prací, které nepodporují hypotézu, že samice ptáků dávají přednost samcům s vyšší UV reflexí (Ballentine a Hill 2003, Liu 2007 et al., Liu et al. 2009). Samice dlaskovce modrého nepreferovaly samce s vyšší UV reflexí, před samci s UV reflexí experimentálně sníženou (Ballentine a Hill 2003). Autoři tedy došli k závěru, že intenzita UV reflexe peří nehraje při volbě samce primární roli. Je totiž možné, že samice potřebují ke správnému výběru partnera delší dobu, až několik dní (Bensch a Hasselquist 1992 ex Ballentine a Hill 2003). Možná také v pokusu hrály roli jiné aktivity samce, například zpěv, který tentokrát ošetřen nebyl. Jiné vysvětlení říká, že samice si mohou samce vybírat podle kvalit jeho teritoria.

Stejně jako práce na dlaskovci modrém (Ballentine a Hill 2003), ani práce na salašníkovci modrém z čeledi drozdovitých neprokázala preference pro UV samce (Liu et al. 2007, Liu et al. 2009). První výzkum (Liu et al. 2007) byl prováděn v ryze experimentálních podmínkách. V první části měly samice opět na výběr mezi dvěma manipulovanými samci. Samci byli natíráni látkou snižující, respektive trochu zvyšující UV reflexi na hlavě, zádech, ocasu, a na křídlech. Ve druhé části pokusu, byli samicím předkládáni samci nemanipulovaní. Tito samci byli vybíráni do dvojice, aby se výrazně lišili v jejich přirozené UV reflexi na zmíněných částech těla. Ani v jedné části pokusu se však nedokázalo prokázat, že tyto optické vlastnosti mají vliv na výběr samice (Liu et al. 2007). Autoři přišli s podobným vysvětlením jako Ballentine a Hill (2003), tedy že samice při výběru partnera hledí na kvality jeho teritoria. Proto na tuto práci navázali autoři svým experimentem v přirozeném prostředí salašníka modrého (Liu et al. 2009), kdy měli dva testovaní samci vedle sebe teritoria, která byla kvalitativně podobná. Ale ani v tomto pokusu samice nepreferovali samce s vyšší přirozenou UV reflexí.

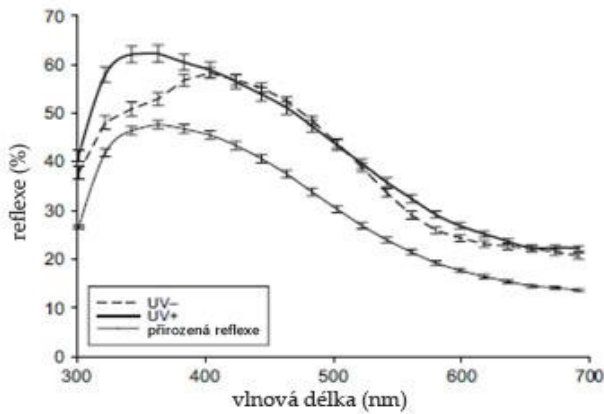
Z těchto pokusů je zřejmé, že celkové snížení UV reflexe, kterého bylo dosaženo vertikálními a horizontálními filtry, výrazně ovlivňuje vzhled jedinců. Samice, popřípadě samci, pak

upřednostňují partnery, kteří nemají vzhled ovlivněný UV filtry před partnery s redukovanou UV reflexí (Bennett et al. 1996, Hunt et al. 1997, Hunt et al. 1999, Maddocks et al. 2001, Pearn et al. 2001). Některé pokusy manipulující s UV reflexí pomocí UV bloků podporují hypotézu, že preferovanějšími jedinci jsou ti, kteří reflektují UV záření (Andersson a Amundsen 1997, Siitari et al. 2002). Autoři, jejichž práce tuto hypotézu nepodporují (Ballentine a Hill 2003, Liu 2007 et al., Liu et al. 2009) navrhuje několik možných vysvětlení. Zajímavé by jistě bylo, jaké výsledky by ukázaly pokusy na těchto dvou druzích využívající vertikální či horizontální filtry. Recentní práce na modřinkách (Kurvers et al. 2010) navíc předkládá komplexnější výsledek. Konkrétně, že preference samic pro samce s vyšší UV reflexí hlavy je kontextově závislá a to na karotenoidním zbarvení peří na hrudi.

2.1.4 Vliv UV ornamentace na reprodukční úspěch

Několik studií se pokouší odhalit, zda UV ornamentace může ovlivňovat reprodukční úspěch svých nositelů. Práce na slavíkovi modráčkovi (Johnsen et al. 1998) dokazuje, že samci s redukovanou UV reflexí hrdélka mají nižší hnízdní úspěšnost, než jedinci s normální UV reflexí tohoto ornamentu. Konkrétně jejich samičky snášejí v sezóně vejce později a samci mají nižší úspěšnost mimopárových kopulací. Navíc, přestože hlídají své partnerky (*mate guarding*) více než samci s normální UV reflexí, častěji přicházejí o paternitu ve svém vlastním hnízdě. Autoři předpokládají, že samci s redukovanou UV reflexí jsou méně atraktivní jak pro „své vlastní“ samice, tak pro samice mimopárové (což podporuje výsledky Anderssona a Amundsen 1997).

Z dosavadních poznatků vyplývá, že je vzácností, když jsou v evoluci upřednostňováni jedinci s menším počtem, nebo méně intenzivnějšími ornamenty (Andersson 1994 ex Delhey et al. 2007a). Právě tohoto fenoménu si ovšem všimli Delhey et al. (2007a). Na základě tříletého pozorování reprodukční úspěšnosti sýkor modřinek zjistili, že samci s nižší UV ornamentací plodí více mlád'at. Ukázalo se, že hlavní podíl na tomto jevu mají starší samci s nižší UV ornamentací a to díky jejich vysokému množství mimopárových mlád'at. Autoři jako vysvětlení tohoto jevu navrhli hypotézu, že nižší UV ornamentace může dospělým samcům umožnit snáze se vplížit do sousedního teritoria, protože vypadají jako mlád'ata. K ověření tohoto modelu autoři provedli pokus, kdy odchytili samce a rozdělili je do dvou skupin (UV+ a UV-) podle nátěru, který jim aplikovali na modré peří na hlavě. UV+ samci měli trochu posunutý vrchol do nižších vlnových délek (asi 353 nm), naopak UV- samci měli vrchol reflexe posunutý na hranici UV spektra (asi 401 nm, obr. 7). Po následném pozorování a vyhodnocení genetických testů se zjistilo, že samci UV- měli menší pravděpodobnost vyvedení mimopárových mlád'at. Výsledky pokusu tedy nepodpořily hypotézu, že by nižší UV reflexe hlavy zvýhodňovala samce při mimopárových kopulacích. Naopak bylo potvrzeno, že vyšší stupeň UV ornamentace je samicemi preferován.

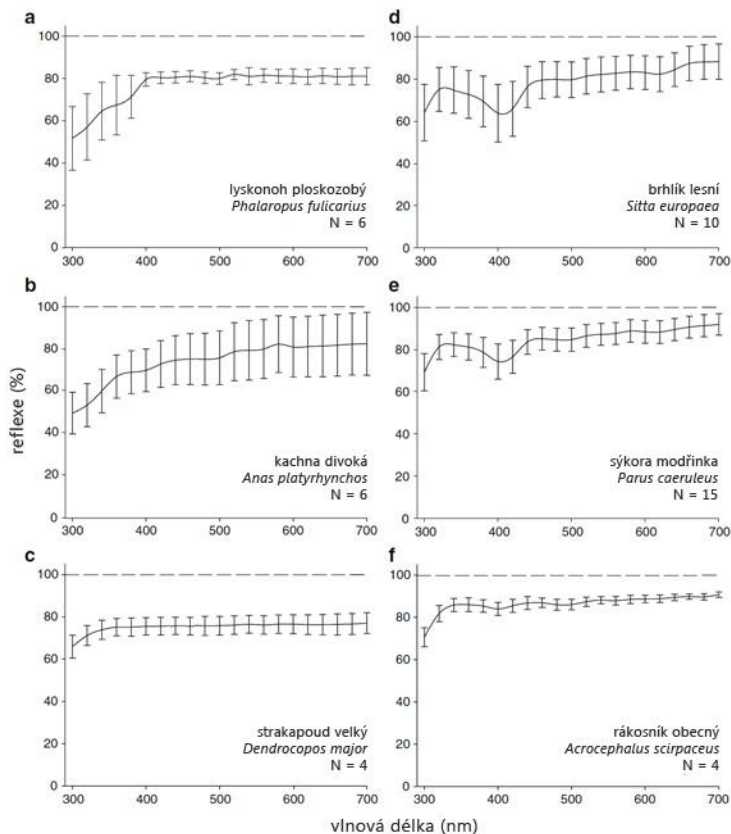


Obr. 7 Reflexní křivky samic sýkor modřinek s upraveným vrcholem UV reflexe pomocí nátěrů (UV+ a UV-) a samce s přirozenou reflexí. Upraveno dle (Delhey et al. 2007a).

2.1.5 Vliv údržby peří na UV reflexi

Vzhled ornamentů, který rozhoduje o úspěchu v pohlavním výběru, může zásadním způsobem ovlivňovat i péče o něj. Tuto hypotézu testovali Zampiga et al. (2004) na papoušcích vlnkovaných s ohledem na samičí výběr ovlivněný UV reflexí čistého a zašpiněného peří. Nejprve bylo peří sameček navlhčeno medem zředěným s vodou, aby následné zašpinění směsí hlíny a písku na peří dobře drželo. Pak byli samci rozděleni do dvou skupin. První skupina samců si mohla následující den zobákem peří čistit (a také to skutečně dělali), druhé skupině samců však byl nasazen krční límec, který jim čištění peří znemožňoval. Testy reflexe provedené den po zašpinění prokázaly, že znečištěné peří má sníženou reflexi především v oblasti od 300 do 500 nm, výrazně snížena byla UV sytost. Naopak u samců, kteří si mohli peří čistit, byla jeho reflexe srovnatelná jako před začátkem pokusu. V pokusech samičích preferencí samice jasně dávaly přednost samcům s očištěným peřím. Trochu odlišným způsobem byl tedy prokázán vliv UV reflexe na pohlavní výběr samic.

V souvislosti s údržbou peří je na místě zmínit se o vlivu sekretů uropygiální žlázy na UV reflexi. Delhey et al. (2008) na základě výzkumu u 51 druhů ptáků (z 12 řádů) zjistili, že lze rozlišit dva typy sekretů této žlázy, podle toho, jak ovlivňují reflexi elektromagnetického záření na bílém pozadí. První typ způsobuje výrazné snížení UV reflexe a je společný všem druhům z nepěvčích řádů ptáků. Druhý typ sekretů také redukuje UV reflexi, ale především vykazuje její výrazný propad reflexe v oblasti přibližně 400-410 nm (obr. 8). Tento typ sekretu byl nalezen pouze u pěvců. Dále byla měřena míra toho, jak tyto dva typy sekretů ovlivňují UV reflexi od bílého peří na křídle kachny divoké a od peří na hlavě sýkorek modřinek. K těmto pokusům byly používány sekrety od obou těchto druhů ptáků. Aplikace obou typů sekretů na bílé peří kachny divoké významně snížilo reflexi v celé oblasti spektra. Naopak po natření peří na hlavě sýkor došlo k mírnému zvýšení reflexe v celé části spektra. K redukci UV sytosti došlo v každém pokusu, ale významný výsledek vyšel pouze při aplikaci kachního sekretu na peří kachny divoké. Následná analýza založená na modelu ptačího barevného vidění ukázala, že všechny tyto barevné změny způsobené sekrety kostrčních žláz jsou na nebo dokonce pod prahem ptačího vnímání. Nezdá se tedy, že by aplikace těchto sekretů na peří ptáků hrála významnou roli v modifikaci jejich UV reflexe.



Obr. 8 Mezidruhová variabilita optických vlastností sekretů uropygiální žlázy. Aplikace sekretů druhů z nepěvčích řádů (a-c) a druhů z řádu pěvců (d-f) na standardní bílou plochu. Upraveno dle (Delhey et al. 2008).

2.2 Souvislost UV ornamentů s kvalitou jedince

Zbarvení ptáků je zajištěno buď pigmenty (hlavně karotenoidy a melaniny) nebo nanostrukturou peří, která často odráží UV záření (Hausmann et al. 2003). Aby tyto typy zbarvení pravdivě vypovídaly o kvalitě jedinců (*honest signal*), musí být pro ně jejich tvorba nebo jejich udržování nákladné (Zahavi 1975). U zbarvení melaninového i karotenoidového byl tento předpoklad prokázán (Hill a McGraw 2006). Nejméně prostudované je v tomto ohledu zbarvení strukturální.

2.2.1 Vztah mezi UV ornamenty a kvalitou výživy ptáků

Jedna z prvních prací zabývajících se tímto tématem byla provedena na dlaskovci modrém (Keyser a Hill 1999). Autoři sledovali variabilitu UV-modré reflexe peří na prsou a kostřeci. Zároveň jim měřili rychlost růstu peří na prsou a na ocase. Právě tato rychlost růstu je indikátorem kvality výživy jedince (Jenkins et al. 2001). Rychlost růstu peří skutečně korelovala s intenzitou UV-modré reflexe. Proto lze předpokládat, že UV ornamenty jsou u dlaskovce modrého kondičně závislé a mohou fungovat jako indikátory kvality jedince. Ovšem vliv tohoto zbarvení na pohlavní výběr samic u tohoto druhu nebyl potvrzen (viz podkapitola 2.1.3).

Podobným způsobem potvrdila vliv kvality potravy na UV reflexi Doucetová (2002) u samců jakarini modročerného. Nejprve měřením potvrdila variabilitu UV-modré reflexe na křídelních krytkách a na kostřeci. Dále těmto samcům měřila délku křídla, délku tarzu, délku ocasu a hmotnost těla (jako obecné ukazatele kvality jedince) a jako indikátor kvality výživy v předešlém období pelichání rychlost růstu peří (Jenkins et al. 2001). Tyto veličiny opět dobře korelovaly s intenzitou

UV-modré reflexe. Strukturální zbarvení tedy může být posuzováno jako čestný signál kvality jedince. Autorka zároveň navrhuje, že tento typ zbarvení možná hraje důležitou roli v pohlavním výběru samic.

Siefferman a Hill (2005) se zaměřili na strukturální zbarvení samic salašníka modrého. Pokoušeli se zjistit, zda toto zbarvení funguje jako signál samičích kvalit. Samice byly rozděleny do dvou skupin. Jedny dostávaly potravu ad libitum a druhé dostávaly potravu ochuzenou. Skutečně bylo zjištěno, že samice, které měly nadměrné množství potravy, vykazovaly větší strukturální ornamentaci (vyšší UV reflexe, UV sytost a posunutý vrchol UV reflexe do hodnot s nižší vlnovou délkou), než samice s ochuzenou potravou. Navíc bylo v další části pokusu zjištěno, že samice s lepší UV ornamentací snášejí první vejce dříve, lépe krmí svá mláďata a mají vyšší reprodukční úspěch v podobě kvalitnějších mláďat. Autoři díky těmto výsledkům dokonce navrhují, že u salašníka modrého může fungovat i opačný pohlavní výběr založený na tomto typu zbarvení, kdy si samec vybírá mezi samicemi.

Je zřejmé, že rychlost růstů kostí a peří či přírůstek hmotnosti za určitý čas odráží kvalitu a množství přijímané potravy (Jenkins et al. 2001). Dosavadní práce jednoznačně potvrzují, že UV reflexe ptáků pozitivně koreluje s těmito indikátory kvality výživy.

2.2.2 Vliv množství karotenoidů na UV reflexi

Je známo, že karotenoidy ovlivňují červenou, oranžovou nebo žlutou barvu nejrůznějších druhotných pohlavních znaků ptáků, které jsou pak využívány při volbě vhodného partnera. Jedinci si tato barviva nedokážou syntetizovat podle libosti, musí je získávat z potravy. Karotenoidy nejsou jen využívány ke tvorbě barevných ornamentů, ale jsou také důležitými antioxidanty a účinnými imunostimulanty (Hill a Mcgraw 2006). A protože je získávání těchto látek z potravy energeticky nákladné, jsou považovány za znaky čestné a vypovídají tedy pravdivě o kvalitě jedinců (Zahavi 1975). Jak ale ovlivňuje množství karotenoidů reflexi UV záření?

Nejen peří, ale i jiné části ptačího těla jako kůže, ozobí, hřebínky nebo zobák odráží UV záření. Mougeot et al. (2005) při zkoumání vlivu parazitů na reflexi pohlavních ornamentů zjistili, že hřebínky starších samců bělokura skotského jsou červenější (vyšší množství karotenoidů) a mají nižší UV reflexi než hřebínky samců mladších. V další práci pak Mougeot et al. (2007) zkoumali přímou souvislost mezi množstvím karotenoidů a UV reflexí u bělokura skotského a vztah těchto dvou aspektů ke kvalitě jedince. Zjistili, že karotenoidy hřebínku se nacházejí hlavně v povrchové epidermis. Při provádění měření na uhynulých jedincích zjistili, že po sloupnutí pokožky se výrazně zvýšila UV sytost hřebínku. Dokázali tedy, že karotenoidy UV záření účinně pohlcují. Jako kontrolu provedli stejné sloupnutí epidermis na kůži pod křídlem, kde se karotenoidy nenacházejí. Po sloupnutí této pokožky naopak došlo k mírnému zvýšení UV reflexe. Zároveň zjistili, že samci v lepší kondici mají větší a červenější hřebínky s nižší UV sytostí. Protože i kůže naspodu křídla dobře reflektovala UV záření a je zřejmé, že u samců bělokurů se nejedná o část těla, která by byla

prezentována samicím během epigamního chování, autoři navrhuji, že UV reflexe nevznikla jako signál sám o sobě. Nicméně je pravděpodobné, že UV reflexe může u tohoto druhu ovlivňovat vnímání karotenoidního zbarvení. Stejnou negativní korelaci mezi množstvím karotenoidů a intenzitou UV reflexe potvrdili Peters et al. (2004) na zobáku kachen divokých (viz podkapitola 2.2.4).

V další studii se Mougeot a Arroyo (2006) věnují ozobí dravců motáků lužních, jejichž červené zbarvení je opět způsobené karotenoidy. Ozobí vykazuje bimodální charakter reflexní křivky. Autoři zjišťovali, zda UV reflexe ozobí souvisí s velikostí těla a celkovou kondicí jedinců nebo jestli existuje nějaká korelace mezi UV reflexí a dobou kladení vajec. Opět bylo potvrzeno, že samci s červenějším ozobím jsou větší. Zároveň měli tito samci vyšší odstín UV (λ UV). Jinými slovy, vyšší množství karotenoidů posunulo vrchol UV reflexe k vyšším hodnotám vlnové délky v oblasti UV spektra. Vliv množství karotenoidů na UV sytost narozdíl od předešlé práce (Mougeot et al. 2005) nebyl potvrzen. Dále samci, kterým se podařilo dříve zahrnout, měli vyšší celkovou reflexi a UV sytost. Naopak samci, kterým se zahrnout nepovedlo, měli tyto charakteristiky nejnižší. Je tedy evidentní, že samci s červenějším ozobím mají větší úspěch u samic. A protože množství karotenoidů v ozobí silně ovlivňuje i jeho UV reflexi, může mít tato charakteristika silný vliv na vnímání samic u motáka lužního.

Všechny práce potvrzují, že reflexe karotenoidního zbarvení a UV záření spolu úzce souvisí. Několikrát byla potvrzena negativní korelace mezi intenzitou UV reflexe a množstvím karotenoidních barviv (Peters et al. 2004, Mougeot et al. 2005, 2007). Mougeot a Arroyo (2006) prozvěnu pozorovali vliv karotenoidů na odstín UV (λ UV).

2.2.3 Vztah mezi UV ornamenty a množstvím parazitů u ptáků

Kvalitu jedince může kromě druhotně pohlavních znaků či schopnosti obhájit zdroje indikovat i prevalence parazitů. Jedince s nižším množstvím parazitů lze pokládat za kvalitní, protože se jim dokázali účinně vyhýbat či bránit a navíc představují pro partnera a potomky nižší riziko nákazy.

Dobře prozkoumaným ptákem v tomto ohledu je lemčik hedvábný (Doucet a Montgomerie 2002, 2003). Tento druh je známý tím, že samci staví v trávě pro samice chodbičku, tzv. loubí. Na zem pokládají různé barevné, nejčastěji modré lesklé předměty, například bobule, květy, sklo nebo kusy plastu, kterými se snaží upoutat jejich pozornost. Tmavě modrá barva peří je zároveň dominantním prvkem zbarvení dospělých samců. Jejich zbarvení vykazuje unimodální charakter reflexní křivky s vrcholem reflexe v oblasti UV spektra. Naopak peří mladých samců a samic vytváří zelenavé zbarvení s bimodální reflexní křivkou s vrcholy v UV části spektra (320-400 nm) a zelené části (500-570 nm) spektra (Doucet a Montgomerie 2002). Autoři se rozhodli zjistit, zda u tohoto druhu existuje vztah mezi světelnými charakteristikami strukturálního zbarvení peří a množstvím ektoparazitů či krevních endoparazitů. Zjistili, že dospělí samci s vyšší celkovou reflexí mají méně krevních endoparazitů. Podobně mladí samci s vyšší UV sytostí měli méně krevních parazitů

(Doucet a Montgomerie 2002, 2003). Výsledky tedy podporují hypotézu, že strukturální zbarvení může signalizovat kvalitu jedinců, konkrétně intenzitu infekce krevními parazity. Navíc autoři navrhuje, že samice lemčíka hedvábného si mohou vybírat kvalitnějšího samce na základě hodnocení jak jejich charakteristické stavby – loubí, tak UV reflexe samčího peří (Doucet a Montgomerie 2003).

Opačné výsledky ovšem ukázal výzkum na bělokuru skotském (Mougeot et al. 2005). Samci i samice mají na hlavě červené hřebínky, které reflektují UV záření. Celkový průběh reflexní křivky je bimodální s vrcholy v oblasti UV spektra (320-400 nm) a červeného světla (600-700 nm). Vědci opět testovali souvislost mezi barevnými charakteristikami (nyní na hřebínku) a množstvím endoparazitů. Jako parazita, který u tohoto druhu evidentně způsobuje snížení kondice, redukuje samičí plodnost a výrazně zvyšuje mortalitu jedinců (Hudson et al. 1992), byl zvolen endoparazit slepého střeva, hlíst *Trichostrongylus tenuis*. Bylo zjištěno, že jedinci s červenějšími hřebínky (tedy s vyšší reflexí v oblasti červeného spektra) mají nižší hodnoty UV reflexe (více viz podkapitola 2.2.2). Zároveň měli tito jedinci signifikantně méně střevních parazitů. Bylo tedy dokázáno, že intenzita UV reflexe negativně koreluje s množstvím parazitů. UV reflexe tedy opět může hrát významnou roli v pohlavním výběru bělokura skotského. V tomto případě by ovšem bylo logické, kdyby samice preferovaly samce s nižší UV reflexí hřebínku (což odpovídá jeho červenějšímu zbarvení).

Výsledky těchto prací vypovídají o tom, že UV reflexe může skutečně svědčit o zdravotním stavu jedinců. To, v čem se tyto práce neshodují, je opačná zpětná vazba mezi UV reflexí a množstvím endoparazitů. Práce na lemčíkovi hedvábném tvrdí, že mladí jedinci, kteří mají vyšší UV sytost, hostí méně endoparazitů (Doucet a Montgomerie 2002, 2003). Naopak ve střevech bělokura skotského s vyšší UV reflexí žije endoparazitů více (Mougeot et al. 2005). Možné vysvětlení tkví ve skutečnosti, že v případě lemčíka hedvábného se jedná o zbarvení peří bez obsahu karotenoidních pigmentů. V tomto případě může kvalitnější jedinec s méně parazity více investovat do strukturního zbarvení peří. Opačně je tomu u bělokura skotského, jehož hřebínky vykazují bimodální charakter reflexe. Kvalitnější samci s méně parazity ukládají více karotenoidních barviv do hřebínku a tím nepřímo snižují UV reflexi (viz podkapitola 2.2.2).

2.2.4 Vztah mezi UV ornamenty a imunitou jedinců

Dalších vlastnost, kterou může UV reflexe signalizovat, je imunitní stav jedince. Tato souvislost je ale zatím velice málo prozkoumaná a existuje jen málo prací zabývajících se touto problematikou. Nepřímo se tímto problémem zabývali i Peters et al. (2004). Zkoumali vztah mezi investicemi do imunitního systému a pohlavních znaků u samců kachny divoké. Zjistili, že po aplikování injekce speciální látkou, která vyvolává imunitní odpověď v podobě zvýšené tvorby protilátek, klesá množství karotenoidů a testosteronu v krvi. Zároveň došlo ke zvýšení UV sytosti zobáku. A protože

samice preferují samce s vyšším množstvím testosteronu (Davis 2002), můžou samice tyto samce rozpoznávat podle UV reflexe jejich zobáku.

Častým modelovým organismem studií zabývajících se pohlavním výběrem je slavík modráček. Přispěla k tomu i práce Pärna et al. (2005). Autoři se tentokrát zabývají UV ornamentací a imunitním systémem samic. Zbarvení samičího hrdélka je variabilnější, než je tomu u samců. Pärn et al. (2005) nejprve samicím změřili reflexi hrdélka a poté přistoupili ke stanovení kvality imunitního systému. Pomocí malého množství roztoku PHA (fytohemaglutininu), který injikovali pod kůži na spodu křídla, mohli měřit imunitní odpověď. Po injekci PHA totiž tělo začne reagovat na tuto látku tvorbou otoku. Velikost otoku je pak závislá na imunitním systému jedince. Výsledky ukázaly, že imunitní odpověď nekoreluje s UV reflexí hrdélka. Proto nedošlo k podpoře hypotézy, že by samičí UV ornamentace signalizovala kvalitu samic.

Recentní práce zabývající se souvislostí mezi UV ornamentací a kvalitou imunitního systému byla provedena na samcích papouška vlnkovaného. Griggio et al. (2010) opět testovali vztah mezi imunitním systémem a UV reflexí peří. Imunitní systém tentokrát hodnotili na základě sedimentace červených krvinek. Zjistili, že samci s vyšší UV sytostí peří mají imunitní systém lepší. UV reflexe peří tedy signalizuje skutečnou kvalitu samců papouška vlnkovaného.

Práce na samcích druhů kachny divoké (Peters et al. 2004) a papouška vlnkovaného (Griggio et al. 2010) svědčí o tom, že UV reflexe skutečně může signalizovat kvalitu imunitního systému. Proč ale stejný výsledek nebyl pozorován i v případě slavíka modráčka (Pärn et al. 2005)? Je možné, že hrdélko samic slavíků modráčků nemá tak důležitou signalizační funkci narozdíl od hrdélka samců (Andersson a Amundsen 1997).

3 Role UV znaků v interakci mládě – rodič

3.1 Souvislost UV ornamentace rodičů a poměru pohlaví u potomků

Hypotéza sexuální alokace (*sex-allocation hypothesis*) říká, že pokud jedno z pohlaví potomků výrazně zvyšuje fitness rodičů, pak podle toho dokážou měnit poměr pohlaví mlád'at své snůšky (Trivers a Willard 1973). Samci obvykle vykazují větší variabilitu v reprodukčním úspěchu než samice, ti nejúspěšnější jsou nositelé určitých znaků upřednostňovaných samicemi (Andersson 1994 ex Delhey et al. 2007a). Synové zároveň získávají zděděním atraktivity otce větší výhody než by získaly samice. Proto se dá teoreticky předpokládat, že samice spárované s atraktivnějšími samci budou poměr svých mlád'at posouvat směrem k vyšší produkci synů (West a Sheldon 2002). Klasickým modelovým druhem pro studium této hypotézy je sýkora modřinka, u níž je v současnosti sledován i vliv znaků viditelných v UV spektru na poměr pohlaví potomků (Sheldon et al. 1999, Griffith et al. 2003, Korsten et al. 2006, Delhey et al. 2007b).

Sheldon et al. (1999) chtěli experimentálně ověřit, zda UV reflexe peří samců sýkor modřinek souvisí s poměrem pohlaví jejich mlád'at. Vytvořili si dvě skupiny samců, jednu s redukovanou UV reflexí peří na hlavě, druhou kontrolní, s nepozměněnou UV reflexí. U kontrolní skupiny bylo zjištěno, že UV sytost peří na hlavě samců pozitivně koreluje s poměrem synů ve snůšce. Naopak u skupiny s redukovanou UV reflexí nebyl tento jev pozorován. Autoři tedy potvrdili, že UV reflexe samců může ovlivňovat poměr pohlaví mlád'at ve snůšce.

Práce Griffitha et al. (2003) došla k totožným závěrům. Autoři opět měřili barevné charakteristiky peří na hlavě samců a posléze zkoumali jejich souvislost s poměrem pohlaví jejich potomků. Zjistili, že UV sytost peří na hlavě samců a poměr jejich samčích mlád'at spolu dobře pozitivně korelují. Navíc autoři zjistili, že samci s vyšší UV reflexí mají vyšší pravděpodobnost přežití do následující hnízdní sezóny, což zřejmě indikuje jejich kvalitu. Výsledky tedy opět podporují hypotézu, že poměr pohlaví je ovlivněn kvalitou samců, která může být signalizována UV reflexí peří na jejich hlavě (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1999).

Delhey et al. (2007b) ovšem tuto skutečnost pozorovali pouze u jednoletých samců. Čím byla UV sytost jejich opeření vyšší, tím vyšší měli poměr samčích mlád'at ve svých hnízdech. Naopak, u samců dvouletých a starších jejich UV sytost negativně korelovala se zastoupením jejich samčích mlád'at. Nicméně tyto výsledky plně odpovídají zjištění, že dospělí samci s nižší UV ornamentací se zdají být sexuálně úspěšnější (viz podkapitola 2.1.3 nebo Delhey et al. 2007a). Potom již není nikterak podivuhodné, že samice spárované s těmito samci produkují vyšší poměr synů. Autoři v této práci se ještě pokusili souvislost UV reflexe a poměru pohlaví otestovat experimentálně. Opět pomocí nátěrů vytvořili dvě odlišné skupiny samců (UV+ a UV-). Stejně jako v předcházející práci (Delhey et al. 2007a) použili nátěry, které posouvají vrchol reflexe (viz podkapitola 2.1.4, obr. 7). Podle jejich dosavadních dat očekávali, že vyšší poměr synů ve snůšce budou mít mladí samci ošetření jako UV+ a starší samci ošetření jako UV-. Nicméně žádný rozdíl v poměru pohlaví u těchto dvou skupin (UV+ a UV-) nepozorovali. Ačkoli Delhey et al. (2007b) považují tento výsledek za zvláštní a nemají pro něj žádné rozumné vysvětlení, Sheldon et al. (1999) navrhuje, že samice mohou kvalitu partnera s redukovanou UV reflexí hodnotit na základě jejich dalších vlastností jako je reflexe jiných částí těla či samčí zpěv.

Stejně jako Delhey et al. (2007b) ani Korsten et al. (2006) nezaznamenali při svém testování sýkor modřinek, že by samci s redukovanou UV reflexí peří na hlavě měli méně samčích mlád'at, než samci kontrolní. Nicméně u těchto kontrolních samců, kterým byla hlava natírána olejem neovlivňujícím UV reflexi, naměřili vědci pozitivní korelaci mezi UV sytostí peří na hlavě a poměrem jejich samčích mlád'at. Došli tedy k podobnému závěru jako Sheldon et al. (1999) či Griffith et al. (2003).

Z dosavadního výzkumu vyplývá, že přirozená UV reflexe peří na hlavě samců sýkor modřinek je dobrým prediktorem poměru pohlaví mlád'at v jejich snůškách (Sheldon et al. 1999, Griffith et al. 2003). Ovšem při experimentálních pokusech, kdy vědci (Delhey et al. 2007b, Korsten

et al. 2006) redukovali UV reflexi, nebyl tento jev pozorován. Aby bylo možné vytvořit si ucelenější obraz o vlivu UV reflexe rodičů na poměr pohlaví jejich potomků, bylo by vhodné testovat tento vztah na větším množství druhů.

3.2 Vliv UV reflexe samců na rodičovské investice do mlád'at

Podobně jako může mít UV reflexe samců sýkor modřinek vliv na poměr pohlaví mlád'at ve snůšce, může tento signál kvality samců (např. Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1999) ovlivňovat i rodičovské investice do mlád'at. Podle Triversovy definice (Trivers 1972) jsou investice do péče o mlád'ata nákladné a proto méně investující jedinci mohou svou energii vkládat do přežívání a následujících reprodukčních příležitostí. Burleyová (1986) navíc navrhl, že samičky spárované s atraktivními samci by měli investovat do péče o mlád'ata více úsilí než samičky spárované s neatraktivními samci. Naopak atraktivní samci by měli mít své rodičovské investice nižší než neatraktivní samci. Atraktivní jedinci by pak mohli déle žít a produkovat více mlád'at než jedinci neatraktivní. Vlivem UV reflexe samců na rodičovské investice do mlád'at se zabývají dvě práce na sýkoře modřince.

Limbourg et al. (2004) zjistili, že partnerky samců s redukovanou UV reflexí modrých pírek temene hlavy (neatraktivní samci) krmí svá mlád'ata méně, než družky samců kontrolních (atraktivní samci). U samců podobný vliv UV reflexe na frekvenci krmení mlád'at autor nepozoroval. Autoři shrnují, že samičky sýkor modřinek vnímají UV reflexi samců jako indikátor očekávané kvality mlád'at a podle toho do nich investují svou energii.

Ačkoli Limbourgh et al. (2004) nepozorovali vliv UV reflexe samců na jejich rodičovské chování, podle hypotézy Burleyové (Burley 1986) se dá očekávat, že kvalitnější samci budou méně investovat do současné snůšky (krmení mlád'at, obrana hnízda) a svou energii budou šetřit pro následující reprodukční příležitosti. Tuto hypotézu testovali Johnsen et al. (2005) opět na sýkorkách modřinkách, kdy vytvořili dva odlišné fenotypy samců. Barvili peří na hlavě samců látkami, které posouvají vrchol reflexe UV složky k nižším (UV+), respektive k vyšším vlnovým délkám (UV-). Důležitým předpokladem bylo, že tito samci byli se samičkami spárováni, ještě před ošetřením barvami. Autoři opět předpokládali, že UV+ samci budou samicemi považováni za atraktivnější (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1999). Výsledky potvrdili, že UV+ samci svá mlád'ata krmili méně často a méně své hnízdo bránili vůči predátorům, než tomu bylo u samců UV-. Zároveň se ukázalo, že mladé (jednoleté) samice spárované se samci UV+ kompenzovaly samčí nezáměrem o snůšku zvýšením své aktivní péče (více krmily i více bránily hnízdo). U starších samic tento jev pozorován nebyl. Autoři přišli s vysvětlením, že starší a zkušenější samice se nedaly ošálit atraktivním zbarvením samce, se kterým navíc možná tvořili pár již v minulosti.

Obě dosavadní práce (Limbourg et al. 2004, Johnsen et al. 2005) potvrzují, že UV reflexe, jakožto signál kvality samců sýkor modřinek (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1999), může výrazně ovlivňovat investice rodičů do mlád'at, jak navrhuje hypotéza Burleyové (Burley 1986).

3.3 UV reflexe jako signál kvality mlád'at

Z předchozích kapitol je zřejmé, že UV reflexe povrchu těla dospělých jedinců hraje důležitou roli v pohlavním výběru, rodičovských interakcích ovlivňujících poměr pohlaví mlád'at či rodičovské investice do mlád'at. Nejen povrch těla dospělců, ale i nejrůznější struktury mlád'at mohou reflektovat UV záření. Jedná se především o juvenilní peří, kůži na těle, kůži okolo zobáku a vnitřek zobáku. Zbarvení těchto struktur pravděpodobně vzniklo prostřednictvím tlaku rodičů. Ti totiž mohou nerovnoměrně rozdělovat přinášenou potravu mezi mlád'ata na základě jejich barevných vlastností. Jednou z hypotéz, která vysvětluje nápadné zbarvení mlád'at včetně UV reflexe, je hypotéza signalizační. Zbarvení mlád'at (stejně jako zbarvení dospělých jedinců) může být signálem jejich kvality. Kvalita mlád'at se odráží v jejich fyzických vlastnostech nebo v kvalitě jejich imunitního systému. Signalizace kvality mlád'at prostřednictvím UV reflexe pak může ovlivňovat rozhodování rodičů, která mlád'ata při krmení upřednostnit.

3.3.1 UV reflexe jako signál fyzické kondice mlád'at

U mlád'at sýkor modřinek byl prokázán pohlavní dimorfismus v UV reflexi peří na hrudi a na ocase (Johnsen et al. 2003, Jacot a Kempenaers 2007). Samečci mají na ocasních perech vyšší UV sytost barvy a vrchol UV reflexe posunut k nižším vlnovým délkám oproti samičkám. Samci mají zároveň vyšší sytost žlutého peří na hrudi. Právě reflexe peří v těchto oblastech těla souvisí s fyzickou kondicí mlád'at. Konkrétně karotenoidní žlutá sytost peří na hrudi a UV-modrá sytost peří na ocase pozitivně koreluje s hmotností mlád'at ve 14. dni po vylíhnutí (Johnsen et al. 2003). Důkaz, že zbarvení peří u mlád'at sýkorky modřinky odhaluje jejich fyzickou kondici, potvrdila i pozdější práce (Jacot a Kempenaers 2007). Autoři provedli pokus s manipulací velikosti snůšky. Předpokládali, že mlád'ata z redukovaných snůšek (sebrali 2 mlád'ata) budou v lepší tělesné kondici než mlád'ata z experimentálně zvětšených snůšek (přidali 2 mlád'ata), která budou vlivem jejich nadměrného počtu potravně strádat. Skutečně zjistili, že pokud rodiče vychovávali menší počet mlád'at, byla mlád'ata těžší a měla delší tarsus, což je známkou lepší tělesné kondice. Zároveň se s kvalitou mlád'at měnilo i zbarvení jejich peří na hrudi a na ocase. Mlád'ata v lepší tělesné kondici měla vyšší karotenoidní sytost i UV sytost peří na hrudi, než mlád'ata v horší tělesné kondici. Co se týče UV reflexe ocasních per, bylo prokázáno, že je také kondičně závislá, ale pouze u samčího pohlaví. Autoři absenci tohoto jevu u samic vysvětlují tím, že peří na ocase má jinou signalizační funkci než peří na hrudi. Peří na ocase přetrvává do následující sezóny, kdy může hrát důležitou roli v samičím (a nikoli samčím) pohlavním výběru (*female mate choice*). Samice pak na základě UV

reflexe peří na ocase samců mohou vybírat svého partnera. Naopak peří na hrudi brzy po juvenilní fázi vypelichá a svou funkci tedy plní pouze v období mláděte.

Práce Bizeho et al. (2006) také podporuje hypotézu, že UV reflexe může čestně vypovídat o tělesné kondici mlád'at. Autoři tentokrát poskytli doklad o tom, že UV reflexe kůže mlád'at rorýsů velkých (*Apus melba*) a špačků obecných pozitivně koreluje s jejich věkem, hmotností a velikostí, což může být důležitým signálem pro rodiče (viz podkapitola 3.4).

Nejen UV reflexe peří či kůže, ale i dutiny ústní může vypovídat o kvalitách mlád'at. De Ayala et al. (2007) měřili UV reflexi vnitřku zobáku a kůže okolo zobáku mlád'at vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a zjišťovali, jak vypovídá o jejich fyzické kondici. Mlád'ata s vyšší UV reflexí vnitřku zobáku a celkovou reflexí (nikoli jen UV reflexí) kůže okolo zobáku měla delší tarsus a větší hmotnost v 6. dni po vylíhnutí a delší křídla ve 12. dni po vylíhnutí.

3.3.2 Souvislost UV reflexe opeření mlád'at s kvalitou jejich imunitního systému

Imunitní odpověď mlád'at je závislá na jejich kondici (De Neve et al. 2004) a je důležitým prediktorem přežívání mlád'at (Moreno et al. 2005). U špačka obecného bylo zjištěno, že mlád'ata s lepší imunokompetencí mají vyšší celkovou reflexi kůže (Jourdie et al. 2004). U tohoto druhu tedy zřejmě existuje vztah mezi zbarvením mlád'at a kvalitou jejich imunitního systému.

Soler et al. (2007) navrhli, že právě vztah mezi zbarvením mlád'at a kvalitou imunokompetence by měl být ovlivňován množstvím a kvalitou potravy přinášené rodiči. K testování si vybrali špačka černého (*Sturnus unicolor*). Náhodně vždy zvolili některá mlád'ata ve snůšce, která každý druhý den (celkem pětkrát) dokrmovali speciální dávkou potravy (2 ml energeticky bohaté pasty s vitamíny, minerály a aminokyselinami), naopak kontrolním mlád'atům v té samé snůšce podávali jen 2 ml minerální vody. Přibližně čtyři dny před opeřením byla mlád'atům píchnuta podkožní injekce PHA (fytohemaglutinin) vyvolávající díky imunitní odpovědi otok. Měření velikosti otoku byla zjištěna síla imunitní odpovědi. Výsledky ukázaly, že dokrmování výrazně ovlivnilo imunitu mlád'at, kdy ta dokrmovaná vykazovala větší imunitní reakci na PHA, než mlád'ata kontrolní. Dále byla potvrzena pozitivní korelace mezi imunitním systémem a celkovou reflexí kůže v souladu s předchozí prací (Jourdie et al. 2004). Reflexe dutiny ústní ani okraje zobáku nijak nesouvisela s kvalitou imunitního systému. Takto vše vycházelo, pokud se pracovalo na vnitrosnůškové úrovni, to znamená, že se mezi sebou porovnávala pouze mlád'ata ze stejného hnízda. Když byla porovnáována mlád'ata z různých hnízd, vliv dokrmování na imunitní systém a zbarvení mlád'at nebyl signifikantní. Z toho vyplývá, že vztah mezi imunitou a zbarvením mlád'at nemůže být vysvětlen pouze preferenčním krmením rodičů, ale také genetickou kvalitou mlád'at, která predikuje schopnost produkovat silnou imunitní odpověď.

K podobnému výsledku došli i De Ayala et al. (2007) ve své práci na vlaštovce obecné. Autoři opět nezjistili žádný vztah mezi reflexí vnitřku a okraje zobáku a imunitním systémem

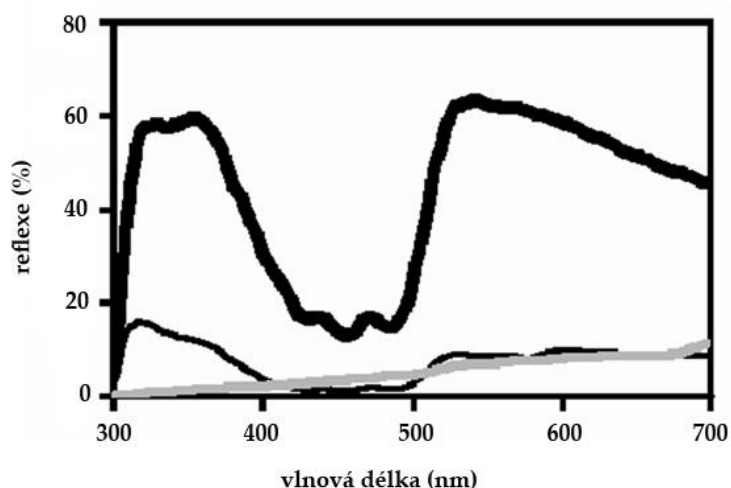
mláďat. To je v souladu s prací Solera et al. (2007), kteří také nezjistili žádnou souvislost UV reflexe těchto struktur s imunitním systémem.

Z těchto prací vyplývá, že UV reflexe mláďat poměrně přesně vypovídá o jejich fyzických kvalitách (Johnsen et al. 2003, Bize et al. 2006, Jacot a Kempenaers 2007, De Ayala et al. 2007). Vztah reflexe a imunitního systému mláďat je komplikovanější. Zdá se, že celková reflexe kůže na těle mláďat může svědčit o kvalitě jejich imunitního systému (Jourdie et al. 2004, Soler et al. 2007). Naopak reflexe vnitřku zobáku a jeho okrajů neodrážejí stav imunitního systému mláďat (De Ayala et al. 2007, Soler et al. 2007). Je potřeba získat více výsledků zabývajících se touto problematikou k odhalení vztahu mezi UV reflexí mláďat a jejich imunitním systémem.

3.4 UV reflexe mláďat a preference rodičů

Při žadonění mláďat je velice nápadným jevem zbarvení jejich dutiny ústní. I peří mláďat někdy vytváří zajímavé reflektující ornamenty (Galván et al. 2008). Již bylo řečeno, že UV reflexe mláďat může dobře vypovídat o jejich kvalitě a tím potenciálně ovlivňovat rozhodnutí rodičů, které mládě preferenčně krmit. Proto vznikla řada experimentálních pokusů manipulujících s UV reflexí mláďat (Jourdie et al. 2004, Bize et al. 2006, De Ayala et al. 2007, Tanner a Richner 2008, Galván et al. 2008, Wiebe a Slagsvold 2009), které měly odhalit, zda tento typ reflexe skutečně ovlivňuje přednostní krmení rodičů. Zároveň se vědci zabývají otázkou, zda míra UV reflexe mláďat ovlivňuje jejich viditelnost pro rodiče (*detektabilita mláďat*). Lepší viditelnost mláďat v hnízdě by pak jednoduše mohla znamenat vyšší míru krmení rodiči.

Vlivem UV reflexe na viditelnost mláďat v hnízdě se zabývali Huntová et al. (2003). Poprvé změřili celospektrální reflexi (UV složka a viditelná složka spektra) dutiny ústní a okraje zobáku u žadonicích mláďat osmi druhů evropských pěvců a reflexi vnitřku jejich hnízda. Ústa i okraj zobáku vykazovaly u všech druhů bimodální charakter reflexní křivky s vrcholy v UV a červené oblasti části spektra. Hnízda naopak měla nízkou reflexi v celé šíři spektra, nejnižší však v UV oblasti spektra (obr. 9). Je tady zřejmé, že pro rodiče mláďat vytváří UV složka, za dobrých světelných podmínek, nejvyšší kontrast mezi ústy mláďat a kotlinkou hnízda, což podporuje hypotézu detektability (Heeb et al. 2003).



Obr. 9 Reflexní křivky vnitřku zobáku (tenká černá čára), kůže okolo zobáku (tučná černá čára) a vnitřku hnízda (tenká šedá čára) na příkladu sýkory modřínky. Upraveno dle (Hunt et al. 2003).

Podobná práce testující hypotézu detektability (Wiebe a Slagsvold 2009) také ukázala, že u třech druhů hnízdících v dutinách stromů je pro lepší viditelnost v hníždě rozhodující barva okraje zobáku. Mlád'ata, kterým byl okraj zobáku natřen bílou, žlutou či UV-blokující barvou, nekrmili rodiče méně než mlád'ata kontrolní (ničím nenatíraná). Když ovšem byl okraj zobáku mlád'at natřen černou barvou, byl u těchto mlád'at naměřen nižší příbytek hmotnosti, než u mlád'at kontrolních. Narozdíl od předchozí práce (Hunt et al. 2003), která poukazuje na možný vliv UV reflexe dutiny ústní a okraje zobáku za dobrých světelných podmínek na viditelnost mlád'at v hníždě, z této práce na dutinově hnízdících druhích (tedy v prostředí temném) vyplývá, že UV reflexe nehraje žádnou speciální roli ve viditelnosti mlád'at pro jejich rodiče.

První práce, která potvrdila vliv UV reflexe mlád'at na rodičovské preference při krmení, byla provedena na špačcích obecných (Jourdie et al. 2004). Některým mlád'atům ve snůšce byla natírána kůže na těle a kůže okolo zobáku olejem s UV blokem (UV-), který zcela odstraňoval celou UV reflexi. Zbylým kontrolním mlád'atům ve snůšce byly stejné části těla natírány olejem bez UV bloku (UV+), který reflexi nijak neovlivňoval. Po dvou hodinách bylo zjištěno, že mlád'ata UV- mají signifikantně nižší příbytek hmotnosti (což odpovídá intenzitě krmení) než mlád'ata UV+. Když byla natírána pouze kůže okolo zobáku, nebyl mezi těmito dvěma typy ošetření výrazný rozdíl (viz výše Wiebe a Slagsvold 2009). To neodpovídá výsledkům práce na vlaštovkách obecných (De Ayala 2007), kdy rodiče výrazně upřednostňovali mlád'ata s normální UV reflexí kůže okolo zobáku před mlád'aty, která měla tuto reflexi redukovánou.

Investice rodičů závislá na UV reflexi kůže ale může zcela měnit svůj charakter v proměnlivém prostředí. Byla vytvořena teorie, která říká, že rodiče investují do méně kvalitních mlád'at jen tehdy, když je v prostředí dostatek zdrojů. Pokud by do těchto mlád'at s nižší pravděpodobností přežití vkládali rodiče svou energii i v případě, kdy je v prostředí nedostatek zdrojů, mohlo by se stát, že nepřežije žádné mládě ze snůšky (Royle et al 2002). Proto se zdá, že když je v prostředí málo zdrojů, tak rodiče investují do mlád'at kvalitnějších (Royle et al. 2002). Tuto hypotézu testovali Bize et al. (2006) na rorýsech velkých a špačcích obecných. Kůže mlád'at rorýsů stejně jako kůže špačků (Jourdie et al. 2004) reflektuje UV záření. Zároveň bylo u obou druhů dokázáno, že UV reflexe kůže mlád'at pozitivně koreluje s jejich fyzickou kondicí (podkapitola 3.3.1). Dále byla náhodným mlád'atům ve snůškách obou druhů natírána kůže na těle UV blokem (UV-) a zbylým sourozencům olejem bez UV bloku (UV+). Po určité době byl měřen přírůstek hmotnosti mlád'at. Výsledky potvrdily hypotézu, že investice rodičů do potomků s vyšší UV reflexí se mění s průběhem hnízdních událostí. Konkrétně, že dříve hnízdící páry krmí přednostně mlád'ata s nižší UV reflexí (nižší fyzické kondice). Oproti tomu později hnízdící páry, což jsou většinou mladí nezkušení jedinci, kteří mají větší problém shánět potravu pro celou snůšku (Arnold et al. 2004), krmí prioritně mlád'ata s vyšší UV reflexí (vyšší fyzické kondice). Z toho vyplývá, že rodiče používají UV signály indikující kvalitu mlád'at k nastavení optimální krmicí strategie, která je závislá na ekologických podmínkách prostředí.

Poslední dvě práce na sýkoře koňadře (*Parus major*) se zabývají problematikou vlivu UV reflexe peří mlád'at na rodičovské investice. Tanner a Richner (2008) zjistili, že samice více krmí (více návštěv za dvě hodiny) mlád'ata reflektující UV záření od peří na hrudi a na tvářích, než mlád'ata ošetřená na těchto místech UV blokem. U samců podobná preference pozorována nebyla. Galván et al. (2008) naopak nezaznamenali výrazný rozdíl v alokaci potravy rodiči (kterou hodnotili podle přírůstku tarsu za tři dny) mezi mlád'ata reflektující UV záření od peří na hrudi a mlád'ata natřená UV blokem. Naopak zjistili, že signifikantně menší třídní přírůstky tarsu vykazují mlád'ata natřená UV blokem na žluté skvrně na týlu, než mlád'ata reflektující ultrafialové záření touto skvrnou.

Hunt et al. (2003) sice prokázali, že UV reflexe dutiny ústní mlád'at výrazně kontrastuje s UV reflexí hnízd, ale výsledky recentní studie nenasvědčují hypotéze, že by UV reflexe zvyšovala viditelnost mlád'at pro rodiče (Wiebe a Slagsvold 2009). Interpretace výsledků pokusů zabývajících se vlivem UV reflexe mlád'at na preference rodičů při jejich krmení je poněkud složitá. Většina prací skutečně potvrdila, že redukce UV reflexe některé části těla mlád'at skutečně vede ke snížené míře krmení rodiči. Navíc práce na špačcích a rorýsech odhalila, že rodiče při krmení upřednostňují mlád'ata v souvislosti s aktuálními ekologickými podmínkami prostředí (Bize et al. 2006).

4 Role UV spektra v hnízdním parazitismu

Ze všech druhů ptáků asi 1% využívá jako svou reprodukční strategii mezidruhový hnízdní parazitismus (Payne 1977). Tato reprodukční strategie spočívá v tom, že samice hnízdního parazita snese své vejce do hnízda jiného druhu. Hostitel pak parazitické vejce inkubuje a po vylíhnutí jeho mládě krmí. Pokud je hnízdní parazit úspěšný, výrazně snižuje biologickou zdatnost hostitele. Proto je hnízdní parazitismus již dlouhou dobu modelovým systémem pro studium koevoluce (Rothstein 1990), reciproké selekce a závodů ve zbrojení (Dawkins a Krebs 1979, Davies a Brooke 1989). Hnízdní parazité vyvinuli nejrůznější adaptace, které jim umožňují vyzrát na svého hostitele a úspěšně se s jeho pomocí rozmnožit. Patří mezi ně například správné načasování parazitismu, rychlé kladení vajec, krátká doba inkubace nebo mimetické zbarvení vajec. Na druhou stranu i hostitelské druhy se dokážou hnízdnímu parazitismu poměrně účinně bránit (Takasu 1998). Nejúčinnější strategií jak se vyhnout zbytečným investicím do cizích mlád'at je schopnost rozpoznat vlastní vejce od vajec parazitických. Současné studie dokazují, že významnou roli při tomto rozpoznávání může hrát vedle zbarvení vajec ve spektru viditelném člověkem i reflexe ultrafialového záření jejich povrchu.

4.1 Moderní metody kvantifikace podobnosti vajec

První práce, které se snažily hodnotit mimetické vlastnosti parazitických vajec či vnitrosněškovou variabilitu nepoužívaly spektrofotometry k objektivnímu měření barev. Hodnocení bylo založeno pouze na lidském vnímání barevného spektra, které je ovšem velice odlišné od vizuálního systému ptáků (Bennett et al. 1994, Bowmaker et al. 1997). Teprve v posledních zhruba deseti letech bylo hodnocení vzhledu vajec rozšířeno o patrnosti rozlišitelné pouze v UV spektru (Cherry a Bennett 2001, Avilés a Møller 2003, Starling et al. 2006, Honza et al. 2007, Underwood a Sealy 2008). Mnoho současných prací skutečně potvrdilo, že ptáci mohou vejce rozlišovat na základě vzorů, které jsou odhalitelné pouze v této složce záření. Cherry et al. (2007) proto navrhli, že při hodnocení podobnosti vajec parazita a hostitele je nutné použít kombinaci spektrofotometrie, která objektivně hodnotí reflexi vajec v celém spektru a hodnocení mimeze ve spektru viditelném člověkem, což je důležité naopak pro odhalení podobnosti skvrnitosti vajec.

Současné technické možnosti ovšem umožňují objektivnější metody, které nahrazují hodnocení mimeze (skvrnitosti) pouze lidským okem. Jsou založené na digitální analýze obrazu, díky které je možné kvantifikovat mimetické vlastnosti vajec jako velikost skvrn, jejich kontrast, pokrytí či disperzi na vaječné skořápce (Stoddard a Stevens 2010). Současně se pro ještě přesnější hodnocení barev vytvářejí speciální modely ptačího vidění založené na zohlednění maximální úrovně citlivosti jejich čtyř typů čípků (Cassey et al. 2008, Antonov et al. 2010, Spottiswoode a Stevens 2010). Bez povšimnutí autoři nenechávají ani prostorové vlastnosti vajec jako jejich velikost, objem či tvar a snaží se je co nejpřesněji kvantifikovat jejich (Antonov et al. 2010). Tyto metody se ovšem zpravidla nevěnují pozornost konkrétně UV složce spektra a zatím její významný vliv na diskriminaci vajec nepotvrdily.

4.2 UV reflexe jako zdroj skryté mimeze

Navzdory rozdílům mezi schopnostmi vnímání ptačího a lidského zraku (Bennett et al. 1994, Bowmaker et al. 1997) byly původní práce zabývající se mimezí kukaččích vajec prováděny výhradně z pohledu lidského barevného vidění. Teprve důkazy o schopnostech ptáků vnímat ultrafialové záření vedly k poodhalení dlouho diskutovaných otázek, jako například proč některé druhy ptáků akceptují ve viditelném spektru zjevně nemimetická vejce obligátních hnízdních parazitů. Jedna z recentních hypotéz vysvětlující tento paradox říká, že vejce, která se jeví nemimetická lidem, mohou být ve skutečnosti ptáky považována za mimetická. Cherry a Bennett (2001) srovnávali pomocí spektrofotometru zbarvení vajec kukačky červenoprsé (*Cuculus solitarius*) a vajec jejího hostitele - drozdíka kapského (*Cossypha caffra*). Výsledky ukázaly, že vejce kukaček jsou velice podobné vejcům jejich hostitelů v UV reflexi, která je pro lidské oko nezaznamatelná. Možným vysvětlením, proč hostitel přijímá z našeho pohledu nemimetická vejce parazita, je, že on sám je vnímá jako mimetická. V tomto případě drozdík možná používá k

diskriminaci parazitických vajec UV složku záření, která mimetická skutečně je. Cherry a Bennett (2001) navíc ještě vyslovují obecnou hypotézu, že různí hostitelé využívají k rozpoznávání parazitických vajec různé části spektra v závislosti na jejich spektrální citlivosti.

K podobnému závěru došli Honza et al. (2007), když studovali efekt rozdílného zbarvení experimentálních vajec na jejich míru odmítání drozdem zpěvným (*Turdus philomelos*). Do snůšek přidávali modelová vejce různých barev. Čtyři odstíny modré byly považovány za mimetické, dalších šest různých barev (světle a tmavě hnědá, oranžová, růžová, červená a zelená) bylo považováno za nemimetické. Autoři předpokládali, že vejce mimetická budou častěji přijímána, než vejce nemimetická. Ukázalo se ovšem, že dva odstíny modrých (tedy zamýšlených mimetických) vajec byly drozdy odmítány mnohem častěji. Naopak nemimetická zelená vejce byla přijímána velice často. Honza et al. (2007) se tedy přiklánějí k názoru, že ptáci nemusejí mimizezi parazitických vajec vnímat stejně jako lidé. Navíc prokázali, že odmítavé chování drozda zpěvného nejvíce ovlivňuje stupeň mimizeze v UV a zelené složce spektra. Jinak řečeno, čím více se experimentální parazitická vejce lišila v UV a zelené složce spektra od vajec hostitele, tím častěji byla odmítána. Tyto závěry byly potvrzeny i následující prací (Casey et al. 2008), kdy autoři využili data již zmíněné práce (Honza et al. 2007). Navíc ovšem použili model ptačího vidění drozda zpěvného. Díky němu bylo možné hodnotit odlišnost dvou barev s ohledem na spektrální citlivost čtyř typů ptačích čípků (UVS, SWS, MWS, LWS, viz podkapitola 2.1.3) drozda zpěvného. Autoři potvrdili, že odmítání parazitických vajec je nejlépe predikováno rozdíly zachycenými dvěma typy čípků – ultrafialovými (UVS) a krátkovlnnými (SWS), což odpovídá výsledkům předcházející studie (Honza et al. 2007).

Cherryho a Bennettovu hypotézu (2001), že akceptovaná parazitická vejce mohou vykazovat vysoký stupeň UV mimizeze, zkoumali i Underwood a Sealy (2008) na vlhovci hnědohlavém (*Molothrus ater*) a jeho hostitelích. Vlhovec hnědohlavý parazituje v Severní Americe více než 200 druhů ptáků. Některé hostitelské druhy většinou parazitická vejce přijmou (druhy akceptující), jiní naopak ve většině případů parazitické vejce odmítnou (druhy neakceptující). Pokud by v tomto případě platila Cherryho a Bennettova hypotéza (2001), pak by měly vejce kukaček vykazovat vyšší stupeň UV mimizeze u druhů akceptujících než u neakceptujících. Autoři měřili pomocí spektrofotometrů UV reflexi kukaččích vajec a jejich 11 druhů hostitelů (6 akceptujících a 5 neakceptujících). Výsledky ovšem nedokázaly, že by se stupeň UV mimizeze mezi těmito dvěma skupinami hostitelů lišil. Naopak bylo zjištěno, že vejce většiny hostitelských druhů se od vajec vlhovce hnědohlavého v UV reflexi liší (podobné výsledky prezentovali Soler et al. v roce 2003 na vejcích kukačky chocholaté a jejích hostitelích). Proto tento barevný rozdíl může poskytovat potenciální podněty využitelné hostiteli v rozpoznávání vajec (viz podkapitola 3.3).

Starling et al. (2006) měřili reflexní křivky vajec kukačky australské (*Cuculus pallidus*) a vajec jejích čtyř hostitelů, kteří její parazitická vejce často přijímají. Reflexní křivka kukaččích vajec velice věrně kopíruje křivku vajec jejích hostitelů ve viditelném spektru (400-700 nm).

Naopak v UV spektru se jejich křivky rozcházejí. Vejce každého z hostitelů vykazují v UV spektru mírný vrchol reflexe, kdežto vejce parazita tento vrchol postrádají. Tyto výsledky jsou tedy zcela opačné, než přinesla práce Cherryho a Bennetta (2001). Autoři navrhují tři vysvětlení. Zaprvé, mimeze vajec v UV složce spektra může být pro kukačku australskou složitější než mimeze v ostatních vlnových délkách. Zadruhé, pigmenty kukačky a jejich hostitelů se mohou lišit, což může mít za následek rozdílnou reflexi. A konečně zatřetí, hostitelé nepoužívají UV složku spektra k rozpoznávání parazitických vajec a tak není tato mimeze pro kukačku australskou nezbytná.

Avilés a Møller (2003) testovali možný vliv parazitace na redukci vnitrodruhové variability ve zbarvení vajec v UV spektru. Je logické předpokládat, že dobrou obrannou strategií proti hnízdnímu parazitismu je mít co nejnižší vnitrosnůškovou variabilitu. Nízká vnitrosnůšková variabilita vzhledu vajec by totiž teoreticky mohla usnadňovat schopnost rozpoznávání odlišných vajec parazitických (Davies a Brooke 1989). Práce zabývající se touto tematikou ovšem jednoznačnou odpověď nedávají. Nicméně, Avilés a Møller (2003) zjistili, že sympatrické soužití s kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) na evropském kontinentu selektuje u lindušek lučních (*Anthus pratensis*) nižší vnitrosnůškovou variabilitu v UV reflexi vajec než je tomu u alopatrických populací na Islandu a Faerských ostrovech. Naopak vnitrosnůšková variabilita dalších barevných charakteristik (syťost modré, zelené, žluté, červené a celková reflexe) se u těchto dvou typů populací nelišila. Je tedy pravděpodobné, že i nízká vnitrosnůšková variabilita UV reflexe vajec může být jednou ze strategií hostitelů, jak se účinněji bránit hnízdnímu parazitismu.

Některé z uvedených prací navrhují, že hostitelské druhy mohou využívat UV reflexi k rozpoznání parazitických vajec (Honza et al. 2007, Casey et al. 2008, Underwood a Sealy 2008). Cherry a Bennett (2001) tvrdí, že UV reflexe parazitických vajec může způsobovat jejich mimetičnost. Avilés a Møller (2003) zase prokázali, že přítomnost parazita může snižovat vnitrosnůškovou variabilitu UV reflexe vajec. Ze všech těchto prací je zřejmé, že UV reflexe hraje v hnízdním parazitismu významnou roli.

4.3 Vliv UV reflexe na rozpoznávání a odmítání parazitických vajec

Teprve experimentální přístup ovšem umožňuje postupně testovat skutečnou úlohu UV reflexe v rozpoznávání parazitických vajec. Honza a Polačiková (2008) jako první odhalili, že manipulace UV reflexe parazitických vajec silně ovlivňuje jejich rozpoznávání hostitelem pěnicí černohlavou (*Sylvia atricapilla*). Jako parazitická vejce používali autoři vejce konspecifická (tedy vejce stejného druhu, ovšem z jiných snůšek). Vytvořili tři skupiny vajec, jednu experimentální a dvě kontrolní. Experimentální vejce byla natírána UV blokem, který redukoval UV reflexi v oblasti 320-350 nm, ale jinak reflexi neovlivňoval. První kontrolní skupina vajec byla natřená vazelínou, která zachovávala stejnou reflexi jako před ošetřením. Druhá kontrolní skupina vajec nebyla natírána vůbec. Tak vznikly tři typy hnízd, u nichž byl sledován osud jednotlivých typů parazitických vajec. Na konci

pětidenního pozorování autoři hodnotili, zda hostitelé parazitické vejce odmítli nebo přijali. Za odmítnutá byla považována vejce vyhozená ze snůšky, nebo vejce ve snůšce, která byla evidentně opuštěná (vejce byla studená několik dní po sobě). Naopak za vejce akceptovaná byla považována taková, která byla neporušená a zahřívána společně s ostatními vejci ve snůšce. Honza a Polačiková (2008) ve svém pokusu potvrdili, že pěníce černohlavá využívá k rozpoznávání vajec jejich UV reflexi, protože vejce natřená UV blokem byla průkazně odmítána častěji než vejce kontrolní.

S výsledky této studie ovšem nesouhlasí práce zabývající se hnízdním parazitismem kukačky chocholaté na strace obecné (Avilés et al. 2006a). Straka obecná (*Pica pica*) je hlavním evropským hostitelem kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*) a je v některých případech schopná vejce rozpoznat a odmítnout ho (Soler 1990). Avilés et al. (2006a) používali jako parazitická vejce přímo vejce kukačky chocholaté. Opět vytvořili tři různé skupiny parazitických vajec totožné s pokusem Honzy a Polačikové (2008). Výsledky neukázaly signifikantní rozdíl v odmítání vajec s UV reflexí a bez UV reflexe, všechny tři skupiny byli odmítány zhruba se stejnou pravděpodobností. Autoři této práce tedy došli k závěru, že UV reflexe neovlivňuje schopnost rozpoznávání straky obecné, a že tedy UV signál nepřináší hostiteli žádnou efektivní informaci. Možným vysvětlením dvou rozdílných výsledků (Avilés et al. 2006a vs Honza a Polačiková 2008) může být odlišná rozpoznávací schopnost těchto dvou druhů. Pěníce vykazuje dobrou schopnost rozpoznat parazitické vejce (Honza et al. 2004), naopak straka obecná je druh s obecně nižšími schopnostmi rozpoznávání parazitických vajec. Navíc krkavcovití ptáci jsou zřejmě k UV reflexi méně citliví než odvozenější druhy pěvců (Ödeen a Håstad 2003) a nejsou schopni slabé UV signály zachytit. Dalším vysvětlením může být, že straka obecná využívá k diskriminaci vajec jiné složky spektra (ne UV složku), což podporuje hypotézu Cherryho a Bennetta (2001). To by odpovídalo i autorově předchozí práci (Avilés et al. 2004), jejíž výsledky ukazují, že vejce kukačky chocholaté se od vajec straky obecné liší nejvíce ve viditelné části spektra (400-700 nm). Je tedy možné, že straka obecná využívá k rozpoznávání parazitických vajec právě těchto nápadných rozdílů ve viditelném spektru, nikoli rozdílů v UV reflexi. Toto vysvětlení odpovídá obecné hypotéze Cherryho a Bennetta (2001), která říká, že různí hostitelé využívají k rozpoznávání parazitických vajec různé části spektra v závislosti na jejich spektrální citlivosti.

Dalším rozdílem mohou být odlišné světelné podmínky v hnízdech pěníce černohlavé a straky obecné. Již Lack (1958 ex Cherry a Gosler 2010) navrhoval, že kladení bílých vajec může být adaptací na temná prostředí hnízdních dutin. Vorobyev a Osorio (1998) zjistili, že UV záření je v tmavém prostředí relativně lépe viditelné. Avilés et al. (2006b) srovnávací metodou na 98 druzích evropských pěvců prokázali, že druhy hnízdící v dutinách produkují vejce s vyšší UV reflexí než ptáci hnízdící v otevřených hnízdech. Vliv UV reflexe na viditelnost vajec v hníždě také autoři otestovali experimentálně na špačkovi černém. Byly vytvořeny dvě skupiny vajec z opuštěných snůšek špačků černých. Jedna byla natírána UV blokem redukujícím UV reflexi a druhá koňským tukem, který reflexi neovlivňoval. Vždy jedno cizí konspecifické vejce bylo umístěno vně hnízda

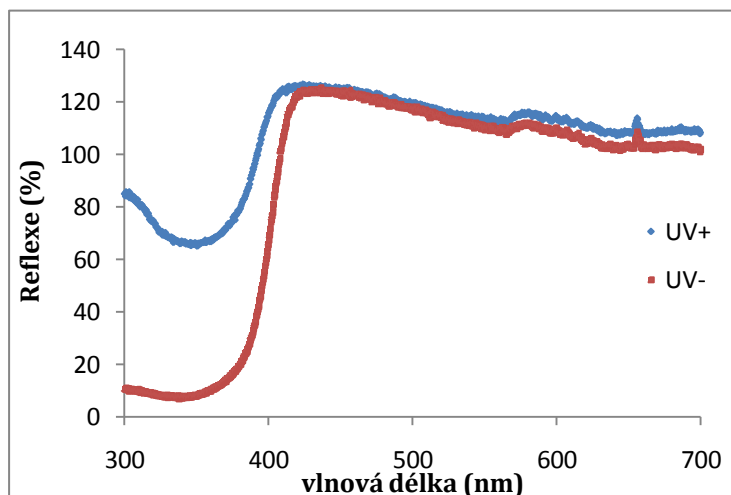
špačka černého. Poté bylo sledováno, jestli toto vejce špaček vrátí do své snůšky. Bylo zjištěno, že vejce reflektující UV záření byla signifikantně častěji vracena do snůšky než vejce natřená UV blokem. Autoři tedy potvrdili hypotézu, že ptáci lépe vidí vejce reflektující UV záření.

Experimentální přístup v problematice rozpoznávání vajec na základě UV reflexe přinesl dva odlišné výsledky. Zatímco Honza a Polačiková (2008) potvrdili, že UV reflexe ovlivňuje rozpoznávání parazitických vajec, Avilés et al. (2006a) tuto hypotézu nepotvrdili. Existuje řada rozumných vysvětlení, proč autoři dospěli k různým závěrům. Jedním z nich je hypotéza, že vnímání UV reflexe vajec neslouží k diskriminaci parazitických vajec, ale ke snazší detekci vajec v tmavých podmínkách hnízd (Avilés et al. 2006b).

4.4 Návaznost na diplomovou práci

Ve své diplomové práci se chci zabývat vlivem UV složky spektra na odmítání parazitických vajec rákosníkem obecným (*Acrocephalus scirpaceus*). Protože ptáci vnímají UV složku spektra, měla by tato složka hrát roli v rozpoznávání vajec. Experimentální manipulace (UV+ a UV-) by měla pomoci pochopit úlohu UV složky spektra pro odmítání parazitických vajec.

Testování bude prováděno po dobu nejméně dvou sezon (2010 a 2011) v oblasti Mutěnických a Hodonínských rybníků. Protože dosavadní studie testovaly schopnost hostitelů rozpoznat a odmítnout vejce hnízdních parazitů za použití modelových nebo reálných vajec natřených výhradně barvami neodrážejícími UV záření, použiji dvě speciální bílé barvy. Jedna z nich UV záření reflektuje (UV+), druhá nikoli (UV-). Jejich reflexe se liší pouze v UV složce spektra, ve viditelné složce je shodná (obr 10). Tyto nátěry budu aplikovat na vejce modelová a reálná heterospecifická. V další části pokusu budu vejce konspecifická (od jiných samic rákosníka obecného) natírat buď UV blokem (UV-) či vazelínou (UV+). Pro otestování vlivu pouze samotné UV složky (bez efektu odlišného zbarvení vajec jiné samice téhož druhu) bude u další skupiny hnízd přetřeno jedno vlastní vejce buď UV blokem (UV-) nebo vazelínou (UV+).



Obr. 10 Reflexní křivky modelových vajec natřených dvěma speciálními bílými barvami (UV+ a UV-). Upraveno dle (Honza et al. nepubl.).

Takto ošetřená vejce budu vkládat do hnízd rákosníků obecných, vždy v den snesení čtvrtého vejce (průměrná velikost snůšky u tohoto druhu). V každém pokusu bude na základě jednoduchých pozorovacích metod zhodnoceno, zda rákosník obecný experimentální vejce přijal či odmítl. Navíc bude každá snůška fotografována pro zjištění vnitrosnůškové variability vzhledu vajec. Tato vnitrosnůšková variabilita bude později hodnocena lidmi, kteří předem nebudou vědět, zda parazitické vejce bylo přijato či odmítnuto. Mým předpokladem je, že jedinci s hnízdy s nižší vnitrosnůškovou variabilitou budou častěji parazitické vejce odmítat (Davies a Brooke 1989). Mimo těchto pokusných hnízd budou stejně často navštěvována i hnízda kontrolní, aby bylo možné posoudit, zda případné opouštění experimentálních snůšek je reakcí na vložené vejce a nikoli na opakované kontrolování hnízd pozorovatelem.

Výstupem bude studie, která zhodnotí vliv UV složky spektra na odmítání vajec u rákosníka obecného a bude mít potenciálně i metodické dopady pro experimentální práce studující rozpoznávání vajec u ptáků.

5 Závěr

Ptáci mají narozdíl od lidí čtvrtý typ čípků na sítnici (Bowmaker et al. 1997). Tento typ je maximálně senzitivní na krátkovlnné záření z oblasti ultrafialové složky spektra (Bowmaker et al. 1997, Hart et al. 1998). Navíc anatomie ptačího oka umožňuje snadné pronikání UV záření v rozmezí 310-400 nm až na jeho sítnici (Hart et al. 1998, Hart et al. 1999). Výsledky experimentálních prací posledních let dokazují, že schopnost vnímat ultrafialové záření může hrát významnou roli v pohlavním výběru ptáků, v interakcích mezi rodiči a mláďaty a v interakcích mezi hnízdním parazitem a jeho hostitelem.

Mnoho prací prokázalo, že samice upřednostňují samce reflektující UV záření před samci, kteří byli této reflexe zbaveni (Bennett et al. 1996, Andersson a Amundsen 1997, Hunt et al. 1997, 1999, Maddocks et al. 2001, Pearn et al. 2001, Siitari et al. 2002). Všechny tyto výsledky vedly k otázce, zda UV reflexe samců pravdivě vypovídá o jejich kvalitách. Tato hypotéza byla opakovaně potvrzena, když bylo zjištěno, že lépe živení jedinci jsou vybaveni výraznějšími UV ornamenty (Keyser a Hill 1999, Doucet 2002, Siefferman a Hill 2005). Ovšem UV reflexe jedince nemusí vypovídat pouze o kvalitě a množství přijímané potravy. Podle dosavadních výsledků může UV reflexe pozitivně korelovat i se zdravotním stavem jedinců, konkrétně s menším napadením parazity (Doucet a Montgomerie 2002, 2003, Mougeot et al. 2005) nebo lepším imunitním systémem (Peters et al. 2004, Griggio et al. 2010). Ovšem vliv UV reflexe na reprodukční úspěch jedinců nebyl uspokojivě prokázán (Johnsen et al. 1998, Delhey et al. 2007a).

Přirozená UV reflexe peří na hlavě samců sýkor modřinek ovlivňuje i poměr pohlaví mlád'at ve snůšce (Sheldon et al. 1999, Griffith et al. 2003, Korsten et al. 2006, Delhey et al. 2007b). Experimentální pokusy ovšem tento jev nepodporují (Korsten et al. 2006, Delhey et al. 2007b). Na sýkorce modřince byla dále testována pravdivost hypotézy, že atraktivnější partneři investují do svých mlád'at menší množství energie než jedinci méně atraktivní (Burley 1986). Obě dosavadní práce (Limburgh et al. 2004, Johnsen et al. 2005) potvrzují, že UV reflexe, jakožto signál kvality samců, dobře predikuje intenzitu rodičovských investic obou rodičů. Konečně i povrch těla mlád'at (kromě opeření např. i vnitřek a okraj zobáku) reflektuje UV záření. Tato reflexe poměrně přesně vypovídá o jejich fyzických kvalitách (Johnsen et al. 2003, Bize et al. 2006, Jacot a Kempnaers 2007, De Ayala et al. 2007). Vztah reflexe a imunitního systému mlád'at je komplikovanější. Zdá se, že celková reflexe kůže na těle mlád'at může svědčit o kvalitě jejich imunitního systému (Jourdie et al. 2004, Soler et al. 2007). Naopak reflexe vnitřku zobáku a jeho okrajů neodrážejí stav imunitního systému mlád'at (De Ayala et al. 2007, Soler et al. 2007). Dále bylo testováno, zda UV reflexe mlád'at ovlivňuje rozhodování rodičů, které z potomků bude nakrmeno přednostně. Většina prací skutečně potvrdila, že redukce UV reflexe některé části těla mlád'at skutečně vede ke snížené míře krmení rodiči (Jourdie et al. 2004, De Ayala et al. 2007, Tanner a Richner 2008, Galván et al. 2008). Navíc práce na špačcích a rorýsech odhalila, že rodiče distribuují potravu jednotlivým mlád'atům v závislosti na aktuálních podmínkách prostředí (Bize et al. 2006).

Paralelně s výzkumem vlivu UV reflexe na pohlavní výběr a na interakce mezi rodiči a jejich mlád'aty probíhaly vědecké studie zabývající se významem UV spektra v hnízdním parazitismu. Experimentální přístup, který do dnešní doby nebyl v této problematice hojně využíván, přinesl dva odlišné výsledky. Zatímco Honza a Polačiková (2008) prokázali, že parazitická vejce s redukovanou UV reflexí jsou hostitelem snáze rozpoznávána a odmítána, Avilés et al. (2006a) tuto hypotézu nepotvrdili. Ve své diplomové práci se chci zabývat vlivem UV složky spektra na odmítání experimentálních parazitických vajec rákosníkem obecným.

6 Použitá literatura

- ***Andersson, M. 1994: Sexual selection. Princeton University Press, Princeton
- Andersson, S. a 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., Örnberg, J. a Andersson, H. 1998: Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 26: 445-450
- Antonov, A., Stokke, B. G., Vikan, J. R., Fossøy, F., Ranke, P. S., Røskaft, E., Moksnes, A., Møller, A. P. a Shykoff, J. A. 2010: Egg phenotype differentiation in sympatric cuckoo *Cuculus canorus* gentes. Journal of Evolutionary Biology 23: 1170-1182

- Arnold, J. M., Hatch, J. J. a Nisbet, I. C. T. 2004: Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality? *Journal of Evolutionary Biology* 35: 33-45
- Avilés, J. M. A Møller, A. P. 2003: Meadow pipit (*Anthus pratensis*) egg appearance in cuckoo (*Cuculus canorus*) sympatric and allopatric populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 543-549
- Avilés, J. M., Soler, J. J. a Perez-Contreras, T. 2006b: Dark nests and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273: 2821-2829
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Perez-Contreras, T., Soler, M. a Møller, A. P. 2006a: Ultraviolet reflectance of great spotted cuckoo eggs and egg discrimination by magpies. *Behavioral Ecology* 17: 310-314
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Soler, M. a Møller, A. P. 2004: Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Animal Behaviour* 67: 951-958
- Ballentine, B. a Hill, G. E. 2003: Female mate choice in relation to structural plumage coloration in blue grosbeaks. *Condor* 105: 593-598
- Bennett, A. T. D., Cuthill I. C. a Norris K. J. 1994: Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist* 144: 848-860
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. a Maier, E. J. 1996: Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380: 433-435.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., a Lunau, K. 1997: Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 8618-8621
- ***Bensch, S. a Hasselquist, D. 1992: Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44: 301-311
- Bize, P., Piault, R., Moureau, B. a Heeb, P. 2006: A UV signal of offspring condition mediates context-dependent parental favoritism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 272: 2063-2068
- Bowmaker, J. K., Heath, L. A., Wilkie, S. E. a Hunt, D. M. 1997: Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research* 37: 2183-2194
- Burley, N. 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127: 415-445
- Cassey, P., Honza, M., Grim, T. a Hauber, M. E. 2008: The modelling of avian visual perception predicts behavioural rejection responses to foreign egg colours. *Biology Letters* 4: 515-517
- Cherry, M. I. a Gosler, A. G. 2010: Avian eggshell coloration: new perspectives on adaptive explanations. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 753-762
- Cherry, M. I., Bennett, A. T. D. a Moskát, C. 2007: Host intra-clutch variation, cuckoo egg matching and egg rejection by great reed warblers. *Naturwissenschaften* 94: 441-447
- Cherry, M. I. a Bennett, A. T. D. 2001: Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 565-571
- Dartnall, H. J. A., Bowmaker, J. K. a Mollon, J. D. 1983: Human visual pigments: Microspectrophotometric results from the eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 220: 115-130
- Darwin, Ch. 1871: *The descent of man and selection in relation to sex*. Murray, J., London
- Davies, N. B. a Brooke, M. de L. 1989: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 207-224

- Davis, E. S. 2002: Male reproductive tactics in the mallard, *Anas platyrhynchos*: social and hormonal mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 224–231
- Dawkins, R. a Krebs, J. R. 1979: Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 205: 489-511
- De Ayala, R. M., Saino, N., Müller, A. P. a Anselmi, C. 2007: Mouth coloration of nestlings covaries with offspring quality and influences parental feeding behavior. *Behavioral Ecology* 18: 526–534
- De Neve, L., Soler, J. J., Soler, M. a Perez-Contreras, T. 2004: Nest size predicts the effect of food supplementation to magpie nestlings on their immunocompetence: an experimental test of nest size indicating parental ability. *Behavioral Ecology* 15: 1031-1036
- Delhey, K, Peters, A., Biedermann, P. H. W. a Kempnaers, B. 2008: Optical properties of the uropygial gland secretion: no evidence for UV cosmetics in birds. *Naturwissenschaften* 95: 939-946
- Delhey, K, Peters, A., Johnsen, A. a Kempnaers, B. 2007a: Fertilization success and UV ornamentation in blue tits *Cyanistes caeruleus*: correlation and experimental evidence. *Behavioural Ecology* 18: 399-409
- Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A. Kempnaers, B. 2007b: Brood sex ratio and male UV ornamentation in blue tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 853-862
- Doucet, S. M. 2002: Structural plumage coloration, male body size, and condition in the Blue-Black Grassquit. *Condor* 104: 30-38
- Doucet, S. M. a Montgomerie, R. 2002: Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology* 34: 237-242
- Doucet, S. M. a Montgomerie, R. 2003: Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* 14: 503-509
- Galván, I., Almo, L. a Sanz, J. J. 2008: Ultraviolet-blue reflectance of some nestling plumage patches mediates parental favoritism in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 39: 277–282
- Griffith, S. C., Örnborg, J., Russell, A. F., Andersson, S. a Sheldon, B. C. 2003: Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1045–1054
- Griggio, M., Zanollo, V., Hoi, H. 2010: UV plumage color is an honest signal of quality in a male budgerigars. *Ecological Research* 25: 77-82
- Hart, N. S., Partridge, J. C. a Cuthill, I. C. 1998: Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Experimental Biology* 201: 1433–1446
- Hart, N. S., Partridge, J. C. a Cuthill, I. C. 1999: Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the Domestic Turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Research* 39: 3321–3328
- Hart, N.S., Partridge J.C., Cuthill I.C. a Bennett A.T.D. 2000: Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus L.*) and the blackbird (*Turdus merula L.*). *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 186: 375-387
- Hausmann, F., Arnold, K. E., Marshall, N. J. a Owens, I. P. F. 2003: Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270: 61-67
- Heeb, P., Schwander, T. a Faoro, S. 2003: Nestling detectability affects parental feeding preferences in a cavity-nesting bird. *Animal Behaviour* 66: 637–642
- Hill, G. E. a McGraw, K. J. 2006: Bird coloration. Vol. 1. Harvard University Press., Cambridge

- Honza, M. a Polačiková, L. 2008: Experimental reduction of ultraviolet wavelengths reflected from parasitic eggs affects rejection behaviour in the blackcap *Sylvia atricapilla*. *The Journal of Experimental Biology* 211: 2519-2523
- Honza, M., Polačiková, L. a Procházka, P. 2007: UV and green parts of the colour spectra affect egg rejection in the song thrush (*Turdus philomelos*). *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 269-276
- Honza, M., Procházka, P., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskoft, E., Čapek, M. a Mrlík, V. 2004: Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *Journal of Ethology* 22: 175-180
- Hudson, P. J., Dobson, A. P. a Newborn, D. 1992: Do parasites make prey vulnerable to predation-red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology* 61: 681-692
- Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. a 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. a Griffiths R. 1999: Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58: 809-815
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C. a Partridge, J. C. 2001: Is the ultraviolet waveband a special communication channel in avian mate choice? *The Journal of Experimental Biology* 204: 2499-2507
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Swaddle, J. P. a Bennett, A. T. D. 1997: Ultraviolet vision and band-colour preferences in female zebra finches. *Animal Behaviour* 54: 1383-1392
- Hunt, S., Kilner, R. M., Langmore, N. E. a Bennett, A. T. D. 2003: Conspicuous ultraviolet-rich mouth colors in begging chicks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, Supplement: S25-S28
- Jacot, A. a Kempnaers, B. 2007: Effects of nestling condition on UV plumage traits in blue tits: an experimental approach. *Behavioral Ecology* 18: 34-40
- Jenkins, K. D., Hawley, D. M., Farabaugh, C. S., a Cristol, D. A.. 2001: Ptilochronology reveals differences in condition of captive White-throated Sparrows. *Condor* 103: 579-586
- Johnsen, A., Andersson, S., Örnborg, J. a 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
- Johnsen, A., Delhey, K., Andersson, S. a Kempnaers B. 2003: Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270: 1263-1270
- Johnsen, A., Delhey, K., Schlicht, E., Peters, A. a Kempnaers, B. 2005: Male sexual attractiveness and parental effort in blue tits: a test of the differential allocation hypothesis. *Animal Behaviour* 70: 877-888
- Jourdie, V., Moureau, B., Bennett, A. T. D. a Heeb, P. 2004: Ultraviolet reflectance by the skin of nestlings. *Nature* 431: 262-262
- Keyser, A. J. a Hill, G. E. 1999: Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 771-777
- Korsten, P., Lessells, C. A., Mateman, A. C., van der Velde, M. a Komdeur, J. 2006: Primary sex ratio adjustment to experimentally reduced male UV attractiveness in blue tits. *Behavioral Ecology* 17: 539-546

- Kurvers, R. J. M., Delhey, K., Roberts, M. L. a Peters, A. 2010: No consistent female preference for higher crown UV reflectance in blue tits: A mate choice experiment. *Ibis* 152: 393–396
- ***Lack, D. 1958: The significance of the colour of turdine eggs. *Ibis* 100: 145–166
- Limbourg, T., Mateman, A. C., Andersson, S. a Lessels, C. M. 2004: Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 1903–1908
- Liu, M., Siefferman, L. a 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
- Liu, M., Siefferman, L., Mays, Jr, H., Steffen, J. E., Hill, G. E. 2009: A field test of female mate preference for male plumage coloration in eastern bluebirds. *Animal Behaviour* 78: 879–885
- Maddocks, S. A., Bennett, A. T. D., Hunt, S. a Cuthill, I. C. 2001: Context-dependent visual preferences in starlings and blue tits: mate choice and light environment. *Animal Behaviour* 63: 69–75
- ***Mazel, C. 1991: Black night black light. *Ocean Realm Summer*
- Moreno, J., Merino, S., Sanz, J., Arriero, E., Morales, J. a Tomas, G. 2005: Nestling cell-mediated immune response, body mass and hatching date as predictors of local recruitment in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 36: 251–260
- Mougeot, F. a Arroyo, B. E. 2006: Ultraviolet reflectance by the cere of raptors. *Biology Letters* 2: 173–176
- Mougeot, F., Martínez-Padilla, J., Pérez-Rodríguez, L., Bortolotti, G. R. 2007: Carotenoid-based colouration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 741–751
- Mougeot, F., Redpath, S. M. and Leckie, F. 2005: Ultra-violet reflectance of male and female red grouse, *Lagopus lagopus scoticus*: sexual ornaments reflect nematode parasite intensity. *Journal of Avian Biology* 36: 203–209
- Ödeen, A. a Håstad, O. 2003: Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20: 855–861
- Pärn, H., Lifjeld, J. T. a Amundsen, T. 2005: Female throat ornamentation does not reflect cell-mediated immune response in bluethroats *Luscinia s. Svecica*. *Oecologia* 146: 496–504
- Payne, R. B. 1977: The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1–28
- Pearn, S. M., Bennett, A. T. D. a Cuthill, I. C. 2001: Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 2273–2279
- Peters, A., Delhey, K., Denk, A. G. a Kempenaers, B. 2004: Trade-Offs between Immune Investment and Sexual Signaling in Male Mallards. *American Naturalist* 164: 51–59
- Rothstein, S. I. 1990: A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481–508
- Royle, N. J., Hartley, I. R. a Parker, G. A. 2002: Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology & Evolution* 17: 434–440
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J. a Sendecka, J. 1999: Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874–877
- Siefferman, L. a Hill G.E. 2005: Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59: 1819–1828
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. a Viitala, J. 2002: Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 63: 97–102

- Soler, J. J., Aviles, J. M., Cuervo, J. J. a Perez-Contreras, T. 2007: Is the relation between colour and immune response mediated by nutritional condition in spotless starling nestlings? *Animal Behaviour* 74: 1139-1145
- Soler, J. J., Aviles, J. M., Soler, M. a Møller, A. P. 2003: Evolution of host egg mimicry in a brood parasite, the great spotted cuckoo. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 551-563
- Soler, M., 1990: Relationship between the great spotted cuckoo, *Clamator glandarius*, and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21: 212-223
- Spottiswoode, C. N. a Stevens, M. 2010: Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 8672-8676
- Starling, M., Heinsohn, R., Cockburn, A. a Langmore, N.E. 2006: Cryptic gentes revealed in pallid cuckoos *Cuculus pallidus* using reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273: 1929-1934
- Stoddard, M. C. a Stevens, M. 2010: Pattern mimicry of host eggs by the common cuckoo, as seen through a bird's eye. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 277: 1387-1393
- Swaddle, J. P. a Cuthill, I. C. 1994: Preference for symmetrical males by female zebra finches. *Nature* 367: 165-166
- Takasu, F. 1998: Modelling the arms race in avian brood parasitism. *Evolutionary Ecology* 12: 969-987
- Tanner, M. a Richner, H. 2008: Ultraviolet reflectance of plumage for parent-offspring communication in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology* 19: 369-373
- Taylor, L. M., Aquilina, J. A., Willis, R. H., Jamie J. F. a Truscott, R. J. W. 2001: Identification of a new human lens UV filter compound. *FEBS Letters* 509: 6-10
- Trivers, R. L. 1972: Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* editing by Campbell, B., Aldine, Chicago
- Trivers, R. L. a Willard D. E. 1973: Natural selection of parental ability to vary sex-ratio of offspring. *Science* 179: 90-92
- Underwood, T. J. a Sealy. S. G. 2008: UV reflectance of eggs of brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*) and acceptor and rejecter hosts. *Journal of Ornithology* 149: 313-321
- Vorobyev, M. a Osorio, D. 1998: Receptor noise as a determinant of colour thresholds *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 351-358
- West, S. A. a Sheldon, B. C. 2002: Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* 295: 1685-1688
- Wiebe, K. a Slagsvold, T. 2009: Mouth coloration in nestling birds: increasing detection or signaling quality? *Animal Behaviour* 78: 1413-1420
- Wiley, R. H. a Poston, J. 1996: Perspective: Indirect mate choice, competition for mates and coevolution of the sexes. *Evolution* 50: 1371-1381
- Withgott, J. 2000: Taking a Bird's eye view... in the UV - Recent studies reveal a surprising new picture of how birds see the world. *BioScience* 50: 854-859
- Zahavi, A. 1975: Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214
- Zampiga, E., Hoi, H. a Pilastro, A. 2004: Preening, plumage reflectance and female choice in budgerigars. *Ethology Ecology & Evolution* 16: 339-349

*** označení sekundárních citací