

# Univerzita Karlova v Praze

## Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Ondřej Kauzál

Samičí výběr založený na zbarvení a zpěvu u pěvců s pohlavním dichromatismem  
Female choice based on colouration and song performance in passerines with sexual dichromatism

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2015



### **Prohlášení**

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

V Praze, 11. srpna 2015

Podpis

## Poděkování

Předně bych chtěl poděkovat své školitelce RNDr. Tereze Petruskové, Ph.D. za přátelský přístup a veškeré rady, zodpovězené dotazy a korekce textu, které mi během psaní práce ochotně poskytla. Velký dík náleží i mým přátelům Kláře Pyškové a Pavlovi Pipkovi za jejich podporu a pomoc. Bez nich by tato práce pravděpodobně vůbec nevznikla, nebo by se nedala číst. Za drobné rady a především velkou dávku pochopení v mém zaměstnání musím poděkovat i prof. RNDr. Petru Pyškovi, CSc. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat i své rodině za poskytnuté zázemí a svatou trpělivost, kterou se mnou během mých studií měla.

## Abstrakt

Tato práce se zabývá vlivem samičí volby na dva výrazné fenotypové znaky u pohlavně dichromatických pěvců (Aves, Passeriformes): na zbarvení a zpěv. Práce shrnuje poznatky z vybraných studií zaměřených na tuto problematiku. Výsledky těchto studií ukazují, že jak zbarvení, tak i zpěv mohou sloužit jako nezfalšovatelný signál a vypovídat tak například o zdravotním stavu, kondici a o dalších vlastnostech jejich nositele. Z četných studií rovněž vyplývá, že samice u samců takové signály při výběru partnera upřednostňují. Hlavní zaměření práce je pak právě na studie, které se zabývaly zbarvením i zpěvem najednou. Takových studií však není příliš mnoho, ale i tak je z nich zřejmé, že poměrně rozšířený názor, že zářivě zbarvení ptáci nemají příliš melodický zpěv a naopak, obecně spíše neplatí. Hlavní nedostatek studia samičí volby je spatřován právě v absenci studií, které se zaměřily na roli více fenotypových znaků zároveň.

## Klíčová slova

zbarvení, zpěv, samičí volba, pěvci, ekologie, evoluce

## Abstract

This thesis is about female mate choice and its influence on two most typical phenotype characteristics of sexually dimorphic passerines (Aves, Passeriformes): their colouration and song. This thesis reviews a range of scientific papers focused on this problematic. Results of these papers show that both colouration and song can serve as an honest signal and give information about health, condition and other characteristics of its bearer. Many papers also indicate that females put such male signals into account when choosing a mate. Special emphasis in this thesis is put on papers which dealt both with colouration and song. Although the number of such papers is very low, it is clear that the quite widely accepted opinion that brightly coloured birds do not sing quite melodic songs and vice versa is generally not quite correct. The biggest problem in the study of female mate choice is the lack of papers which dealt with more than one phenotype characteristics.

## Key words

colouration, song, mate choice, passerines, ecology, evolution

# Obsah

1	ÚVOD	1
1.1	Ptačí zrak a vnímání barev	2
1.2	Pohlavní dichromatismus	3
1.3	Sluch a produkce zpěvu u pěvců	4
1.4	Cíle práce	4
2	SAMIČÍ PREFERENCE A ZBARVENÍ	5
2.1	Melaniny	5
2.2	Karotenoidy	7
2.3	Strukturní a ultrafialové zbarvení	10
2.4	Shrnutí	13
3	ZPĚV	14
3.1	Funkce zpěvu	15
3.2	Velikost repertoáru	15
3.3	Navýšení produkce	17
3.4	Struktury náročné na produkci	18
3.5	Je zpěv nezfalšovatelný signál?	19
3.6	Shrnutí	20
4	STUDIE O ZPĚVU A ZBARVENÍ	22
5	ZÁVĚR	24
6	POUŽITÉ ZDROJE	27
6.1	Literatura	27
6.2	Zdroje obrázků	38

# 1 Úvod

Pěvci (Passeriformes) jsou druhově nejbohatším řádem ptáků, zahrnujícím více než polovinu všech druhů. Mezi pěvce patří řada velmi různorodých čeledí ptáků, jakými jsou například malí a zrnožraví pěnkavovití (Fringillidae), pěvecky proslulí hmyzožraví pěnicovití (Sylviidae), na vodu úzce vázaní skorcovití (Cinclidae) anebo naopak čeleď s až absurdní mírou pohlavního dimorfismu – rajkovití (Paradisaeidae) (del Hoyo, J., Elliott J., Sargatal, J., Christie, D. A., de Juana, E., 2015). V práci se zaměřím především na sexuální dichromatické pěvce, kteří, pokud nebude uvedeno jinak, budou pro zjednodušení označováni pouze jako pěvci.

Pohlavního dimorfismu, včetně dichromatismu, si všiml již Darwin (1874) a přišel s myšlenkou samičí volby jakožto součásti pohlavního výběru, který vede ke vzniku celé řady druhotných pohlavních znaků. Podle Darwina samičí (a v některých případech i samčí) preference partnerů s určitým fenotypem vede k rozšíření tohoto fenotypu, i když nemusí být pro svého nositele výhodný z hlediska přežití. Zvyšuje totiž jeho šanci na rozmnožení.

Tyto tzv. nefalšovatelné znaky, sloužící jako signál samicím, mohou být ve svém projevu natolik extrémní, že nakonec představují pro svého nositele značný hendikep, a mohou si je proto dovolit jen ti nejzdatnější samci. Zahavi (1975) ve své práci takové znaky popisuje jako určitou formu testu; například že samec s nápadným zbarvením se dokázal vyhnout predaci. Podobný test představuje podle Hamiltona a Zukové (1982) i parazitismus. Pouze samci, kteří se ve svém životě dokázali s parazity vypořádat nebo se jim vyhnout, mohou nést určité znaky. Aby však znaky měly nějakou vypovídací hodnotu, musí být s mírou parazitace svého nositele provázané.

Pokud druhotné pohlavní znaky nějakým způsobem vypovídají o celkové kvalitě samce, mohou samici sloužit při výběru optimálního partnera, který jejím potomkům předá nejkvalitnější geny (Kodric-Brown a Brown, 1984; Searcy a Andersson, 1986; shrnuto v Andersson a Simmons, 2006). Takový samec ale nutně nemusí být jejím sociálním partnerem. Samice se totiž může uchýlit k tzv. mimo-párovým kopulacím (z angl. *extra-pair copulations*), aby získala „dobré geny“ pro své potomky (Hamilton, 1990). Jde o jednu z možných příčin mimo-párových kopulací (Griffith *et al.*, 2002). Vzhledem k častému výskytu tohoto typu chování u pěvců a jeho předpokládanému vlivu na evoluci pohlavního výběru, resp. samičí volby, zabývala se celá řada studií zbarvením nebo zpěvu i mimo-párovými kopulacemi.

I když v posledních letech došlo k výraznému pokroku zejména v molekulárních a genetických metodách, samičí volba ani způsob, jakým formuje druhotné pohlavní znaky, nejsou zdaleka plně osvětleny (shrnutí například v Andersson a Simmons, 2006). Stále tak zůstává neobjasněn i princip samičí volby například u lekujících druhů (tzv. paradox leku), kde samice kromě samcova spermatu nezískává žádnou přímou výhodu (Kirkpatrick a Ryan, 1991). Jednou z možností vzniku samičí volby jsou tedy preference samic pro znaky, které vypovídají o kvalitách samce přímo, jako je například schopnost udržet velmi dobré teritorium či zvýšená rodičovská péče. Anebo mohou o samci vypovídat „skrytě (tedy geneticky)“ – například

již výše popsany mechanismus hendikepu. Evoluce samičí volby však mohla proběhnout i jiným způsobem. Tím může být například princip tzv. „Fisherových sexy synů“. Ten předpokládá, že v případě genetické provázanosti samčího znaku a samičích preferencí pro tento znak, dostanou potomci samčího pohlaví alely genů pro daný znak a potomci samičího pohlaví pak alely pro jeho preferenci. Tímto způsobem dojde postupně k „samo-posílení“ samčího znaku a samičích preferencí.

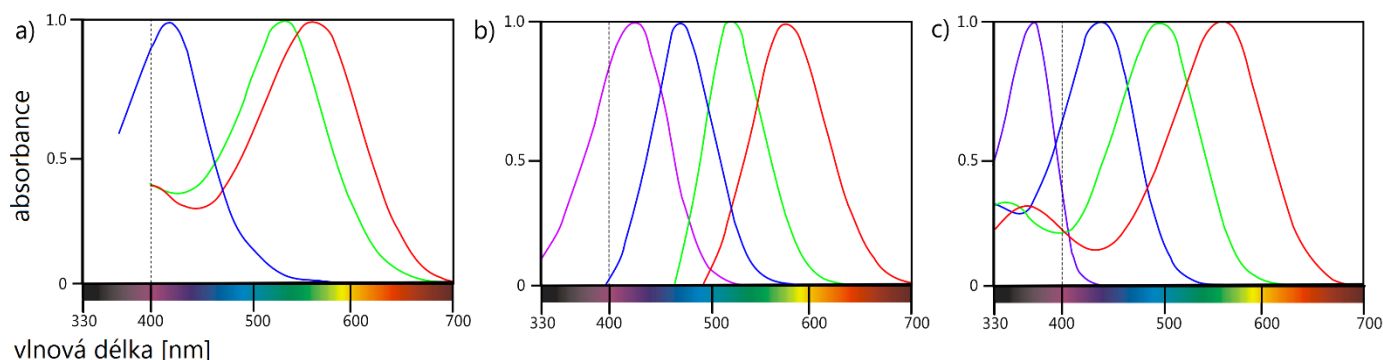
Jednotlivé navržené mechanismy vzniku samičí volby se nejspíše vzájemně nevylučují a mohou probíhat společně (shrnuto v Andersson a Simmons, 2006). Samice navíc u samců nemusí upřednostňovat pouze jeden znak, ale v případě, že samec nese více znaků, a každý z nich vypovídá o nějaké jiné vlastnosti, může samičí volba formovat všechny tyto znaky nezávisle na sobě (van Doorn a Weissing, 2004). U pěvců jsou nejvýraznějšími signály právě zpěv a zbarvení.

## 1.1 Ptačí zrak a vnímání barev

Než se začnu zabývat zbarvením, krátce zmíním některé odlišnosti ptačího zraku. Zrak ptáků se totiž v některých aspektech velmi výrazně liší od lidského. V ptačím oku se, stejně jako v lidském, nachází na intenzitu světla citlivé tyčinky, ale barevných světločivných buněk (čípků), kterých u lidí nacházíme pouze tři druhy, mají ptáci čtyři typy (obr. 1):

- dlouhovlnné (543–571 nm, zelená<sup>1</sup>)
- středněvlnné (497–509 nm, modrá)
- krátkovlnné (430–463 nm, modrofialová)
- a jeden ze dvou druhů čípků citlivých na ultrafialové světlo:
  - velmi krátkovlnné (402–426 nm, fialová, označované jako VS)
  - ultrafialové (355–376 nm, ultrafialová, označované jako UVS).

Všechny tyto čípky navíc obsahují karotenoidní olejovou kapku, která pravděpodobně dále upravuje absorpční spektrum jednotlivých buněk. Kromě již zmíněných tyčinek a čípků se v ptačím oku nalézají i tzv. dvojité čípky, jejichž funkce doposud nebyla zcela objasněna (shrnuto v Cuthill *et al.*, 2000).



**Obr. 1:** Srovnání absorpčních spekter světločivných buněk a) člověka, b) krocana (*Meleagris gallopavo*) – zástupce ptáků s velmi krátkovlnným typem čípku (VS), c) amadiny Gouldové (*Erythrura gouldiae*) – zástupce ptáků s ultrafialovým typem čípku (UVS). Tečkovaná čára ohraničuje zleva lidské viditelné spektrum. Jednotlivé křivky absorpčních jsou vyvedeny v barvě, jak se daným čípkům tradičně říká – červený, modrý, zelený (a fialový).

<sup>1</sup> V závorkách jsou uvedeny maximální hodnoty absorpce a barva světelného spektra, kterému toto rozmezí odpovídá.



Vnímání ultrafialového záření u ptáků je poměrně nedávno objevený fenomén (Bennett a Cuthill, 1994). Samotná přítomnost světločivných buněk s pigmenty citlivými na ultrafialovou část světelného spektra však vnímání ultrafialové části spektra nezaručuje. Lidské světločivné buňky také vykazují určitou citlivost na ultrafialové záření (Bowmaker a Dartnall, 1980), nicméně ultrafialové záření je v oční čočce přítomnými pigmenty odfiltrováno a nedostane se tak k sítnici (Norren a Vos, 1974). Lidé tak ultrafialové záření nerozliší. U ptáků, kteří mají v sítnici buňky specializované na UV záření, k jeho odfiltrování v oční čočce nedojde, a dopadne tak až na sítnici. Ptáci díky tomu UV záření vnímat mohou (Lind *et al.*, 2014).

Ne všichni ptáci však vnímají UV záření stejně. V ptačím oku konkrétních druhů se vyskytuje pouze jeden ze dvou druhů světločivných buněk citlivých na ultrafialové záření zmíněných výše. Některé ptačí řády, a v rámci řádu pěvců i některé čeledi, přešly v průběhu evoluce od velmi krátkovlnných (VS) světločivných buněk k buňkám ultrafialovým (UVS) anebo naopak (Ödeen *et al.*, 2011). Například u dravců (řády Accipitriformes, Falconiformes) se v oku nachází velmi krátkovlnné (VS) čípky, kdežto u většiny pěvců nalezneme ultrafialové (UVS) čípky. Schopnost vnímat ultrafialové světlo je tedy u většiny pěvců lepší a Ödeen a Håstad (2003) předpokládají, že některé ultrafialové signály pěvců se mohly vyvinout v ultrafialovém spektru proto, aby jejich nositelé unikli pozornosti predátorů.

## 1.2 Pohlavní dichromatismus

Pohlavní dichromatismus je druhem pohlavního dimorfismu, při kterém se od sebe pohlaví jednoho druhu liší svým zbarvením (Hartley, 2007). U pěvců je takový dimorfismus poměrně rozšířený, přičemž pestřeji zbarvení bývají zpravidla samci (Owens a Hartley, 1998).

Mechanismus vzniku pohlavního dichromatismu může být různý. Badyaev a Hill (2000) ve své studii 126 druhů pěnkavovitých ptáků z podčeledi Carduelinae srovnali, jaký podíl mají na pohlavním dichromatismu černo-hnědé melaninové a žluto-červené karotenoidní zbarvení. Došli k závěru, že na pohlavním dichromatismu se podílí převážně karotenoidní zbarvení, které je preferováno samicemi. Samičí volba tak vede k rozrůžňování pohlaví v oblasti karotenoidního zbarvení a k bohatšímu zbarvení samců. Dichromatismus může vzniknout i opačnou cestou. Například u trupciálů rodu *Icterus* byla původně pestře zbarvena obě pohlaví, ale v průběhu evoluce došlo k druhotné ztrátě nápadného zbarvení u samic (Hofmann *et al.*, 2008a; b).

S objevem schopnosti ptáků vnímat ultrafialové záření souvisí i fenomén nazvaný kryptický dichromatismus, *cryptic dichromatism* (Burns a Shultz, 2012). Vzhledem k tomu, že lidský zrak, a především spektrum vnímaných barev, je chudší než u ptáků, můžeme se při vyhodnocování monochromatických a dichromatických druhů čistě lidskou optikou dopustit chyby. U řady druhů pěvců, které jsou lidskými měřítky označovány jako sexuálně monochromatické, lze nalézt rozdíly mezi pohlavími v ultrafialové části vnímaného spektra a ptáci samotní jsou schopni jednoznačně obě pohlaví od sebe odlišit; příkladem mohou být sýkora modřínka (*Cyanistes caeruleus*) (Andersson *et al.*, 1998; Hunt *et al.*, 1998), špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) (Cuthill *et al.*, 1999), lesňáček žlutoprsý (*Icteria virens*) (Mays *et al.*, 2004), nebo papežici rodu *Passerina* a celá řada druhů z čeledi tangarovitých (Thraupidae) (Burns a Shultz, 2012).

Vnímání ultrafialového záření může být klíčové i při mezidruhovém rozpoznávání. Vhodným příkladem je odlišení samic čtyř druhů kněžníků rodu *Sporophila*. Zatímco samci jednotlivých druhů se ve svém šedo-kaštanovém zbarvení zřetelně liší i při posouzení lidskými měřítky, jejich světle hnědé samičky se lidským pozorovatelům jeví všechny stejné. Samičky se však jednoznačně odlišují ve spektrálních charakteristikách svého opeření v ultrafialové části spektra (Benites *et al.*, 2010). Podobně se v UV charakteristikách svého opeření odlišují i velmi podobné a blízké příbuzné druhy vlhoveců rodu *Sturnella* (Benites *et al.*, 2007). V mezidruhovém rozpoznávání ani při vnitrodruhové komunikaci se však neuplatňují pouze vizuální signály. Zejména na delší vzdálenosti jsou důležité i specifické akustické signály.

### 1.3 Sluch a produkce zpěvu u pěvců

Protože vokalizace je dalším klíčovým signálem komunikace pěvců, zastavíme se krátce i u ptačího sluchu, jehož specifika shrnul například Dooling (2004) nebo Catchpole a Slater (2008). I přes určité odlišnosti v anatomii lidského a ptačího ucha, jakými jsou například přítomnost pouze jedné ušní kůstky (*columella*) ve středním uchu a odlišná stavba vnitřního ucha ptáků, se zdá, že ptačí sluch je podobně výkonný jako lidský i s velmi podobnými rozsahy vnímaných frekvencí. Určité rozdíly však najdeme. Například nejvyšší citlivost je (oproti lidem) posunuta o něco výše, mezi 1–4 kHz. Ptáci mají také mnohem lepší „časové rozlišení“ a jsou schopni odlišit velmi jemné změny a vzorce ve zpěvu v krátkých časových intervalech. O něco hůře než lidé ptáci vnímají změny v akustickém tlaku (hlasitosti) zvuku (Dooling, 2004).

S vnímáním zvuku souvisí i jeho produkce. Zpěv, a spolu s ním i všechny ostatní druhy vokalizace, se u pěvců tvoří v syringu. To je ptačí obdoba hlasivek a je to právě syrinx a jeho komplikovaná stavba, který odlišuje řád pěvců od ostatních řádů ptáků (například Brackenbury, 1980; Catchpole a Slater, 2008). Syrinx se ovšem odlišuje i od lidských hlasivek. Je uložen hlouběji v dýchacím ústrojí, v místě, kde se průdušnice rozděluje do průdušek (Brackenbury, 1980) a je tak vlastně rozdělen na dva zvukotvorné orgány. Díky tomu jsou pěvci schopni produkovat každou polovinou syringu jiný zvuk, nebo dokonce dva různé zvuky najednou (Suthers, 1990; Suthers *et al.*, 2004). Například u kanárů je levá polovina syringu používána převážně pro zvuky o nízké frekvenci a pravá pro vysoké (Suthers *et al.*, 2004). Podobně jako u člověka také u ptáků vokální aparát jako celek slouží k zdůraznění nebo potlačení harmonických frekvencí a tedy dále ovlivňuje výsledný zvuk (Nowicki, 1987).

### 1.4 Cíle práce

V této práci se v samostatných kapitolách nejprve zaměřím na početné studie zabývající se funkcí zpěvu a zbarvení u pěvců, především pak jejich rolí v samičí volbě. Mým hlavním cílem je dohledat studie, které se zabývaly jak zpěvem, tak zbarvením současně, shrnout dosavadní poznatky v této oblasti a poukázat na případné nedostatky.

## 2 Samičí preference a zbarvení

Mezi pigmenty, které u ptáků způsobují různé zbarvení, patří melaniny, karotenoidy a dále porfyriny specifické pro turaky (Musophagiformes) a psittacofulviny pro papoušky (Psittaciformes). V této práci se však budu zabývat pouze pigmenty typickými pro pěvce, tedy karotenoidy a melaniny. Pigmenty se neukládají pouze v peří, ale i v různých holých částech kůže, jako jsou hřebeny a laloky a mohou také způsobovat různá zbarvení zobáku (Goodwin, 1984; Zuk *et al.*, 1990; Hill, 2007). Kromě pigmentů způsobují různé zbarvení i mikrostruktury peří, které tvoří tzv. strukturní zbarvení.

### 2.1 Melaniny

Melaniny jsou jedním z nejrozšířenějších pigmentů mezi obratlovci. Jejich vytváření je považováno za méně nákladné pro organismus, protože zvířata jsou schopna je sama syntetizovat (Riley, 1997). Melaninové zbarvení se obvykle vyskytuje v různých odstínech černé, šedé a hnědé barvy. Samotný melanin pak nabývá dvou forem: eumelanin, zodpovědný za odstíny černé barvy a feomelanin, který vytváří zbarvení převážně hnědé. (Hill, 2007)

Jednou z funkcí melaninů je i mechanické vyztužení jiných proteinů (například keratinu) v perech ptáků (Riley, 1997). Přejít z krycího „zimního šatu“ mnohých druhů pěvců do jasněji zbarveného „letního šatu“ je způsoben právě opotřebením světlejších, tedy na melaniny chudších konců per (Jenni a Winkler, 1994). Tyto světlejší konce zakrývaly před začátkem hnízdní sezony jasněji zbarvené části per pod nimi (obr. 2).

Hojné zastoupení melaninů ve zbarvení svatebního šatu naznačuje jejich důležitou roli v samičí volbě. Jednou z možností samice, jak získat výhodu pro sebe a své potomky, je vybrat si dominantního samce, který jí může zajistit například snazší přístup ke zdrojům potravy. Vztah mezi dominancí a výraznějším zbarvením potvrzuje či alespoň naznačuje řada studií. Například samci strnadce černohrdlého (*Zonotrichia querula*) a vrabce domácího (*Passer domesticus*), kteří disponují větší černou náprsenkou, jsou v zimním období dominantnější než jedinci s náprsenkou menší (Rohwer, 1975; Møller, 1987). U vrabců velikost jejich náprsenky navíc i pozitivně koreluje s agresivitou jednotlivých samců během přepečování (Mcgraw *et al.*, 2009), s počtem bezpečných míst ke hnízdění v teritoriu (Møller, 1988) a s hladinou testosteronu v krvi (Evans *et al.*, 2000; Buchanan *et al.*, 2001). Studie Møllera (1988) konfrontovala laboratorní experiment s terénním výzkumem – samice vrabců



**Obr. 2:** Samec strnada límcového (*Calciarius omatus*). Nahore: Jedinec v zimním šatu, kdy je jeho nápadné zbarvení zastřeno světlými lemy per. Dole: Ty se počátkem jara plně opotřebí a dají vyniknout jasně zbarveným částem pod nimi.

v laboratorním experimentu preferovaly právě samce s většími náprsenkami, v přírodě pak zůstali samci s malými náprsenkami nespáření. I v případě sýkory lužní (*Poecile montanus*) mají dominantnější jedinci, obdobně jako u vrabce, vyšší hladinu testosteronu v krvi (Hogstad a Pedersen, 2007). Lze tedy předpokládat, že vyšší množství testosteronu má pozitivní vliv na melaninové vybarvení i u tohoto druhu. Bókony *et al.* (2008) našli ve své studii souvislost mezi hladinou testosteronu v hnízdním období a množstvím melaninového opeření u celé řady druhů z čeledi krkavcovitých (Corvidae). Podle autorů tím samci signalizují samicím, že jsou schopni kompetovat s jinými samci. Samci sýkory koňadry (*Parus major*) s širšími melaninovými břišními páskami zase poskytovali, oproti samcům s páskami užšími, lepší péči mláďatům, která tak vyrostla do větší velikosti (Norris, 1990). Studií přímo či nepřímo dokládajících vztah mezi melaninovým zbarvením a preferencemi samci je celá řada a je to stále zkoumané téma, jak dokládají i recentní práce (například Voltura *et al.*, 2002; Jensen *et al.*, 2004; Doucet *et al.*, 2005; Sirkiä *et al.*, 2015).

I když se melaniny nepovažují za nákladné na syntézu, v některých studiích se i u nich zkoumal předpoklad, že vytváření melaninových ornamentů nějakým způsobem přeci jen nákladné je a může tak vypovídat o kvalitě jedince. Syntéza melaninů totiž může být limitována například dostupnými minerálními látkami (McGraw, 2003, 2008; Guindre-Parker a Love, 2014), nebo aminokyselinami jakožto prekurzory pro syntézu melaninů (Veiga a Puerta, 1996; Poston *et al.*, 2005). Velikost melaninového ornamentálního zbarvení samců zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) byla pozitivně ovlivněna množstvím vápníku v potravě; na jeho vybarvení však vápník vliv neměl (McGraw, 2007). Poston *et al.* (2005) našli vliv potravy, tentokrát ochuzené na prekurzory melaninu, na vybarvení melaninového opeření vrabce domácího, ale žádný vliv na jeho velikost. Naproti tomu ve studii McGraw *et al.* (2002) se vliv složení potravy na melaninové opeření vrabce domácího nepodařilo prokázat a ke stejným závěrům došla řada studií na mnoha různých druzích, například čížek žlutý, *Spinus tristis* (Hill *et al.*, 2009); vlhovec hnědohlavý, *Molothrus ater* (McGraw *et al.*, 2002); sýkora koňadra (Senar *et al.*, 2003); salašník modrý, *Sialia sialis* (Siefferman a Hill, 2005). Meta analýza různých studií, již provedli Guindre-Parker a Love (2014), však přeci jen ukazuje na provázání melaninového zbarvení s kondicí jedince, a to například s jeho vahou (Gladbach *et al.*, 2011) nebo schopností bránit teritorium (Guindre-Parker *et al.*, 2013). Z takto rozdílných výsledků nelze vyvodit jednoznačnou roli melaninů v samičí volbě, nicméně je zjevné, že v něm mají významnou úlohu.

Jednou ze zvažovaných funkcí melaninového zbarvení bylo i informování o zdravotním stavu jedince, protože se uplatňují například v imunitním systému hmyzu (Riley, 1997). U ptáků však žádný vztah doposud prokázán nebyl. U samců hýla mexického (*Haemorhous mexicanus*) nemělo napadení kokcidiózami na melaninové zbarvení vliv (Hill a Brawner III, 1998; McGraw a Hill, 2000b), stejně jako parazitace nijak neovlivnila černé části opeření u čížka žlutého (Hill *et al.*, 2009). Naproti tomu mají melaniny antioxidační účinky (shrnuto v McGraw, 2005) a tak jejich podíl na zdravotním stavu jedince nelze prozatím zcela vyloučit.

Pozoruhodná je možná role melaninů ve vázání škodlivých látek nebo přebytečných koncentrací některých prvků a tím pádem i jejich odstraňování z těla (Riley, 1997; McGraw, 2003). Určitou podporu tvrzení lze najít u sýkory koňadry, jejíž jedinci mají v silněji znečištěném prostředí sytější a větší břišní černé pásy

(Dauwe a Eens, 2008). Nepřímo také ve studii na sýkoře lužní, kde agresivnější samci (a tedy pravděpodobně i s většími melaninovými ornamenty) měli vyšší obsah kadmia v těle (Hogstad a Pedersen, 2007).

## 2.2 Karotenoidy

Další skupinou pigmentů jsou karotenoidy, velké, více méně hydrofobní a v tucích rozpustné uhlovodíky (Hill, 2007). Zbarvení způsobované karotenoidy jsou obvykle různé odstíny žluté, oranžové, červené a fialové (Brush a Power, 1976; Hill, 2007).

Na rozdíl od melaninů si karotenoidy živočichové nemohou sami syntetizovat. Ty tedy musí být přijímány v potravě (Goodwin, 1984). Neznamena to ovšem, že by karotenoidy nebyly před zabudováním (například do opeření) nijak metabolizovány. Samci některých druhů pěnkavovitých ptáků, jako jsou křivky (*Loxia*) či hýly (*Pinicola, Carpodacus*), jsou v dospělosti červeně zbarvení a tohoto zbarvení dosahují nejspíše metabolickou přeměnou nečervených karotenoidů, jako jsou lutein, zeaxantin nebo  $\beta$ -kryptoxantin a oranžový  $\beta$ -karoten, na červený 3-hydroxy-echinenon (Stradi *et al.*, 1997). U samic se tyto pigmenty nevyskytují a jsou nahrazeny pigmenty žlutými (Stradi *et al.*, 1996), nebo jsou v opeření zastoupené v mnohem zředěnějším stavu (Stradi *et al.*, 1997).

U mnohých druhů však výsledný odstín i barva opeření záleží jak na množství (Senar *et al.*, 2003), tak i na druhu karotenoidů, které mají ptáci k dispozici v potravě během přepeřování (Brush a Power, 1976; Hill, 2000; Hill *et al.*, 2002). Například samec čížka žlutého je za normálních okolností jasně žlutě zbarvený pták s černým temenem a křídly (Clement, 1993). Toto žluté zbarvení je u divokých ptáků způsobeno tzv. „canary“ xantofyly A a B. Pakliže je jídelníček těchto ptáků obohacen o kantaxantin, změní se zbarvení opeření u čížku do jasně oranžové (McGraw *et al.*, 2001). Podobně samci hýlů mexických pravděpodobně nejsou schopni metabolické přeměny karotenoidů a i jejich zbarvení je závislé na množství a druhu přijatých karotenoidů (Hill, 1990, 1992, 2000). Má to i opačný efekt – a tedy, že v přírodě červení ptáci, kteří jsou krmeni stravou chudou na červené karotenoidy, se stanou žlutými, pro představu viz obr. 3.

Karotenoidním zbarvením ptáků se zabývala řada studií, které se zaměřovaly na jeho možný význam pro samičí volbu, případně na vlastnosti samců, o kterých může zbarvení vypovídat (například Hill, 1990; Saks *et al.*, 2003; Edler a Friedl, 2010). Jednou z nich může být i schopnost efektivně vyhledávat zdroje karotenoidů v prostředí (Hill, 1990, 1992), kde mohou být vzácné (Olson a Owens, 1998). Pro tento předpoklad hovoří výsledky studie na samcích hýla mexického. Ti se v přírodě ve svém zbarvení liší, nicméně při krmení standardizovanou stravou (včetně množství a typu karotenoidů) se rozdílily ve zbarvení mezi samci eliminují (Hill *et al.*, 2002). Lze tedy skutečně předpokládat, že rozdílily pozorované u divokých samců hýla mexického souvisí s jejich schopností karotenoidy vyhledávat.



U čížka žlutého i kardinála červeného již nejsou výsledky tak jednoznačné. Ve studii McGrawa a Hilla (2001) se takováto závislost na složení potravy nezjistila, i když Shawkey *et al.* (2006b) přeci jen vliv stravy (a hlavně obsah karotenoidů) na karotenoidní zbarvení opeření u čížka žlutého našli. Hill (1991) a Simons *et al.* (2012) u zářivěji zbarvených samců těchto druhů zjistili, že mají vyšší pravděpodobnost přežití zimního období. Tato pravděpodobnost se navíc u hýlů mexických přenášela i na jejich potomky. Dále také sytější červení samci tohoto druhu poskytovali samičkám i jejich mláďatům během hnízdění zvýšenou péči (Hill, 1991). Ve všech takových případech by samice spáření se samcem s vysokým podílem karotenoidů v opeření získala přímou i nepřímou genetickou výhodu pro své potomky. A skutečně samci hýlů mexických s červenějším opeřením byli samicemi preferováni (Hill, 1990, 1991).



**Obr. 3:** Samec hýla mexického (*Haemorhous mexicanus*), vlevo vyfotografován 26. října 2014 v době, kdy nebyl kmen stravou bohatou na karotenoidy. Vpravo ten samý samec 15. února 2015, po půl roce, kdy byl kmen stravou výrazně bohatší na karotenoidy.

Preference samic pro karotenoidní zbarvení byla nalezena i u řady dalších druhů pěvců: například samičky zebříček pestrých preferují samce s červenějším zobákem (Burley a Coopersmith, 1987; Simons a Verhulst, 2011). Takoví samci dříve zahnízdili (Price a Burley, 1994) a měli vyšší pravděpodobnost dožít se další sezony (Simons *et al.*, 2012). U hýlů rudých (*Carpodacus erythrinus*) měli červenější samci vyšší reprodukční úspěch a byli samicemi preferováni při mimo-párových kopulacích (Albrecht *et al.*, 2009). Také úspěšnost v získání partnera u lekujícího druhu, pipulky zlatokrké (*Manacus vitellinus*), bylo možno z celé řady znaků nejlépe vysvětlit rozdíly v intenzitě karotenoidního opeření samců (Stein a Uy, 2006).

Samotná barva karotenoidního zbarvení není jediným nositelem informace o kondici jedince. V případě hýla mexického nese informaci o přežívání samce a jeho plodnosti také symetrie jeho ornamentálního zbarvení na temeni hlavy (Badyaev *et al.*, 2001). I když existuje pozitivní vztah mezi sytostí červeného opeření temene a jeho symetrií (Hill, 1998), symetričnost tohoto opeření zřejmě nezávisí přímo na druhu ani množství zkonsumovaných karotenoidů (Hill, 2000). V každém případě ve studii Hill *et al.* (1999a) měli spárovaní samci v průměru symetričtější vybarvení temene než samci nespárovaní.

Karotenoidní zbarvení jakožto na nezfalšovatelný signál může také pravdivě vypovídat o zdraví jedince. Karotenoidy totiž hrají důležitou roli v imunitním systému živočichů (shrnuto v Møller *et al.*, 2000). Proto jsou karotenoidy, které jsou uloženy v mrtvé tkáni, jakou je například peří, zajímavou ukázkou využití principu nezfalšovatelného signálu. Jednou zabudované karotenoidy již totiž nelze zpětně využít v imunitním systému a jejich ukládání do peří je tak pro organismus nákladné. Vzniká zde trade-off mezi využitím karotenoidů pro sexuální signalizaci anebo v imunitním systému (Møller a Pomiankowski, 1993). Vztah karotenoidního zbarvení a zdraví jedince nepřímo dokazují studie, ve kterých samci dostávali různé množství karotenoidů. Ukázalo se, že samci, kteří měli přístup k potravě bohatší na karotenoidy, měli nejen sytější

zbarvení, ale byli též méně nakaženi roztoči žijícími v peří (Harper, 1999; Hill, 2000). U samců čížků žlutých se napadení kokcidiózou po přepelichání projevilo méně sytým karotenoidním opeřením (McGraw a Hill, 2000b) nebo zbarvením zobáku (Hill *et al.*, 2009). Ve studii Saks *et al.* (2003) se u samců zvonka zeleného (*Chloris chloris*) podařilo zjistit, že samci se zářivěji žlutým karotenoidním zbarvením vykazovali silnější imunitní reakci a lepší zdravotní stav celkově.

Na potenciální trade-off mezi využitím karotenoidů v ornamentálním opeření a v imunitním systému se ve své studii zaměřili i Edlerová a Friedl (2010). U snovače kaferského (*Euplectes orix*), v souladu s tímto předpokladem zjistili, že mírné napadení parazity nemělo zásadní vliv na zdravotní stav, ale na karotenoidní znaky v opeření ano. I další studie, na snovatci madagaskarském (*Foudia madagascariensis*) (Estep *et al.*, 2006), vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*) (Saino *et al.*, 1999), kosu černém (*Turdus merula*) (Favre *et al.*, 2003; Bright *et al.*, 2004) nebo strnadu cvrčivém (*Emberiza cirrus*) (Figuerola *et al.*, 1999), ukazují, že intenzita karotenoidního zbarvení může sloužit jako indikátor zdravotního stavu. Také u strnada obecného (*Emberiza citrinella*), blízkého příbuzného strnada cvrčivého, byli méně žlutí samci více parazitováni. Důsledkem toho se snížila i jejich hnízdní úspěšnost (Sundberg, 1995b). U tohoto druhu strnada samice dávají přednost žlutějším samcům (Sundberg, 1995a) a tak spářením se samcem s dobrými znaky karotenoidního opeření, může samice snížit riziko nakažení se a zároveň, v případě dědičnosti těchto vloh, zajistit svým vlastním potomkům lepší rezistenci k parazitům.

Neobvyklý jev související s karotenoidním zbarvením nacházíme u zvonohlíků zahradních (*Serinus serinus*), u nichž má množství parazitů v peří také negativní vliv na sytost jejich karotenoidního zbarvení opeření (Figuerola *et al.*, 2003). V přírodě ovšem nejlépe přežívali samci s průměrně sytým karotenoidním zbarvením (Figuerola a Senar, 2007), což autoři vysvětlují nejspíše jako zvýšený vliv predace na jasné zbarvené (a tedy nápadnější) samce a na druhé straně příliš nízkou kondici jedinců se slabým karotenoidním zbarvením. To nejspíše ukazuje na jiný trade-off: samci se sytější karotenoidním zbarvením sice mohou samicím signalizovat dobrou kondici, zároveň také zvyšovat riziko, že se stanou obětí predace.

Podobně jako u melaninů, se i u karotenoidního zbarvení pokusili McGraw a Hill (2000a) spojit zbarvení hýla mexického s dominancí v zimním hejnu. Nepodařilo se jim však najít žádnou pozitivní souvislost mezi rozsahem či barvou karotenoidního zbarvení a sociálním statutem samce. Možná překvapivě se zde však ukázala velmi mírná tendence hůře vybarvených samců být dominantnějšími nad červenějšími samci. Tuto dominanci autoři vysvětlují jako pravděpodobně zvýšenou agresi „nevýrazných“ samců, kteří se snaží dostat ke zdroji karotenoidů. Sytost žlutého karotenoidního zbarvení opeření pravděpodobně nevyovídá o sociálním postavení ani u samců strnadů obecných (Sundberg, 1995a) a ani u samců zebříček se nepodařila prokázat funkce karotenoidy zbarveného zobáku jako ukazatele statutu jedince (Etman *et al.*, 2001). Avšak samečci zebříček se v průběhu experimentu vyhýbali jiným samečkům, jejichž zobák byl přebarven na v přírodě zcela nepřírozenou zelenou. Naproti tomu červený karotenoidy zbarvený límec samců vidy límcové (*Euplectes ardens*), jehož velikost ani zbarvení nemají vliv na samičí preference (Pryke *et al.*, 2001a), pravděpodobně slouží jako signál sociálního statutu (Pryke *et al.*, 2001b; Andersson *et al.*, 2002). Samci

s větším a červenějším límcem obhajovali větší teritoria a zároveň byli méně agresivní k atrápám samců, které měly větší a červenější límce, než oni sami.

## 2.3 Strukturální a ultrafialové zbarvení

Posledním typem zbarvení u pěvců je tzv. strukturální zbarvení. To dává vzniknout nejen odstínům modré, zelené a kovově lesklému zbarvení (tzv. irizace), ale i leskle černé barvě a čistě bílému zbarvení (Pryke, 2007). Tohoto zbarvení je dosaženo polarizací nebo rozptýlením světla mikrostrukturami v opeření, například pravidelným střídáním vrstev melaninu a keratinu (Doucet *et al.*, 2006; Shawkey *et al.*, 2006a). Jejich uspořádání ovlivňuje spektrální charakteristiky opeření a tedy jeho barvu (Andersson, 1996; Shawkey *et al.*, 2003, 2005). I z důvodu přítomnosti melaninu v mikrostrukturách, není vyčleňování strukturálního zbarvení jako dalšího způsobu tvorby barev nejspíše příliš vhodné. Navíc strukturální zbarvení doprovází často melaninové (Shawkey *et al.*, 2006a) nebo karotenoidní zbarvení (Mays *et al.*, 2004; Shawkey a Hill, 2005; Leitão *et al.*, 2014). Pakliže však budeme mít tuto skutečnost na paměti, odlišení strukturálního zbarvení, jako samostatného typu má, i v rámci zachování přehlednosti a jednotnosti s většinou studií, své opodstatnění.

V souvislosti se strukturálním zbarvením se v této kapitole budu zabývat i ultrafialovým zbarvením. Je to totiž právě strukturální zbarvení, u kterého velmi často nalézáme odraz v ultrafialové části spektra (Pryke, 2007). Ultrafialovou složku lze však nalézt také u karotenoidních a melaninových zbarvení (Burkhardt, 1989; Burkhardt a Finger, 1991; Hegyi *et al.*, 2007), proto tyto studie uvedu v této kapitole.

I u strukturálního zbarvení a jeho optických vlastnostech v ultrafialovém záření se zkoumala možnost jeho využití jako ukazatele kondice jedince. Pozitivní vliv stravy na kvalitu strukturálního zbarvení byl objeven například u samců vlhovce hnědohlavého (McGraw *et al.*, 2002), strnadce zimního (*Junco hyemalis*) (McGlothlin *et al.*, 2007) a samic salašníka modrého (Siefferman a Hill, 2005). Naproti tomu u samců čížka žlutého tato souvislost nalezena nebyla (Shawkey *et al.*, 2006b). Ve studii Siitariové a Hupty (2000) se samci lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) s vyšším podílem ultrafialové složky v opeření vraceli ze zimovišť dříve, než samci s nižším podílem UV.

Rozdílných výsledků bylo dosaženo ve dvou studiích a to dokonce u stejného druhu, jakariniho modročelého (*Volatinia jacarina*). Doucet (2002) pozitivní spojitost mezi samcovou kondicí a vybarvením modro černého opeření, zasahujícího do ultrafialové části spektra, našla; Costa a Macedo (2005) nikoliv. Podobně nejednoznačné výsledky přinesl i výzkum na dlaskovci modrém (*Passerina caerulea*), s modrým strukturálním zbarvením opeření s variabilní UV složkou. Zdá se, že u tohoto druhu strukturální zbarvení opeření opravdu nese informaci o samcově kondici, o jeho schopnosti udržet kvalitní teritorium a o jeho rodičovském úsilí (Keyser a Hill, 1999, 2000). Modřejší a sytější vybarvení samci si ve všech ohledech vedli lépe. Zdá se tedy pravděpodobné, že by modré opeření samců mohlo hrát roli v samičích preferencích podobně, jako u druhů popsaných o něco výše. Nicméně samice dlaskovce modrého v laboratorním pokusu, kde bylo manipulováno s barvou samcova strukturálního opeření, se na základě této barvy nerozhodovaly. A to i přesto, že v tomto případě byla dodržena přirozená variabilita intenzity modrého zbarvení (Ballentine a Hill, 2003).



Výše uvedené studie naznačují, že i strukturní zbarvení by mohlo vypovídat o kondici samce. Proto se u řady ptačích druhů výzkum zaměřil i na samičí preference s ohledem na strukturní a ultrafialové zbarvení. Důležitost ultrafialové složky pro samičí volbu se prokázala u řady druhů pěvců, kdy samice jasně preferovaly samce s ultrafialovou složkou v opeření před samci, kteří byli umělým zásahem o ultrafialovou složku svého opeření připraveni (Bennett *et al.*, 1996; Andersson a Amundsen, 1997; Hunt *et al.*, 1999; Leitão *et al.*, 2014). Výsledky těchto studií však mohou být zkresleny tím, že samice měly na výběr pouze ze samců s UV složkou v opeření a bez ní, což pravděpodobně neodráží přirozenou variabilitu (Pryke, 2007). Lze tedy říci, že ultrafialová složka má pro pěvce význam, ale vyvozovat její vztah k samičí volbě je kvůli nepřirozeným experimentálním podmínkám problematické.

Že ale samice dokáží rozlišovat mezi samci i na základě jejich přirozených odlišností opeření v ultrafialovém spektru, ukázaly až další práce. Samice sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) si vybíraly samce se sytější ultrafialovým zbarvením (Bennett *et al.*, 1997; Andersson *et al.*, 1998; Hunt *et al.*, 1998). Stejně tak je tomu nejspíše i u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*), kde spektrální charakteristiky strukturního zbarvení společně s věkem korelovaly se samcovým úspěchem v získávání mimo-párových kopulací (Bitton *et al.*, 2007). Navíc se tyto charakteristiky strukturního zbarvení samců ukázaly být dobrým prediktorem jejich přežití mimo hnízdní období (Bitton a Dawson, 2008). Ke strukturním barvám se řadí i poněkud přehlížená barva bílá a i ta může hrát v samičím výběru roli. Samice strnadce zimního totiž vykazují preference pro samce s větším podílem bílé barvy v ocasních perech (Hill *et al.*, 1999b). I v tomto případě si tak mohou pravděpodobně vybrat samce v lepší kondici.

Výsledky studií, zkoumajících u dvou blízce příbuzných druhů – salašníka horského (*Sialia currucoides*) a salašníka modrého, zda může strukturní zbarvení samic sloužit jako ukazatel kvality rodičovské péče, jsou protichůdné. Zatímco u samic salašníka horského strukturní zbarvení nekoreluje s kvalitou jejich rodičovské péče (Morrison *et al.*, 2014), kvalita strukturního zbarvení samic salašníka modrého naopak s rodičovskou péčí koreluje pozitivně. Kvalitněji zbarvené samice salašníků modrých dříve zahnízdily a měly vyšší reprodukční úspěch (Siefferman a Hill, 2005). To naznačuje, že u tohoto druhu jsou to samice, kdo je pod selekčním tlakem ze strany samců. Nicméně i u samců salašníka modrého byla nalezena pozitivní korelace strukturního zbarvení a jeho ultrafialové složky s kvalitou rodičovské péče (Siefferman a Hill, 2003) a tak přesný vztah tohoto zbarvení není zcela jasný.

Strukturní a ultrafialové zbarvení peří bylo zkoumáno i z hlediska vlivu parazitace. Například v černomodré náprsnice jakariniho modročelého množství per a intenzita jejich zbarvení negativně koreluje s mírou parazitace kokcidiózami (Costa a Macedo, 2005). I u lemčíka hedvábného (*Ptilonorhynchus violaceus*) byla nalezena negativní závislost mezi kvalitou jeho modrého strukturního zbarvení se silnou ultrafialovou složkou a množstvím krevních parazitů (Doucet a Montgomerie, 2003a; b). Navíc, s ohledem na téma práce, poněkud nezvyklá souvislost s úrovní parazitace byla nalezena i u samcova loubí. To je stavba charakteristická pro mnohé zástupce čeledi lemčíkovitých (Ptilonorhynchidae), která slouží výhradně k přilákání samice (Rowland, 2008). Kvalita loubí u lemčíka hedvábného negativně koreluje s množstvím ektoparazitů a navíc pozitivně s kvalitou samcova opeření (Doucet a Montgomerie, 2003a) – to je zajímavé

propojení samotného fenotypu jedince s jeho „rozšířeným fenotypem“. V jiné studii na vlaštovce obecné ovšem žádný vztah mezi úrovní parazitace a kvalitou strukturního/ultrafialového opeření nalezen nebyl (Perrier *et al.*, 2002). Stejně tak variabilita v ultrafialovém spektru opeření vlaštovky obecné nekorelovala ani s kondicí jedince, ani s jeho rodičovským úsilím (Perrier *et al.*, 2002). To naznačuje, že vztah mezi strukturním opeřením a mírou parazitace nemusí být u všech druhů pěvců stejný.

Že je strukturní zbarvení pro samice některých druhů pěvců přeci jen důležité, ukazují i studie, kde samice dokáží ovlivnit poměr pohlaví, ve prospěch samců, pakliže jejich partnerem je samec s atraktivním strukturním zbarvením. Takovými druhy jsou například lejsk bělokrký (*Ficedula albicollis*) (Ellegren *et al.*, 1996) a sýkora modřinka (Sheldon *et al.*, 1999; Griffith *et al.*, 2003), u níž se navíc podařilo zjistit, že samci se sytější ultrafialovým zbarvením měli větší pravděpodobnost přežití do následujícího roku. To by mohlo být výhodné i pro samičky. Posunutím poměru pohlaví ve prospěch synů, dá samice vznik potomstvu, které bude mít vyšší šanci na přežití a tím pádem i na předání svých genů do dalších generací. Sami autoři ale přiznávají, že tento pozitivní vztah mezi sytostí UV zbarvení a pravděpodobností přežití byl zjištěn jen na základě krátkodobého pozorování a že je třeba dalšího výzkumu.

Vzhledem k někdy protichůdným výsledkům studií, které se zabývaly spojitostí strukturního nebo ultrafialového zbarvení s kondicí jedince jakožto nákladného znaku, se nabízí ještě možnost využití tohoto typu zbarvení jako signálu sociálního statutu. Studií na toto téma u pěvců bohužel není příliš mnoho, ale určitá spojitost dominance s velikostí bílé (strukturní) čelní skvrny však byla vypořádána u samců lejska bělokrkého (Pärt a Qvarnström, 1997).

Samci amadiny Gouldové (*Erythrura gouldiae*), velmi pestře zbarveného drobného pěvce, se vyskytují ve třech rozdílných geneticky podmíněných barevných mutacích: s červenou, žlutou (karotenoidní) a černou (melaninovou) hlavou (obr. 4), mezi kterými nejsou žádné přechody. Jedinci se žlutou hlavou jsou mezi všemi třemi mutacemi nejméně dominantní, následování černou mutací. Červenohlaví samci jsou nejdominantnější a ostatní barevné mutace se jim (a experimentálně pozměněným ptákům na červené) vyhýbaly. Pakliže se však porovnává dominance v rámci jedné barevné mutace, je to poté sytost a velikost modrozeleného límce (s podílem odraženého světla v ultrafialové oblasti), který určuje dominanci jedince a který zároveň hraje roli v samičích preferencích u tohoto druhu. Podle autorů by tento složitý způsob určování dominance mohl naznačovat rozdílné životní strategie každé z barevných mutací – ty jsou navíc v přírodě zastoupeny značně nerovnoměrně<sup>2</sup> (Pryke a Griffith, 2006).



**Obr. 4:** Tři barevné mutace amadiny Gouldové (*Erythrura gouldiae*). Vyobrazení jedinci jsou samci.

<sup>2</sup> Poměr černých a červených variant je v přírodě zhruba 3:1, žlutá mutace je ze všech nejvzácnější a tvoří pouze zlomek populace.

## 2.4 Shrnutí

Variabilita ve zbarvení druhů v rámci řádu pěvců je jednou z největších v celém ptačím světě. Od druhů zbarvených jednoduše pouze jedním odstínem hnědé či šedé po barvami hýřící druhy srovnatelné co do pestrosti například s papoušky. Není proto překvapivé, že vědeckých prací zabývajících se samičí volbou a zbarvením vzniklo obrovské množství. Ty se ve většině případů dají tematicky rozdělit podle druhu zbarvení, kterým se zabývaly – melaninovým, karotenoidním nebo strukturním. S postupným vývojem techniky do tohoto výčtu v posledních letech vstupuje ještě ultrafialové zbarvení.

Melaninovému zbarvení byla tradičně přisuzována role ukazatele sociálního postavení jedince prostřednictvím různých „odznaků“ (jako například náprsenek), které se mezi jedinci liší svou velikostí. Pro ostatní druhy signalizace (například zdravotního stavu) nebyly melaniny považovány jako vhodné, protože syntéza melaninů nebyla vnímána jako nákladný proces. Některé novější studie však naznačují, že melaniny mohou hrát v signalizaci zdravotního stavu jedince také svou roli.

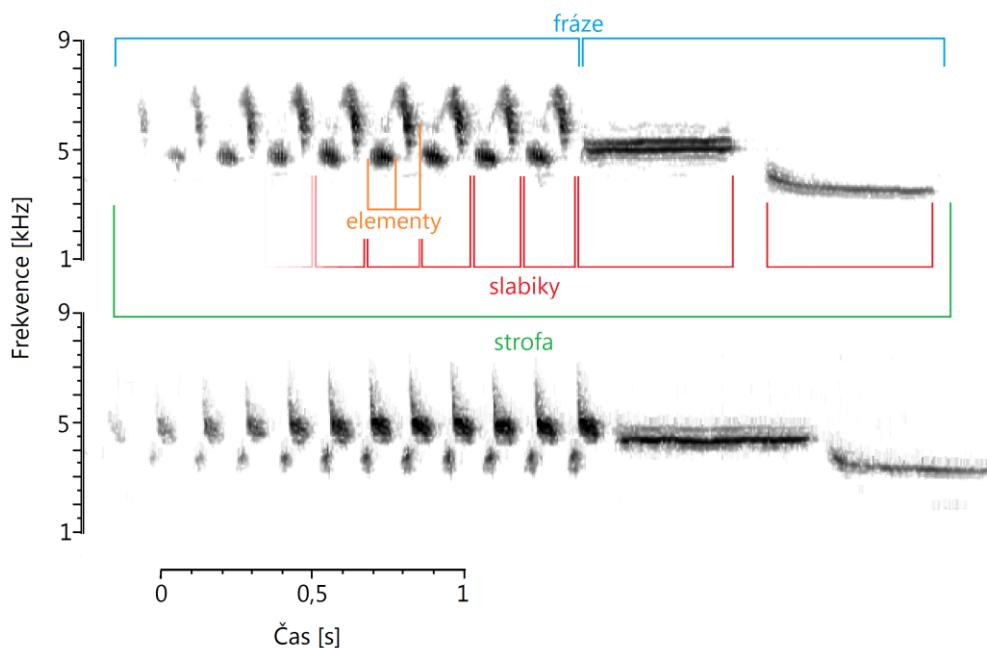
Signalizace zdravotního stavu byla tradičně přisuzována karotenoidům. Karotenoidy, které se uplatňují v imunitním systému jako antioxidanty, a jejichž získávání vyžaduje jejich aktivní vyhledávání živočichem v prostředí, se pro takovou signalizaci přímo nabízí. Pouze velmi zdatní jedinci si mohou dovolit „promrhat“ část přijatých karotenoidů jako ozdobu svého opeření. Takoví jedinci jsou pak samicemi při výběru partnera opravdu upřednostňováni. Toto tvrzení dokládá mnoho studií, existují ale i práce jiné, které karotenoidnímu zbarvení přisuzují i odlišné funkce. Mimo jiné například právě i signalizaci sociálního postavení podobně jako u melaninových „odznaků“.

Všechny tyto informace však řada druhů dokáže vyjádřit i prostřednictvím strukturního zbarvení. To vzniká rozptýlením světla v mikrostrukturách v samotném opeření, spíše než samotným odrazem od pigmentů, a právě pravidelnost a uspořádání mikrostruktur je klíčové pro výslednou barvu i sytost těchto barev. Ta navíc, zdá se, podléhá vlivům stravy nebo parazitům podobně jako pigmentové zbarvení a je tak některými druhy v tomto ohledu využívána jako signál o kondici nebo zdravotním stavu jedince. Zejména u tohoto typu zbarvení, studie občas přinášejí zcela protichůdné výsledky a jeho význam v celkovém obrazu pohlavního výběru je tak asi nejméně jasný. Se strukturním zbarvením souvisí i „nově objevený“ fenomén ultrafialového zbarvení. U celé řady pěvců bylo zjištěno, že mimo zbarvení ve viditelném spektru, disponují i pro člověka neviditelnými ornamenty v UV spektru. Studie na řadě druhů odhalily, že i tato barevná složka opeření je pro samičky důležitá a může nést stejné informace, jako ostatní druhy zbarvení. Ultrafialovým zbarvením se v posledních letech zabývalo poměrně velké množství studií. Z nich se však zdá, že v životech pěvců jde spíše „pouze“ o další barvu, kterou rozlišují, než o nějaký speciální komunikační kanál.

### 3 Zpěv

Definovat zpěv není jednoduché, a tak budu vycházet z definice, kterou používají Catchpole a Slater (2008). Ti zpěv popisují jako delší a komplexní vokalizace samců, které se objevují spontánně a jsou přednášeny primárně v hnízdním období. Zpěv v jejich pojetí se tak liší od dalších typů vokalizace, například vábení a varování, které jsou jednodušší a používány oběma pohlavími po celý rok. Sami autoři nicméně přiznávají, že tato definice není všeobjímající a ani být nemůže, neboť existuje velmi mnoho výjimek a odlišností.

Než se začnu zabývat samotnou rolí zpěvu v samičí volbě, je vhodné ujasnit si některé základní pojmy, kterými budu zpěvy popisovat. Pro účely své práce jsem převzal terminologii používanou opět Catchpolem a Slaterem (2008) a případné odlišnosti v některých studiích konkrétně uvedu. Zpěv mnohých druhů ptáků sestává z jednotlivých přednesů oddělených delšími časovými úseky – z tzv. *strof* (obr. 5). Počet typů strof se může lišit uvnitř druhu mezi jednotlivými samci. Souhrnu strof, které daný jedinec používá, říkáme *repertoár*. Jednotlivé strofy se skládají z *frází* a ty zase z různého počtu *slabik*. Nejmenší jednotkou jsou *elementy*, z nichž se skládají jednotlivé slabiky. Některé slabiky jsou ovšem tvořeny jen jedním elementem. Element zde definuji jako jednu souvislou „linku“ na sonogramu (obr. 5). U některých druhů pěvců, například u rákosníků rodu *Acrocephalus* (Catchpole, 1980), však není možné určit jejich repertoár počtem různých strof, protože každá strofa je jedinečnou kombinací většího počtu slabik. V takovém případě šíři repertoáru určujeme jako počet všech typů slabik, které jedinec používá.



**Obr. 5:** Sonogram dvou různých strof z jedné nahrávky zpěvu stmada obecného (*Emberiza citrinella*). Barevně jsou u první strofy vyznačeny její jednotlivé části

Mimo termínů popisujících jednotlivé součásti ptačího zpěvu bych zde rád zavedl ještě tzv. trylek a frekvenci zpěvu odvozenou z anglického termínu *song rate*. Trylkem rozumíme, podobně jako v hudební terminologii, opakování slabik (z jednoho i více elementů) v rychlém sledu za sebou. Frekvence zpěvu je počet jednotlivých strof za časovou jednotku. Obdobný význam mají i termíny frekvence trylek nebo frekvence slabik, které, analogicky k frekvenci zpěvu, vyjadřují počet jednotlivých trylek nebo slabik.

### 3.1 Funkce zpěvu

Zpěv ptáků má dvě hlavní funkce. První z nich je obrana teritoria (například Krebs *et al.*, 1978); Yasukawa, 1981). Druhou zásadní funkcí je přilákání samic, jak prokázaly například playbackové experimenty Erikssona a Wallina (1986) a Mountjoye a Lemona (1991), kde samice preferovaly hnízdní dutiny s přehrávkou samčího zpěvu před těmi bez něj. Toto zjištění podporuje i fakt, že u řady druhů samci po spárování výrazně omezí zpěv nebo od něj úplně upustí (například Greig-Smith, 1982; Albrecht a Oring, 1995). Samičí preference pro zpěv je však přece jen snazší zkoumat v laboratorních podmínkách. S vhodnou metodou, která se později široce rozšířila, přišli King a Westová (1977). Tato metoda využívá speciálního postoje samice – tzv. *copulation solicitation display* (zkr. CSD), který za normálních okolností u mnoha druhů signalizuje ochotu samic pářit se (Searcy, 1992; Drachmann *et al.*, 1997; White *et al.*, 2006).

Zpěv má oproti zbarvení také výhody. Akustický signál se může snáze šířit v nepřehledném prostředí a samice tak mohou vyhodnocovat samce na větší vzdálenost. To může být výhoda při porovnávání potenciálních partnerů. Studie provedené na lejských černoohlavých (Dale *et al.*, 1990, 1992) a rákosníku velkém (Bensch a Hasselquist, 1992) ukázaly, že samice skutečně navštíví teritoria většího počtu zpívajících samců před tím, než si jednoho z nich vyberou za otce svých potomků. Samičky jsou navíc nejspíše schopny vyhodnotit i simulovaný pěvecký souboj svého sociálního partnera a potenciálního narušitele teritoria, jak bylo prokázáno například u sýkory koňadry a sýkory černohlavé (Otter *et al.*, 1999; Mennill *et al.*, 2002, 2003). Úspěch či neúspěch samců sýkory černohlavé v simulovaných pěveckých soubojích ovlivnil, jak moc jejich samičky následně vyhledávaly mimo-párové kopulace u jiných samců (Mennill *et al.*, 2002, 2003).

Z výše uvedených studií je zjevné, že samice jsou ptačím zpěvem opravdu přitahovány a navíc si dokáží mezi zpívajícími samci vybrat ty lepší. V mnoha případech ale zůstává otázkou, podle čeho vlastně samice samce hodnotí.

### 3.2 Velikost repertoáru

Jednou ze zkoumaných možností je velikost samcova repertoáru. Studie provedené na vlhovci červenokřídlém a drozdci mnohohlasém (*Mimus polyglottos*) ukázaly pozitivní korelaci mezi velikostí samcova repertoáru a rozlohou jeho teritoria. Za předpokladu, že velká teritoria mají kvalitní samci, může být velikost repertoáru zástupným ukazatelem samcových kvalit a tedy předmětem samičích preferencí (Howard, 1974; Yasukawa *et al.*, 1980). I v řadě dalších terénních studií můžeme najít nepřímé důkazy o tom, že samci s většími repertoáry jsou samicemi preferováni. V tomto ohledu jsou jedněmi z nejprostudovanějších rákosníci rodu *Acrocephalus*. Například polygynní rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) zpívá dvěma odlišnými způsoby. První zahrnuje krátký a nepřiliš variabilní zpěv, druhý naopak dlouhý, a na různé slabiky bohatý zpěv. Krátký zpěv samci používají v teritoriálních potyčkách, zatímco ten dlouhý slouží k přilákání samice, a proto od něho po spárování samci upouštějí (Catchpole, 1983). Autor Catchpole (1986) později našel pozitivní korelaci mezi velikostí samcova repertoáru a kvalitou jeho teritoria. Kvalitní teritorium přilákalo více samic a samotná velikost repertoáru pak korelovala také s množstvím jeho potomků. V dlouhodobé studii provedené Hasselquistem *et al.* (1996) byli samci s větším repertoárem častěji vybíráni samicemi pro mimo-párové a jejich potomci měli po opuštění hnízda vyšší pravděpodobnost přežití.

I u příbuzného, sociálně monogamního, druhu rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*) dávají samci s větším repertoárem samicím celou řadu výhod: mají větší teritoria (Buchanan a Catchpole, 1997), poskytují svým mláďatům lepší rodičovskou péči (Buchanan *et al.*, 1999; Buchanan a Catchpole, 2000) a navíc mají takoví samci menší počet krevních parazitů (Buchanan *et al.*, 1999). V laboratorních experimentech se zjistilo, že samice jasně preferovaly (měřeno množstvím CSD) nahrávky samců s většimi repertoáry (Catchpole *et al.*, 1984). Preference samic pro větší repertoáry byla poté nalezena u některých dalších druhů, například u špačka obecného (Eens *et al.*, 1990; Mountjoy a Lemon, 1996), strnada obecného (Baker *et al.*, 1987), sýkory koňadry (Baker *et al.*, 1986) nebo strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) (Searcy, 1984; Searcy a Marler, 1984).

Většina výše zmíněných studií samicích preferencí byla provedena jako laboratorní experimenty, kde se preference velikosti repertoáru usuzovaly z počtu CSD vůči jednotlivým experimentálním playbackům. Nicméně Searcy (1984), který takto zjistil preference samic strnadce zpěvného v laboratoři, v terénním experimentu u tohoto druhu žádné takové preference nenašel. Velikost repertoáru nebyla spojená s vlastnostmi teritoria nebo samce ani v následující studii Searcyho *et al.* (1985). U jiné populace strnadců zpěvných ale samci s větším repertoárem udrželi svá teritoria déle a měli větší celoživotní reprodukční úspěch (Hiebert *et al.*, 1989). Rovněž vykazovali větší míru genetické heterozygoty, s čímž byla spojena i zvýšená imunita (Reid *et al.*, 2005). Příčinu protichůdných výsledků těchto studií je možné hledat i u samotného strnadce zpěvného. Ten totiž ve svém rozsáhlém areálu vytváří 25 poddruhů, které se liší jak habitatovými preferencemi, tak zbarvením a strukturou zpěvu (shrnuto v Patten a Pruett, 2009). Je tedy možné, že různé populace jsou vystaveny různým selekčním tlakům.

Byers a Kroodsma (2009) ve svém review zjistili, že většina studií podporující vliv velikosti repertoáru na samicí volbu, byla provedená v laboratorních podmínkách. V terénních pracích se tento vliv většinou neukázal, případně hrála roli i kvalita teritoria. Autoři navíc přistupovali k laboratorním studiím poměrně skepticky, když naznačovali, že samice, která krom velikosti repertoáru nemá o samci žádnou jinou informaci, může v takto nepřírodných podmínkách vykazovat preference pro znak, který by pro ni jinak byl podružný. Dále také částečně zpochybňují roli CSD jako vhodné metody měření samicích preferencí. Rozporuplné výsledky přinášejí i srovnávací studie. V některých se ukázala pozitivní nebo negativní závislost mezi velikostí repertoáru a způsobem rozmnožování (polygamní nebo monogamní), v jiných se nepodařilo najít závislost vůbec žádnou. To naznačuje, že role velikosti repertoáru v samicích preferencích není jednoznačná, ale pravděpodobně se napříč taxonomickými skupinami velmi liší (shrnuto v Catchpole a Slater, 2008).

Alternativní hypotézu vzniku větších repertoárů nabízí ve své studii Logue a Forstmeier (2008). Za předpokladu, že samice jsou schopny posoudit samce podle zpěvu, je pro kvalitního samce výhodné, když zpívá stejný zpěv, jako jeho sok. V takovém případě totiž samice může ze zpěvu velmi snadno zjistit samcovy kvality porovnáním jeho zpěvu se zpěvem soka. Pro méně kvalitního samce je v takovou chvíli výhodné začít zpívat zpěv složený z jiných strof popř. slabik a to nejlépe takový, který jeho „lepší“ sok nezná. To by samo o sobě mohlo vést ke vzniku velkých repertoárů.

### 3.3 Navýšení produkce

Jak jsem již uvedl na začátku kapitoly u definic repertoárů, mezi pěvci existují dva typy zpěváků, lišící se ve způsobu přednesu zpěvu. Jedni zpívají dlouho nepřetržitě a velikost repertoáru se u nich určuje jako počet různých slabik, které používají. Druhou skupinou jsou ti, kteří zpívají jednotlivé kratší strofy oddělené víceméně dlouhými pauzami. A právě délka těchto pauz, respektive již dříve zmíněná frekvence zpěvu, je další charakteristikou, na kterou se nyní zaměřím.

Každý samec stojí před rozhodnutím, zda zpívat, či se krmit; obě dvě činnosti naráz dělat nemůže (například Radesäter *et al.*, 1987; Reid, 1987). A protože pták, který musí věnovat více času vyhledávání potravy, nemůže zpívat, je možné, že by samice mohla získat představu o kvalitě samce a jeho teritoria i podle toho, jak často zpívá.

Jeden z prvních výzkumů na toto téma byl proveden Paynem a Paynovou (1977) na atláskovi malém (*Vidua chalybeata*), kde se samci, jež zpívali častěji, častěji pářili. Další studie na lejsku černokrkém (*Alatalo et al.*, 1990), sněhuli severní (*Plectrophenax nivalis*) (Hofstad *et al.*, 2002) nebo budníčku velkém (*Phylloscopus trochilus*) (Radesäter *et al.*, 1987) ukázaly, že samci s vyšší frekvencí zpěvu se dříve spárovali. To nepřímo nasvědčuje tomu, že samice upřednostňují samce, kteří zpívají častěji. Z výsledků studií Reida (1987) a Radesäter a Jakobssona (1989) se však zdá, že frekvence zpěvu vypovídá spíše o kvalitě teritoria, hlavně o množství potravy v teritoriu, a tedy samcových schopnostech kvalitní teritorium získat a udržet.

Další studie napovídají, že předchozí závěry nemusí platit obecně. Bramborníci černohlaví (*Saxicola rubicola*) s vyšší frekvencí zpěvu vykazovali vyšší rodičovskou péči a ochranu hnízda před predátory (Greig-Smith, 1982), stejně jako sýkora lužní (Orell *et al.*, 1997), ale ani v jedné studii neměl samec bramborníčka s nejvyšší frekvencí zpěvu také největší reprodukční úspěch. To Orell *et al.* (1997) vysvětlují možným vlivem kvality samice. U tyrana obecného (*Tyrannus tyrannus*) a hýla mexického frekvence zpěvu pozitivně korelovala s velikostí snůšky (Mennill *et al.*, 2006; Murphy *et al.*, 2008) a tak je možné, že v některých případech může vypovídat i přímo o kvalitách samce.

V jiných studiích však překvapivě frekvence zpěvu korelovala s reprodukčním úspěchem samců negativně (Garamszegi *et al.*, 2007; Nemeth *et al.*, 2012). Interpretace těchto výsledků není snadná, ale v obou studiích se podařilo zjistit, že frekvence zpěvu negativně koreluje také s věkem samce. Mladí samci lejska bělokrkého mají menší repertoár, než samci starší a autoři tak spekulují, že zvýšením frekvence zpěvu mohou mladí ptáci kompenzovat svůj omezený repertoár (Garamszegi *et al.*, 2007). Podporu lze nalézt ve studii provedené na samičkách strnadce bělokorunkatého provedenou Wassermanem a Ciglianem (1991). Samičky v této studii, při stejné úrovni frekvence zpěvu, jednoznačně preferovaly zpěv s větším repertoárem. Poté však autoři jednotlivé zpěvy sjednotili podle frekvence slabik a to tak, že nahrávkám zpěvu s menším repertoárem byla uměle navýšena frekvence zpěvu, aby počet jednotlivých slabik za časovou jednotku byl u všech nahrávek shodný. V takovém případě se preference samic pro větší repertoár se vytratila.



### 3.4 Struktury zpěvu náročné na produkci

Jednu z možností, jak zaujmout samičku, navýšit frekvence zpěvu, a tedy zpívat častěji, jsem již ukázal. Další možností, je zaměřit se na části zpěvu náročné na produkci, vhodné jsou tzv. trylky. Podos (1996, 1997) u řady zástupců čeledi Emberizidae a některých zástupců dalších čeledí našel horní limit produkce trylků ve zpěvech jednotlivých druhů. Zároveň vyznamenal, že zde existuje trade-off mezi frekvenčním rozsahem jednotlivých slabik trylky a rychlostí jejich opakování – frekvence trylků. Zdá se, že takový trade-off lze vysvětlit fyziologickými omezeními. Aby totiž mohl samec zaspívat tón o vysoké frekvenci, musí široce otevřít zobák. Při hlubokých tónech musí zobák naopak přivřít (Westneat *et al.*, 1993; Podos *et al.*, 2004). Aby dosáhl rychlého trylku s velkým frekvenčním rozsahem, je nutné otevírat a zavírat zobák velmi rychle po sobě (Hoese *et al.*, 2000). Samci strnadců mokřadních (*Melospiza georgiana*) se během učení svého zpěvu na vyvážení frekvence trylků a jejich frekvenčním rozsahem zřejmě zaměřují. Samci, kterým byl pouštěn zpěv z trylků, které byly experimentálně upraveny tak, aby se nacházely nad hranicí toho, co je pro tento druh možné vyprodukovat, se své zpěvy naučili s chybami (Podos, 1996). Navíc u tohoto druhu, stejně jako u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), byli samci s lepšími trylkami těžší, než ti s trylkami horšími, a samice pak přesvědčivě upřednostňovaly právě samce s lepšími trylkami (Ballentine *et al.*, 2004; Ballentine, 2009; Weiss *et al.*, 2012).

Jak jsem uvedl, podobnou hranici mezi frekvenčním rozsahem a frekvencí trylků se podařilo najít u většího počtu druhů (Podos, 1997), a tak se spolu s výše zmíněnými studiemi nabízí závěr, že frekvence trylků nějakým způsobem vypovídá o samcově kvalitě. Nicméně i v tomto případě existuje výjimka. Ve zpěvu strnadce zimního se žádný trade-off mezi frekvenčním rozsahem a úrovní frekvencí trylků nepodařilo nalézt (Cardoso *et al.*, 2007). Autoři studie ale našli negativní korelaci mezi frekvenčním rozsahem trylky a jeho amplitudou a i to podle nich naznačuje, že jsou trylky strnadce zimního náročné na produkci, i když zřejmě jiným způsobem. Například u budníčka temného (*Phylloscopus fuscatus*) samci, kteří dokázali zpívat jednotlivé slabiky s větší amplitudou, měli se samicemi více mimo-párových kopulací a vyšší pravděpodobnost přežití mimo hnízdní období roku. Takoví samci tyto slabiky také častěji používali a i zde lze tedy usuzovat na vliv samičí volby (Forstmeier *et al.*, 2002). Ta u čeledi lesňáčkovitých (Parulidae) nejspíše vedla k méně obvyklému jevu a to k poklesu jinak celkové diverzity slabik v repertoáru druhu na úkor zvýšení frekvence trylků. Autoři to vysvětlují tím, že pakliže trylky opravdu vypovídají o vlastnostech samce lépe, než jiné slabiky, tak upřednostňování trylků samicemi povede k nárůstu jejich počtu ve zpěvu daného druhu na úkor počtu typů ostatních slabik. Trylky se tak vyvinou až na samou hranici fyziologických možností druhu (Cardoso a Hu, 2011). Při pohledu na samičí volbu v rámci jednoho druhu to však platit nemusí. Kvalita trylků samců rýžovníka šedého (*Lonchura oryzivora*) pozitivně korelovala s celkovou komplexitou zpěvu (tedy i počtem slabik) (Kagawa a Soma, 2013).



### 3.5 Je zpěv nezfalšovatelný signál?

Podobně jako u zbarvení, lze najít i u zpěvu studie, které se zabývaly otázkou, jestli je zpěv pro ptáky nějakým způsobem nákladný na produkci a tím pádem i nezfalšovatelný. V předchozí podkapitole jsem uvedl, že produkce určitých slabik je pro ptáky náročná a samice preferují ty jedince, kteří je umějí vyprodukovat nejlépe (Ballentine *et al.*, 2004). Vallet a Kreutzer (1995) v laboratorním experimentu přišli na to, že samice kanárů mnohem častěji prováděly CSD ve chvíli, kdy slyšely určité typy slabik. Tyto slabiky, nazývané „sexy slabiky“, se vyznačují rychlým opakováním, velkým frekvenčním rozsahem a využíváním obou částí syringu (Vallet *et al.*, 1998; Suthers *et al.*, 2012). Sexy slabiky jsou z těchto důvodů nejspíše náročné na produkci a tak mohou pravdivě vypovídat o samcových kvalitách (Suthers *et al.*, 2012). Sexy slabiky navíc u samic kanárů stimulují ukládání testosteronu do jejich vajíček (Gil *et al.*, 2004). I u některých druhů strnadců, kteří mají ve svém repertoáru trylky, by se také mohlo jednat o sexy slabiky (Ballentine, 2009).

Zpěv může být náročný na produkci i v poněkud jiném směru. To, jak konzistentně samec zpívá, tedy jak dobře je schopen produkovat slabiky, trylky či celé strofy stejného typu stejným způsobem, zřejmě záleží na celé řadě faktorů včetně synchronizace mozkových center a svalů v syringu (shrnuto v Sakata a Vehrencamp, 2012). A z četné řady studií se zdá, že samcova schopnost zpívat konzistentně může vypovídat nejen o jeho věku (Botero *et al.*, 2009; de Kort *et al.*, 2009; Rivera-Gutierrez *et al.*, 2010), ale i o jeho přežívání (Rivera-Gutierrez *et al.*, 2010) a může ovlivňovat i jeho úspěch v mimo-párových kopulacích (Byers, 2007; Botero *et al.*, 2009).

I na samotný zpěv ptáků je možno nahlížet jako na energeticky náročnou záležitost, kterou si mohou dovolit jen kvalitní samci. Nicméně poslední studie ukazují, že samotná produkce zpěvu pro ptáky energeticky náročná není a příliš se neliší ani mezi druhy, které se výrazně liší velikostí svých repertoárů (Oberweger a Goller, 2001).

Stejně jako u zbarvení, tak i u zpěvu se nabízí možnost signalizovat zpěvem zdravotní stav. Ale i v tomto případě přinášejí studie rozporuplné výsledky. Například vlhovci červenokřídlí nevykazují žádné ovlivnění zpěvu parazity (Weatherhead *et al.*, 1993). Na druhou stranu frekvence zpěvu a délka strof špačka obecného pozitivně korelovala s výkoností jeho imunitního systému (Duffy a Ball, 2002) a autoři v již zmíněné studii u rákosníka proužkovaného našli negativní korelaci s velikostí repertoáru a mírou napadení ptačí malárií (Buchanan *et al.*, 1999). Navíc se zdá, že napadení parazity v raném věku může mít neblahý vliv na pozdější schopnost ptačích samců dobře zpívat. U velmi mladých samců kanárů mělo totiž napadení ptačí malárií negativní dopad na řídicí centra zpěvu v mozku. Právě to mělo nejspíše za následek snížený repertoár jejich zpěvu v dospělosti (Spencer *et al.*, 2005a). Je tedy zřejmé, že alespoň u některých druhů mohou samice spárením s lépe zpívajícím samcem získat nějakou výhodu pro sebe nebo své potomstvo, v tomto případě tedy zdravého samce nebo rezistenci proti parazitům u svých potomků. Roli parazitů ve formování ptačího zpěvu, a zejména velikosti repertoáru, dále podporují srovnávací studie na celé řadě druhů pěvců, kde větší repertoár předznamenával lepší imunitní systém (Møller *et al.*, 2000; Garamszegi *et al.*, 2003).

Takovou zátěží v mládí, která ovlivní do budoucna schopnost samce produkovat kvalitní zpěv, nemusí být pouze parazit. U různých druhů pěvců se podobně negativně na kvalitě zpěvu podepsala i experimentálně ochuzená strava během rané vývojové fáze (Nowicki *et al.*, 2002; Buchanan *et al.*, 2003). U zebříček pestrých měla podobný vliv nejen ochuzená strava, ale nezávisle na ní i zvýšená hladina stresových hormonů (Spencer *et al.*, 2003). Stres se navíc u tohoto druhu podepsal i na velikosti řídicích center zpěvu v mozku (Buchanan *et al.*, 2004). Stejných výsledků bylo dosaženo i u strnadců zpěvných a to i u samic (MacDonald *et al.*, 2006). Podle autorů by to mohlo mít za následek nejen špatné učení zpěvu u samců, ale i horší schopnost vyhodnocovat zpěv u samic, podobně jako u samic zebříček (Holveck a Riebel, 2010). Ty jsou za normálních okolností na základě zpěvu schopny vnímat rozdíly mezi samci ovlivněnými nutričním stresem a těmi, kteří ovlivnění nebyli a následně si pak vybírat samce, kteří tímto stresem v mládí neprošli (Spencer *et al.*, 2005b). V předchozích podkapitolách jsem uvedl, že kvalita zpěvu některých druhů pozitivně koreluje s rodičovskou péčí samců. Z výsledků studií vlivu stravy a stresu v mládí na zpěv lze usuzovat, že v případě, že by si samice zvolila samce, který péči potomkům dostatečně nevěnuje, riskuje, že budou její potomci během růstu trpět nedostatkem potravy. To by tedy u potomků mohlo mít neblahý vliv na jejich pěvecké schopnosti a v konečném důsledku i sníženou schopnost svým nedokonalým zpěvem přivábit partnerku a tedy zajistit přenos genů do další generace. Je proto pravděpodobné, že zpěv nebo spíše jeho určité vlastnosti, jsou nezfalšovatelným signálem, i když způsob této signalizace může být velmi různorodý.

### 3.6 Shrnutí

Zpěv je pravděpodobně pro většinu lidí nejcharakterističtější vlastností pěvců. A jsou to právě pěvci, kteří, pomocí svého jedinečně stavěného hlasového aparátu, dokáží vyluzovat jedny z nejkompexnějších zvuků a celých melodií mezi ptáky. Podobně jako u zbarvení, i zde tak najdeme velké množství studií, které zkoumaly vliv zpěvu na samičí volbu a zaměřily na jeho jednotlivé aspekty. Jedním z nich je například velikost samcova repertoáru. Mezi těmito studii se našla celá řada, která ukazovala na jeho pozitivní vliv, ale i takové, které jeho důležitost v samičí volbě zpochybňovaly. Velikost repertoáru totiž u celé řady studií velmi často korelovala i s jinými vlastnostmi samce a jeho teritoria a tak je velmi těžké učinit jednoznačný závěr. Existují ale i poměrně recentní studie, ve kterých bylo zjištěno, že stres během raného vývoje má na velikost repertoáru vliv. Je tedy možné, že velikost repertoáru nevypovídá o samcově aktuálním stavu, ale spíše o jeho minulosti.

Pozornost jsem poté zaměřil na studie, které se zabývaly i jinými vlastnostmi zpěvu. Jednou z takových je frekvence zpěvu. Nicméně i studie na toto téma nepřinesly jednoznačné závěry a zdá se, že frekvence zpěvu jedince také vypovídá spíše o kvalitách jeho teritoria než o jedinci samotném. I to však nakonec může být pro samici cenná informace.

Další zajímavou součástí ptačího zpěvu jsou trylky a jejich provedení. Samci při přednesu trylek stojí před nesnadným úkolem. Není totiž možné zpívat trylky v rychlém sledu a zároveň s širokým frekvenčním rozsahem. Pouze vysoce kvalitní samec je schopen zpívat trylky, které se blíží fyziologickému limitu druhu a jsou to právě takoví samci, kteří jsou samicemi preferováni. Podobně náročným slabikám v repertoáru kanárů se proto říká sexy slabiky. To naznačuje, že i zpěv, přestože jeho produkce samotná není příliš

energeticky náročná, by mohl být nezfalšovatelným signálem. Další podporu lze najít v již zmíněných studiích, které ukazují, že samci, kteří trpěli během svého vývoje nějakým typem stresu, včetně různých onemocnění, nejsou v dospělosti tak dobří zpěváci. To má za následek snížený úspěch u samic.

## 4 Studie o zpěvu a zbarvení

Až doposud jsem se zabýval studiemi, které se více méně zaměřily na jeden znak; ať už vybarvení opeření nebo zpěv. Ale již Darwin (1874) si ve svém díle o pohlavním výběru všimá jevu, který popisuje takto (volně přeloženo):

*„Je pozoruhodné, že ptáci, kteří dobře zpívají, jsou zřídka zdobeni krásnými barvami a jinými ornamenty. (...) Můžeme si všimnout, že když se peří nerozvinulo do jasných barev, nebo pakliže by jasné barvy byly pro daný druh nebezpečné, objevily se jiné prostředky k okouzlení samic a melodičnost zpěvu je jedním z nich.“*

Tato domněnka se udržela ve „všeobecném povědomí“ až do současnosti a ve své populárně naučné knize ji uvádí například i Attenborough (2009). Proto je poněkud překvapivé, že studií, které se zaměřily jak na zpěv, tak i zbarvení zároveň, je velmi málo.

Jednou z prvních je srovnávací studie Catchpola a McGregora (1985) na pěti druzích strnadů rodu *Emberiza*. Z jejich srovnání vyplynulo, že polygamní druhy strnadů nevykazují žádný pohlavní dichromatismus a jejich zpěv je méně komplikovaný a mezi samci podobný. Monogamní druhy jsou naopak silně dichromatické se složitějším a mezi samci variabilnějším zpěvem. Podobné srovnání provedli i Shutler a Weatherhead (1990) na severoamerických lesňáčkovitých. Z jejich studie, do které ovšem zahrnuli, ne pouze pět, ale 56 druhů, vyplynulo, že samci druhů s rozvinutějším dichromatickým zbarvením zpívali kratší zpěvy a častěji, ale žádný vztah se složitostí zpěvu nalezen nebyl. Pakliže však autoři z analýzy vynechali druhy monochromatické, našli pozitivní korelaci mezi velikostí repertoáru a mírou pohlavního dichromatismu. Autoři proto uvádějí, že pohlavní výběr pravděpodobně působí na tyto znaky současně stejným směrem, ovšem pouze pokud mu v tom nebrání přírodní výběr. To je podle autorů případ právě monochromatických druhů lesňáčků, kteří často hnízdí na zemi. Zde by tak zářivé zbarvení samců mohlo zvýšit riziko predace hnízda. Nicméně u monochromatických lesňáčků nenašli předpokládanou zvýšenou komplexitu zpěvu. Velmi podobnou slabou pozitivní korelaci komplexity zpěvu a nápadnosti zbarvení našli i De Repentigny *et al.* (2000) u 123 severoamerických druhů pěvců. Ti však svůj výsledek interpretují nejspíše jako důsledek krátké hnízdní sezony v mírném pásu, kdy samci musí rychle zaujmout svou potenciální partnerku.

V duchu Darwinova předpokladu, že mezi zpěvem a zbarvením existuje určitý trade-off, srovnali Badyaev *et al.* (2002) zpěv a zbarvení u celé řady druhů pěnkavovitých ptáků z podčeledi *Carduelinae*. U této skupiny se na rozdíl od předchozích příkladů, našla silná negativní korelace samcova vybarvení s komplexitou jeho zpěvu. Tato komplexita však korelovala pouze s karotenoidní složkou v opeření. Avšak další srovnávací studie provedené na velkých vzorcích pěvců tento trade-off zpochybňují. Read a Weary (1992) provedli srovnání zbarvení a zpěvu u severoamerických pěvců různých čeledí a, stejně jako Mason *et al.* (2014) u jihoamerické čeledi tangarovitých, nenašli žádný vztah mezi zpěvem a zbarvením. To naznačuje, že se tyto dva signály v evoluční historii nejspíše vyvíjely odděleně. Vztah mezi těmito znaky se ale u jednotlivých podčeledí tangarovitých různí (Mason *et al.*, 2014). Další podporu pro oddělený evoluční vývoj těchto dvou znaků lze nalézt i ve studii na trupiálech rodu *Icterus* (Price *et al.*, 2007).

Vzhledem k omezenému počtu srovnávacích studií na toto téma, zmíním zde i další dvě, které však byly provedeny na ptácích mimo řád pěvců. První je studie zaměřená na trogonovité (Trogoniformes: Trogonidae), ve které se nepodařilo nalézt souvislost s komplexitou zbarvení a vokalizace (Ornelas *et al.*, 2009). Autoři ale míní, že samotná čeleď trogonovitých je pravděpodobně příliš málo početná a diverzifikovaná na to, aby v ní potenciální trade-off mezi komplexní vokalizací a zbarvením bylo možno detekovat. Ani druhá studie provedená Gonzalez-Voyerem *et al.* (2013) na „asijských vousácích“ (Piciformes: Megalaimidae) nenalezla žádný trade-off mezi vybarvením samcova opeření a komplexitou jeho vokalizace. Podobně jako u studií pěvců se i zde naopak nacházela slabá pozitivní korelace zbarvení opeření s délkou vokalizace. Autoři studie si ale i tak myslí, že jsou to vizuální signály, které u této skupiny ptáků hrají roli v pohlavním výběru.

Srovnávacích studií na toto téma je velmi málo, ale studií provedených na konkrétních druzích je ještě méně. Jednou z prvních je laboratorní studie na zebříčce pestré. V ní samičky preferovaly samce s vyšší frekvencí zpěvu nezávisle na zbarvení zobáku (Collins *et al.*, 1994), které bylo dřívějšími studii považováno za důležitý znak samičích preferencí (Burley a Coopersmith, 1987). Samičí volbou u zebříčky pestré se však zabývalo větší množství studií, které Simons a Verhulst (2011) ve své meta analýze shrnuli a došli k závěru, že samičky zebříček přeci jen preferují právě samečky s červenějšími zobáčky. To je pro ně pak výrazně atraktivnější signál, než frekvence zpěvu samečka. Autoři rozdílný výsledek studie Collinse *et al.* (1994) vysvětlují tak, že zobák samečků byl v této studii pravděpodobně pozměněn přelakováním lakem na nehty natolik, že neodpovídal přirozenému zbarvení. Výsledky studií může podle autorů dále zkreslit také rozdílná míra imprintingu u mladých samiček zebříček. V jiné laboratorní studii se zkoumal vliv stravy s různými hladinami karotenoidů na zpěv samců špačka obecného. Jejich zvýšená míra ve stravě se pak po několika dnech pozitivně projevila na frekvenci zpěvu (van Hout *et al.*, 2011). I když v této studii nebyl vliv karotenoidů na zbarvení zkoumán, mohla by se jejich zvýšená míra na zbarvení opeření přeci jen projevit.

Dvě terénní studie na zástupcích čeledi lesňáčkovití došly k velmi podobným výsledkům. Jak u lesňáčka kápového (*Wilsonia citrina*) (Chiver *et al.*, 2008), tak i u lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*) (Taff *et al.*, 2012) byla pouze kvalita zpěvu (a ne zbarvení) to, podle čeho samice pravděpodobně posuzovaly samce pro mimo-párové kopulace. U lesňáčka kápového to byla frekvence zpěvu, u lesňáčka žlutohrdlého pak konzistence přednesu zpívajících samců, co nejspíše při výběru rozhodovalo. Kvalita zbarvení samců lesňáčka žlutohrdlého pak předurčovala jejich úspěch při hledání sociální partnerky. Podle autorů tak zbarvení a zpěv nejspíše slouží u tohoto druhu k dvěma odlišným účelům a je tak používáno v jiných kontextech (Taff *et al.*, 2012). Poslední terénní studií zabývající se zpěvem a zbarvením dohromady je studie od Dinize *et al.* (2015), která byla provedena na volně žijících jedincích jakariniho modročelého. Výsledky této studie je však obtížné interpretovat. Žádná ze sledovaných vlastností zpěvu nebo zbarvení u jakariniho nekorelovala s rodičovským úsilím samce, mimo atraktivního UV opeření. Atraktivnější samci byli horšími rodiči, než méně atraktivní samci. Pravděpodobně tak atraktivní samci investují více do mimo-párových kopulací na úkor péče o mláďata. Samice však u těchto samců poněkud překvapivě výpadek v jejich pomoci s péčí nijak nekompensovaly a tak role těchto signálů není u tohoto druhu zatím zcela vysvětlena.

## 5 Závěr

V této práci jsem prošel a shrnul dostupnou literaturu, která se zabývala samičí volbou, zbarvením a zpěvem u pohlavně dichromatických pěvců. Práci, které se zabývají zbarvením a zpěvem zvláště, je k dispozici obrovské množství. Z nich jsem se pro účely své práce pokusil vybrat reprezentativní vzorek tak, abych zde představil dosavadní poznatky o dané problematice.

V mnohých pracích bývá úloze každého z pigmentů přisuzována jednoduchá funkce: melaniny jako nenákladný signál sociálního postavení a karotenoidy, jakožto nedílná součást imunity jedince, pak bývají vnímány jako nákladný signál vypovídající o samcově kondici. Nicméně toto striktní rozdělení nemá, s ohledem na dostupnou literaturu, své přílišné opodstatnění. I když karotenoidy skutečně musí být živočichem aktivně vyhledány a přijaty v potravě, i pro syntézu melaninů musí být přijaty potřebné prekurzory – aminokyseliny a různé minerální látky; a zejména v tomto směru se rozdíly mezi melaniny a karotenoidy stírají. Ani signalizace statutu není výsadou pouze melaninů, ale v některých případech může být jejich role stejně dobře zastoupena i karotenoidy. I když práci, které se zaměřují na roli karotenoidů v signalizování zdravotního stavu jedince, je výrazně více, než těch na melaninech, ani u nich nelze prozatím zcela vyloučit možnou souvislost se signalizací zdravotního stavu. Ve většině prací, ve kterých to bylo předmětem výzkumu, se však podařilo nalézt preference samic pro sytější karotenoidní zbarvení, nebo větší melaninové ornamenty, je tedy zjevné, že se jimi tvořené ornamenty v samičí volbě uplatňují.

Ve své práci pro přehlednost vyčleňuji zvláště i strukturní zbarvení, i když je prakticky ve všech případech (vyjma bílého zbarvení) doprovázeno melaniny nebo v některých případech i karotenoidy. Podobně jako předchozí typy zbarvení, je i zbarvení strukturní ovlivňováno dostupnou potravou, popř. přítomností parazitů. I přesto není funkce strukturního zbarvení v samičí volbě zcela objasněna, i když mnohdy je jeho funkce obdobná jako u melaninů a karotenoidů. Různé studie však často přináší různé a někdy i zcela protichůdné výsledky.

Po objevení schopnosti ptáků vnímat ultrafialové záření a především s rozvojem techniky, která je schopna objektivně vyhodnocovat barvu včetně UV spektra, se objevila celá řada studií, které se snažily poodhalit právě roli ultrafialového záření v pohlavním výběru u ptáků. Takovými jsou například studie, které dokazují, že samice dokáží ohodnotit samce na základě jejich ultrafialové složky v opeření, popř. pozměnit poměr pohlaví ve chvíli, kdy je partnerem samec s atraktivními ultrafialovými ornamenty. Ultrafialové záření ale může v životech ptáků sloužit i k jiným účelům jakým je například mezidruhové rozpoznávání. A i když ultrafialové záření v životech ptáků zcela jistě hraje důležitou roli, je v některých případech význam ultrafialové složky opeření zbytečně nadhodnocen. Důvodem může být i určitá „tajemnost“ těchto pro člověka neviditelných ornamentů. Ultrafialové záření může být pro ptáky jednoduše jen další „barvou“, kterou vnímají, a která může nést informaci podobně jako barvy viditelného spektra. K tomuto závěru mě dovedl i fakt, že jsem nenalezl studie, které by zahrnutím UV složky opeření, přinesly nějaké zásadní změny ve vnímání role ptačího zbarvení v samičí volbě. Je však zřejmé, že i ultrafialové ornamenty mohou nést informace o vlastnostech jedince a zcela jistě tak svou úlohu v samičí volbě sehrávají a má smysl se s nimi

nadále zabývat. A to i jen z toho důvodu, že pokud chceme popisovat zbarvení ptáků, je vhodné dívat se na ně jejich vlastní optikou. Zejména studie na družích, které se zdají být prosté sexuálního dichromatismu, nás mohou překvapit odlišným zbarvením samce a samičky v ultrafialovém světelném spektru.

Podobně rozdílných výsledků bylo dosaženo i ve studiích zabývajících se ptačím zpěvem. I přesto, že dvě základní funkce zpěvu, tedy obrana teritoria a přilákání samice, jsou dobře podloženy četnými studiemi, konkrétní atributy atraktivity ptačího zpěvu pro samice zůstávají někdy ne zcela objasněny – například role samcovy frekvence zpěvu nebo velikosti repertoáru. Jednou z výjimek jsou, jak ukazuje řada studií, tzv. sexy slabiky vypovídající o kvalitách samce a které samice ve zpěvu jasně preferují. Ty jsou pro samce obzvláště náročné na produkci a princip, kterým mohou vypovídat o jeho kondici, je poměrně zřejmý.

Zajímavé je, že i zpěv, podobně jako zbarvení, nejspíše vypovídá o zdravotním stavu jedince. Z provedených studií vyplývá, že lépe zpívající samci nejsou, popř. nebyli v minulosti nakaženi parazity nebo vystaveni jinému druhu stresu. V takovém případě se samice může dozvědět nějaké informace nejen o samcově aktuálním stavu, ale i o jeho (někdy i velmi dávné) minulosti. To je zvláště zajímavé ve srovnání se zbarvením opeření, které takovou informaci nést nemůže.

Ani z výsledků studií, jejichž předmětem bylo zbarvení i zpěv, není jednoduché udělat jednoznačný závěr. Zde je však problém nejspíše v tom, že takových studií vzniklo velmi málo. Zdá se však, že jednoduchý trade-off navržený Darwinem při konfrontaci s výsledky těchto studií neobstojí, minimálně ne všeobecně. Zpěv a zbarvení zřejmě signalizují rozdílné vlastnosti a tak se mohou vyvinout do různých forem nezávisle na sobě. Z dostupných studií však lze vyzorovat různé trendy, v různých čeledích a skupinách v rámci čeledi. Darwinova myšlenka tak nejspíše může za určitých okolností platit. Obecně ale zřejmě ne. Nicméně i v tomto ohledu je třeba dalšího bádání. A to především proto, že i když je zpěv nebo zbarvení mezi evolučními biologii zřejmě populární objekt výzkumu, jak jsem již zmínil, studií zabývajících se těmito fenotypovými znaky zároveň je opravdu velmi málo. To vnímám jako největší slabinu dosavadních prací – tedy zaměření pouze na jednu část fenotypu jedince. Například v již zmíněné studii na dlaskovci modrém, Ballentine a Hill (2003) spekulují o celé řadě dalších znaků, které mohly mít na samičí výběr vliv spíše, než samotné zkoumané zbarvení. Těmi podle autorů mohl být právě zpěv, nebo behaviorální aspekty námluv, které však nebyly nijak měřeny. Ze studie na vlhovci hnědohlavém však vyplývá, že samice provádějí CSD mnohem intenzivněji v případech, kdy krom zpěvu vidí samce provádět i typické chování, které u tohoto druhu provází námluvy (O’Loughlen a Rothstein, 2010). Oddělovat tyto fenotypové znaky v jednotlivých studiích je tak vlastně nepřírozené a vznikají tak spíše útržky informací, než celkový obraz. Tyto útržky by bylo vhodné v dalších pracích propojit.

Jednou z dalších nástrah vytváření zobecnění na základě všech těchto poznatků, je zcela jistě i tzv. „vliv mírného pásu“, jak jej ve své knize nazývají Stutchbury a Morton (2001). Ti uvádějí, že například na samotné sýkoře koňadře (nebo vlhovci červenokřídlém) bylo provedeno více studií, než na všech tropických ptačích dohromady. A to i přesto, že tropičtí ptáci tvoří podstatnou část ptačí druhové diverzity. Stejný poměr pak najdeme i u temperátních a tropických pěvců. Dále rozebírají odlišnosti životních strategií včetně

rozmnožování a námluv pěvců v tropickém a mírném pásu (například fakt, že u mnohých tropických pěvců není zpěv nebo nápadné zbarvení zdaleka výsadou pouze jednoho pohlaví, popř. odlišnosti v četnosti mimo-párových kopulací). Autoři docházejí k závěru, že zobecnění vzešlá z těchto studií provedených převážně na pěvcích mírného podnebí nemusí platit (a často ani neplatí) pro tropické pěvce a tedy vůbec nemusí platit pro ptáky obecně.

Je jisté, že ve všech tématech, kterými jsem se ve své bakalářské práci zabýval, zůstává stále mnoho otázek nezodpovězených. A to včetně těch, které se zabývají evolučními mechanismy pohlavního výběru. Tato práce se navíc zabývala pouze vlivem zpěvu a zbarvení (a jejich kombinací) na samičí volbu a záměrně zcela opomenula vliv behaviorálních aspektů, které jsou u mnohých ptáků nedílnou součástí epigamního chování. I když je řada tajemství pohlavního výběru u ptáků již poodkryta, budoucí výzkum by se měl snažit propojit poznatky a úsilí vědeckých týmů nejen z oboru bioakustiky a výzkumu ptačího zbarvení, ale i mnohých jiných z dalších odvětví biologie.



# 6 Použité zdroje

## 6.1 Literatura

- Alatalo, R. V., Glynn, C. a Lundberg, A. 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Anim. Behav.* **39**: 601–603.
- Albrecht, D.J. a Oring, L.W. 1995. Song in chipping sparrows, *Spizella passerina*: structure and function. *Anim. Behav.* **50**: 1233–1241.
- Albrecht, T., Vinkler, M., Schnitzer, J., Poláková, R., Munclinger, P. a Bryja, J. 2009. Extra-pair fertilizations contribute to selection on secondary male ornamentation in a socially monogamous passerine. *J. Evol. Biol.* **22**: 2020–2030.
- Andersson, M. a Simmons, L.W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol. Evol.* **21**: 296–302.
- Andersson, S. 1996. Bright Ultraviolet Colouration in the Asian Whistling-Thrushes (*Myiophonus spp.*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **263**: 843–848.
- Andersson, S. a Amundsen, T. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **264**: 1587–1591.
- Andersson, S., Örnberg, J. a Andersson, M. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **265**: 445–450.
- Andersson, S., Pryke, S.R., Örnberg, J., Lawes, M.J. a Andersson, M. 2002. Multiple receivers, multiple ornaments, and a trade-off between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. *Am. Nat.* **160**: 683–691.
- Attenborough, D. 2009. Songsters. In: *Life stories*. Collins, London.
- Badyaev, A. V. a Hill, G.E. 2000. Sexual Dichromatism: Contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 153–172.
- Badyaev, A. V., Hill, G.E., Dunn, P.O. a Glen, J.C. 2001. Plumage color as a composite trait: developmental and functional integration of sexual ornamentation. *Am. Nat.* **158**: 221–235.
- Badyaev, A. V., Hill, G.E. a Weckworth, B. V. 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution* **56**: 412–419.
- Baker, M.C., Bjerke, T.K., Lampe, H. a Espmark, Y. 1986. Sexual Response of Female Great Tits to Variation in Size of Male's Song Repertoires. *Am. Nat.* **128**: 491–498.
- Baker, M.C., Bjerke, T.K., Lampe, H.U. a Espmark, Y.O. 1987. Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. *Anim. Behav.* **35**: 395–401.
- Ballentine, B. 2009. The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Anim. Behav.* **77**: 973–978.
- Ballentine, B. a Hill, G.E. 2003. Female Mate Choice in Relation to Structural Coloration in Blue Grosbeaks. *Condor* **105**: 593–598.
- Ballentine, B., Hyman, J. a Nowicki, S. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: An experimental test. *Behav. Ecol.* **15**: 163–168.
- Benites, P., Eaton, M.D., Lijtmaer, D.A., Lougheed, S.C. a Tubaro, P.L. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchino seedeaters (*Sporophila*). *J. Avian Biol.* **41**: 597–602.
- Benites, P., Tubaro, P.L., Lijtmaer, D.A., Lougheed, S.C. a Eaton, M.D. 2007. Color Differences Among Closely Related Species of Red-breasted Meadowlarks (*Sturnella*). *Condor* **109**: 605–616.
- Bennett, A.T.D. a Cuthill, I.C. 1994. Ultraviolet vision in birds: What is its function? *Vision Res.* **34**: 1471–1478.

- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Lunau, K. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **94**: 8618–8621.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Maier, E.J. 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* **380**: 433–435.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Anim. Behav.* **44**: 301–311.
- Bitton, P.-P. & Dawson, R.D. 2008. Age-related differences in plumage characteristics of male tree swallows *Tachycineta bicolor*: Hue and brightness signal different aspects of individual quality. *J. Avian Biol.* **39**: 446–452.
- Bitton, P.-P., O'Brien, E.L. & Dawson, R.D. 2007. Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Anim. Behav.* **74**: 1777–1784.
- Bókony, V., Garamszegi, L.Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A. 2008. Testosterone and melanin-based black plumage coloration: A comparative study. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**: 1229–1238.
- Botero, C.A., Rossman, R.J., Caro, L.M., Stenzler, L.M., Lovette, I.J., de Kort, S.R. & Vehrencamp S.L. 2009. Syllable Type Consistency is Related to Age, Social Status, and Reproductive Success in the Tropical Mockingbird. *Anim. Behav.* **77**: 701–706.
- Bowmaker, J.K. & Dartnall, H.J.A. 1980. Visual pigments of rods and cones in a human retina. *J. Physiol.* **298**: 501–511.
- Brackenbury, J. 1980. Respiration and production of sounds by birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **55**: 363–378.
- Bright, A., Waas, J.R., King, C.M. & Cuming, P.D. 2004. Bill colour and correlates of male quality in blackbirds: An analysis using canonical ordination. *Behav. Processes* **65**: 123–132.
- Brush, A.H. & Power, D.M. 1976. House Finch pigmentation: carotenoid metabolism and the effect of diet. *Auk* **93**: 725–739.
- Buchanan, K.L. & Catchpole, C.K. 1997. Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **264**: 521–526.
- Buchanan, K.L. & Catchpole, C.K. 2000. Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proc. Biol. Sci.* **267**: 321–326.
- Buchanan, K.L., Catchpole, C.K., Lewis, J.W. & Lodge, A. 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim. Behav.* **57**: 307–314.
- Buchanan, K.L., Evans, M.R., Goldsmith, A.R., Bryant, D.M. & Rowe, L. V. 2001. Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proc. Biol. Sci.* **268**: 1337–1344.
- Buchanan, K.L., Leitner, S., Spencer, K.A., Goldsmith, A.R. & Catchpole, C.K. 2004. Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proc. Biol. Sci.* **271**: 2381–2386.
- Buchanan, K.L., Spencer, K.A., Goldsmith, A.R. & Catchpole, C.K. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proc. Biol. Sci.* **270**: 1149–1156.
- Burkhardt, D. 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers\*. *J. Comp. Physiol. A* **164**: 787–796.
- Burkhardt, D. & Finger, E. 1991. Black, White and UV: How Birds See Birds. *Naturwissenschaften* **78**: 279–280.
- Burley, N. & Coopersmith, C.B. 1987. Bill Color Preferences of Zebra Finches. *Ethology* **76**: 133–151.
- Burns, K.J. & Shultz, A.J. 2012. Widespread cryptic dichromatism and ultraviolet reflectance in the largest radiation of Neotropical songbirds: Implications of accounting for avian vision in the study of plumage evolution. *Auk* **129**: 211–221.
- Byers, B.E. 2007. Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behav. Ecol.* **18**: 130–136.

- Byers, B.E. a Kroodsma, D.E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Anim. Behav.* **77**: 13–22.
- Cardoso, G.C., Atwell, J.W., Ketterson, E.D. a Price, T.D. 2007. Inferring performance in the songs of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol.* **18**: 1051–1057.
- Cardoso, G.C. a Hu, Y. 2011. Birdsong Performance and the Evolution of Simple (Rather than Elaborate) Sexual Signals. *Am. Nat.* **178**: 679–686.
- Catchpole, C.K. 1980. Sexual Selection and the Evolution of Complex Songs among European Warblers of the Genus *Acrocephalus*. *Behaviour* **74**: 149–166.
- Catchpole, C.K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 439–445.
- Catchpole, C.K. 1983. Variation in the Song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in Relation to Mate Attraction and Territorial Defence. *Anim. Behav.* **31**: 1217–1225.
- Catchpole, C.K., Dittami, J. a Leisler, B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* **312**: 563–564.
- Catchpole, C.K. a McGregor, P.K. 1985. Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza*. *Anim. Behav.* **33**: 1378–1380.
- Catchpole, C.K. a Slater, P.J.B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 2. vyd. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Clement, P. 1993. *Finches and Sparrows*. Princeton University Press, Princeton.
- Collins, S.A., Hubbard, C. a Houtman, A.M. 1994. Female mate choice in the zebra finch - the effect of male beak colour and male song. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**: 21–25.
- Costa, F.J. V. a Macedo, R.H. 2005. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: Influence on secondary sex ornaments and body condition. *Anim. Behav.* **70**: 1401–1409.
- Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D., Partridge, J.C. a Maier, E.J. 1999. Plumage Reflectance and the Objective Assessment of Avian Sexual Dichromatism. *Am. Nat.* **153**: 183–200.
- Cuthill, I.C., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D., Church, S.C., Hart, N.S. a Hunt, S. 2000. Ultraviolet Vision in Birds. *Adv. Study Behav.* **29**: 159–214.
- Dale, S., Amundsen, T., Lifjeld, J.T. a Slagsvold, T. 1990. Mate sampling behaviour of female pied flycatchers: evidence for active mate choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**: 87–91.
- Dale, S., Rinden, H. a Slagsvold, T. 1992. Competition for a mate restricts mate search of female pied flycatchers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **30**: 165–176.
- Darwin, C. 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, 2. vyd. John Murray, London.
- Dauwe, T. a Eens, M. 2008. Melanin- and carotenoid-dependent signals of great tits (*Parus major*) relate differently to metal pollution. *Naturwissenschaften* **95**: 969–973.
- De Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A. a Vehrencamp, S.L. 2009. Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proc. Biol. Sci.* **276**: 2315–2321.
- De Repentigny, Y., Ouellet, H. a McNeil, R. 2000. Song versus plumage in some North American Oscines: Testing Darwin's hypothesis. *Écoscience* **7**: 137–148.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E.a (eds.). 2015. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Diniz, P., Ramos, D.M. a Macedo, R.H. 2015. Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signalling passerine. *Anim. Behav.* **102**: 109–117.

- Dooling, R. 2004. Audition: can bird hear everything they sing? In: *Nature's Music: The Science of Birdsong* (P. Marler a H. Slabbekoorn, ed). Elsevier Academic Press, San Diego.
- Doucet, S.M. 2002. Structural Plumage Coloration, Male Body Size, and Condition in the Blue-Black Grassquit. *Condor* **104**: 30–38.
- Doucet, S.M., Mennill, D.J., Montgomerie, R., Boag, P.T. a Ratcliffe, L.M. 2005. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. *Behav. Ecol.* **16**: 218–222.
- Doucet, S.M. a Montgomerie, R. 2003a. Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: Ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behav. Ecol.* **14**: 503–509.
- Doucet, S.M. a Montgomerie, R. 2003b. Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *J. Avian Biol.* **34**: 237–242.
- Doucet, S.M., Shawkey, M.D., Hill, G.E. a Montgomerie, R. 2006. Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *J. Exp. Biol.* **209**: 380–390.
- Drachmann, J., Komdeur, J. a Boomsma, J.J. 1997. Copulation behaviour in the Linnet *Carduelis cannabina* and the insemination window hypothesis. *J. Avian Biol.* **28**: 191–196.
- Duffy, D.L. a Ball, G.F. 2002. Song predicts immunocompetence in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Proc. Biol. Sci.* **269**: 847–852.
- Edler, A.U. a Friedl, T.W.P. 2010. Individual quality and carotenoid-based plumage ornaments in male red bishops (*Euplectes orix*): Plumage is not all that counts. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**: 384–397.
- Eens, M., Pinxten, R. a Verheyen, R.F. 1990. Male Song as a Cue for Mate Choice in the European starling. *Behaviour* **116**: 210–238.
- Ellegren, H., Gustafsson, L. a Sheldon, B.C. 1996. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **93**: 11723–11728.
- Eriksson, D. a Wallin, L. 1986. Male bird song attracts females - a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 297–299.
- Estep, L.K., Shawkey, M.D. a Hill, G.E. 2006. Carotenoid-based breast plumage colour, body condition and clutch size in red fodies (*Foudia madagascariensis*). *Ostrich* **77**: 164–169.
- Etman, E.J., Lelieveld, H.M. a ten Cate, C. 2001. Male bill colour and competition in zebra finches. *Behav. Processes* **55**: 119–124.
- Evans, M.R., Goldsmith, A.R. a Norris, S.R.A. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 156–163.
- Faivre, B., Prévault, M., Salvadori, F., Théry, M., Gaillard, M. a Cézilly, F. 2003. Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Anim. Behav.* **65**: 1125–1131.
- Figuerola, J., Domènech, J. a Senar, J.C. 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Anim. Behav.* **65**: 551–557.
- Figuerola, J., Muñoz, E., Gutiérrez, R. a Ferrer, D. 1999. Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, *Emberiza cirlus*. *Funct. Ecol.* **13**: 594–601.
- Figuerola, J. a Senar, J.C. 2007. Serins with intermediate brightness have a higher survival in the wild. *Oikos* **116**: 636–641.
- Forstmeier, W., Kempenaers, B., Meyer, A. a Leisler, B. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proc. Biol. Sci.* **269**: 1479–1485.
- Garamszegi, L.Z., Møller, A.P. a Erritzøe, J. 2003. The evolution of immune defense and song complexity in birds. *Evolution* **57**: 905–912.

- Garamszegi, L.Z., Török, J., Hegyi, G., Szöllösi, E., Rosivall, B. a Eens, M. 2007. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology* **113**: 246–256.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. a Kreutzer, M. 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Horm. Behav.* **45**: 64–70.
- Gladbach, A., Gladbach, D.J. a Quillfeldt, P. 2011. Male achromatic wing colouration is related to body condition and female reproductive investment in a dichromatic species, the upland goose. *J. Ethol.* **29**: 243–249.
- Gonzalez-Voyer, A., den Tex, R.-J., Castelló, A. a Leonard, J.A. 2013. Evolution of acoustic and visual signals in Asian barbets. *J. Evol. Biol.* **26**: 647–659.
- Goodwin, T.W. 1984. *The Biochemistry of the Carotenoids Volume II: Animals*, 2. vyd. Chapman and Hall, New York.
- Greig-Smith, P.W. 1982. Song-rates and parental care by individual male stonechats (*Saxicola torquata*). *Anim. Behav.* **30**: 245–252.
- 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. *J. Evol. Biol.* **16**: 1045–1054.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. a Thuman, K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* **11**: 2195–2212.
- Guindre-Parker, S., Grant Gilchrist, H., Baldo, S., Doucet, S.M. a Love, O.P. 2013. Multiple achromatic plumage ornaments signal to multiple receivers. *Behav. Ecol.* **24**: 672–682.
- Guindre-Parker, S. a Love, O.P. 2014. Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *J. Avian Biol.* **45**: 29–33.
- Hamilton, W.D. 1990. Mate Choice Near or Far. *Am. Zool.* **30**: 341–352.
- Hamilton, W.D. a Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**: 384–387.
- Harper, D.G.C. 1999. Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. *Anim. Behav.* **58**: 553–562.
- Hart, N.S., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D. a Cuthill, I.C. 2000. Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of estrildid finch. *J. Comp. Physiol. - A Sensory, Neural, Behav. Physiol.* **186**: 681–694.
- 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 Res.* **39**: 3321–3328.
- Hartley, I.R. 2007. Sexual Dimorphism. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds, Part B: Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics* (B. G. M. Jamieson, ed). Science Publishers, Enfield.
- Hasselquist, D., Bensch, S. a von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* **381**: 229–232.
- Hegyi, G., Szigeti, B., Török, J. a Eens, M. 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: Information content and role in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* **38**: 698–708.
- Hiebert, S.M., Stoddard, P.K. a Arcese, P. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Anim. Behav.* **37**: 266–273.
- Hill, G.E. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.* **40**: 563–572.
- Hill, G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* **350**: 337–339.
- Hill, G.E. 1992. Proximate Basis of Variation in Carotenoid Pigmentation in Male House Finches. *Auk* **109**: 1–12.
- Hill, G.E. 1998. Plumage redness and pigment symmetry in the House Finch. *J. Avian Biol.* **29**: 86–92.

- Hill, G.E. 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid based plumage coloration. *J. Avian Biol.* **31**: 559–566.
- Hill, G.E. 2007. Melanins and Carotenoids as Feather Colorants and Signals. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds, Part B: Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics* (B. G. M. Jamieson, ed). Science Publishers, Enfield.
- Hill, G.E. a Brawnner III, W.R. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **265**: 1105–1109.
- Hill, G.E., Hood, W.R. a Huggins, K. 2009. A multifactorial test of the effects of carotenoid access, food intake and parasite load on the production of ornamental feathers and bill coloration in American goldfinches. *J. Exp. Biol.* **212**: 1225–1233.
- Hill, G.E., Inouye, C.Y. a Montgomerie, R. 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proc. Biol. Sci.* **269**: 1119–1124.
- Hill, G.E., Nolan, P.M. a Stoehr, A.M. 1999a. Pairing success relative to male plumage redness and pigment symmetry in the house finch: temporal and geographic constancy. *Behav. Ecol.* **10**: 48–53.
- Hill, J.A., Enstrom, D.A., Ketterson, E.D., Nolan, Jr., V. a Ziegenfus, C. 1999b. Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behav. Ecol.* **10**: 91–96.
- Hoese, W.J., Podos, J., Boetticher, N.C. a Nowicki, S. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *J. Exp. Biol.* **203**: 1845–1855.
- Hofmann, C.M., Cronin, T.W. a Omland, K.E. 2008a. Evolution of Sexual Dichromatism. 1. Convergent Losses of Elaborate Female Coloration in New World Orioles (*Icterus Spp.*). *Auk* **125**: 778–789.
- Hofmann, C.M., Cronin, T.W. a Omland, K.E. 2008b. Evolution of Sexual Dichromatism. 2. Carotenoids and melanins contribute to sexual dichromatism in New World Orioles (*Icterus Spp.*). *Auk* **125**: 790–795.
- Hofstad, E., Espmark, Y., Moksnes, A., Haugan, T. a Ingebrigtsen, M. 2002. The relationship between song performance and male quality in snow buntings (*Plectrophenax nivalis*). *Can. J. Zool.* **80**: 524–531.
- Hogstad, O. a Pedersen, H.C. 2007. Heavy metal load and dominance hierarchy in juvenile willow tits during winter. *Environ. Pollut.* **147**: 245–247.
- Holveck, M.-J. a Riebel, K. 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc. Biol. Sci.* **277**: 153–160.
- Howard, R.D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottus*). *Evolution* **28**: 428–438.
- Hunt, S., Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C. a Griffiths, R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **265**: 451–455.
- Hunt, S., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. a Griffiths, R. 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Anim. Behav.* **58**: 809–815.
- Chiver, I., Stutchbury, B.J.M. a Morton, E.S. 2008. Do male plumage and song characteristics influence female off-territory forays and paternity in the hooded warbler? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**: 1981–1990.
- Jenni, L. a Winkler, R. 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. Academic Press, London.
- Jensen, H., Sæther, B.-E., Ringsby, T. ho. H., Tufto, J., Griffith, S.C. a Ellegren, H. 2004. Lifetime reproductive success in relation to morphology in the house sparrow *Passer domesticus*. *J. Anim. Ecol.* **73**: 599–611.
- Kagawa, H. a Soma, M. 2013. Song performance and elaboration as potential indicators of male quality in Java sparrows. *Behav. Processes* **99**: 138–144.
- Keyser, A.J. a Hill, G.E. 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **266**: 771–777.

- Keyser, A.J. a Hill, G.E. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.* **11**: 202–209.
- King, A.P. a West, M.J. 1977. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. *Science* **195**: 1002–1004.
- Kirkpatrick, M. a Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**: 33–38.
- Kodric-Brown, A. a Brown, J.H. 1984. Truth in Advertising: The Kinds of Traits Favored by Sexual Selection. *Am. Nat.* **124**: 309.
- Krebs, J.R., Ashcroft, R. a Webber, M. 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature* **271**: 539–542.
- Leitão, A. V., Monteiro, A.H. a Mota, P.G. 2014. Ultraviolet reflectance influences female preference for colourful males in the European serin. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **68**: 63–72.
- Lind, O., Mitkus, M., Olsson, P. a Kelber, A. 2014. Ultraviolet vision in birds: the importance of transparent eye media. *Proc. Biol. Sci.* **281**: 1–9.
- Logue, D.M. a Forstmeier, W. 2008. Constrained performance in a communication network: implications for the function of song-type matching and for the evolution of multiple ornaments. *Am. Nat.* **172**: 34–41.
- MacDonald, I.F., Kempster, B., Zanette, L. a MacDougall-Shackleton, S.A. 2006. Early nutritional stress impairs development of a song-control brain region in both male and female juvenile song sparrows (*Melospiza melodia*) at the onset of song learning. *Proc. Biol. Sci.* **273**: 2559–2564.
- Mason, N.A., Shultz, A.J. a Burns, K.J. 2014. Elaborate visual and acoustic signals evolve independently in a large, phenotypically diverse radiation of songbirds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **281**: 1–10.
- Mays, H.L., McGraw, K.J., Ritchison, G., Cooper, S., Rush, V. a Parker, R.S. 2004. Sexual dichromatism in the yellow-breasted chat *Icteria virens*: spectrophotometric analysis and biochemical basis. *J. Avian Biol.* **35**: 125–134.
- McGlothlin, J.W., Duffy, D.L., Henry-Freeman, J.L. a Ketterson, E.D. 2007. Diet quality affects an attractive white plumage pattern in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 1391–1399.
- McGraw, K.J. 2003. Melanins, metals, and mate quality. *Oikos* **102**: 402–406.
- Mcgraw, K.J. 2005. The antioxidant function of many animal pigments: Are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Anim. Behav.* **69**: 757–764.
- McGraw, K.J. 2007. Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. *Behav. Ecol.* **18**: 137–142.
- McGraw, K.J. 2008. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell Melanoma Res.* **21**: 133–138.
- Mcgraw, K.J., Dale, J. a Mackillop, E.A. 2009. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*) Competition Melanin pigmentation Plumage coloration Introduction. *Behav. Ecol.* **53**: 116–122.
- McGraw, K.J. a Hill, G.E. 2000a. Carotenoid-based ornamentation and status signaling in the house finch. *Behav. Ecol.* **11**: 520–527.
- McGraw, K.J. a Hill, G.E. 2000b. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proc. Biol. Sci.* **267**: 1525–1531.
- McGraw, K.J. a Hill, G.E. 2001. Carotenoid access and intraspecific variation in plumage pigmentation in male American Goldfinches (*Carduelis tristis*) and Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Funct. Ecol.* **15**: 732–739.
- McGraw, K.J., Hill, G.E., Stradi, R.D. a Parker, R.S. 2001. The Influence of Carotenoid Acquisition and Utilization on the Maintenance of Species-Typical Plumage Pigmentation in Male American Goldfinches (*Carduelis tristis*) and Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Physiol. Biochem. Zool.* **74**: 843–852.

- McGraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. a Hauber, M.E. 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *J. Exp. Biol.* **205**: 3747–3755.
- Mennill, D.J., Badyaev, A. V., Jonart, L.M. a Hill, G.E. 2006. Male house finches with elaborate songs have higher reproductive performance. *Ethology* **112**: 174–180.
- Mennill, D.J., Boag, P.T. a Ratcliffe, L.M. 2003. The reproductive choices of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Naturwissenschaften* **90**: 577–582.
- Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M. a Boag, P.T. 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science* **296**: 873.
- Møller, A.P. 1988. Badge size in the house sparrow *Passer domesticus* - Effects of intra- and intersexual selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **22**: 373–378.
- Møller, A.P. 1987. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Anim. Behav.* **35**: 1637–1644.
- Møller, A.P., Henry, P.-Y. a Erritzøe, J. 2000. The evolution of song repertoires and immune defence in birds. *Proc. Biol. Sci.* **267**: 165–169.
- Møller, A.P. a Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **32**: 167–176.
- Morrison, A., Flood, N.J. a Reudink, M.W. 2014. Reproductive correlates of plumage coloration of female Mountain Bluebirds. *J. F. Ornithol.* **85**: 168–179.
- Mountjoy, D.J. a Lemon, R.E. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**: 65–71.
- Mountjoy, D.J. a Lemon, R.E. 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**: 97–100.
- Murphy, M.T., Sexton, K., Dolan, A.C. a Redmond, L.J. 2008. Dawn song of the eastern kingbird: an honest signal of male quality? *Anim. Behav.* **75**: 1075–1084.
- Nemeth, E., Kempnaers, B., Matessi, G. a Brumm, H. 2012. Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS One* **7**: 1–9.
- Norren, D. V. a Vos, J.J. 1974. Spectral transmission of the human ocular media. *Vision Res.* **14**: 1237–1244.
- Norris, K.J. 1990. Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**: 275–281.
- Nowicki, S. 1987. Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature* **325**: 53–55.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. a Peters, S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: A review and experimental test of the „nutritional stress hypothesis“. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* **188**: 1003–1014.
- O’Loughlen, A.L. a Rothstein, S.I. 2010. IT’S NOT JUST THE SONG: Male Visual Displays Enhance Female Sexual Responses to Song in Brown-Headed Cowbirds. *Condor* **112**: 615–621.
- Oberweger, K. a Goller, F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *J. Exp. Biol.* **204**: 3379–3388.
- Ödeen, A. a Håstad, O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* **20**: 855–61.
- Ödeen, A., Håstad, O. a Alström, P. 2011. Evolution of ultraviolet vision in the largest avian radiation - the passerines. *BMC Evol. Biol.* **11**: 313.



- Olson, V.A. a Owens, I.P.F. 1998. Costly sexual signals: Are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol. Evol.* **13**: 510–514.
- Orell, M.I., Welling, P.P., Rytönen, S.O. a Koivula, K.T. 1997. Song Rate Correlates With Paternal Care and Survival in Willow Tits: Advertisement of Male Quality? *Behaviour* **134**: 891–904.
- Ornelas, J.F., González, C. a Espinosa De Los Monteros, A. 2009. Uncorrelated evolution between vocal and plumage coloration traits in the trogons: A comparative study. *J. Evol. Biol.* **22**: 471–484.
- Otter, K.A., McGregor, P.K., Terry, A.M.R., Burford, F.R.L., Peake, T.M. a Dabelsteen, T. 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **266**: 1305.
- Owens, I.P.F. a Hartley, I.R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **265**: 397–407.
- Pärt, T. a Qvarnström, A. 1997. Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Anim. Behav.* **54**: 893–899.
- Patten, M. a. a Pruett, C.L. 2009. The Song Sparrow, *Melospiza melodia*, as a ring species: Patterns of geographic variation, a revision of subspecies, and implications for speciation. *Syst. Biodivers.* **7**: 33–62.
- Payne, R.B. a Payne, K. 1977. Social organization and mating success in local song populations of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.* **45**: 113–173.
- Perrier, C., de Lope, F., Møller, A.P. a Ninni, P. 2002. Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol.* **13**: 728–736.
- Podos, J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Anim. Behav.* **51**: 1061–1070.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* **51**: 537–551.
- Podos, J., Southall, J.A. a Rossi-Santos, M.R. 2004. Vocal mechanics in Darwin's finches: correlation of beak gape and song frequency. *J. Exp. Biol.* **207**: 607–619.
- Poston, J.P., Hasselquist, D., Stewart, I.R.K. a Westneat, D.F. 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Anim. Behav.* **70**: 1171–1181.
- Price, D.K. a Burley, N.T. 1994. Constraints on the Evolution of Attractive Traits: Selection in Male and Female Zebra Finches. *Am. Nat.* **144**: 908.
- Price, J.J., Friedman, N.R. a Omland, K.E. 2007. Song and plumage evolution in the New World orioles (*Icterus*) show similar lability and convergence in patterns. *Evolution* **61**: 850–863.
- Pryke, S.R. 2007. Sexual Selection of Ultraviolet and Structural Color Signals. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds, Part B: Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics* (B. G. M. Jamieson, ed). Science Publishers, Enfield.
- Pryke, S.R., Andersson, S. a Lawes, M.J. 2001a. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution* **55**: 1452–1463.
- Pryke, S.R. a Griffith, S.C. 2006. Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the colour polymorphic Gouldian finch. *Proc. Biol. Sci.* **273**: 949–957.
- Pryke, S.R., Lawes, M.J. a Andersson, S. 2001b. Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Anim. Behav.* **62**: 695–704.
- Radesäter, T. a Jakobsson, S. 1989. Song Rate Correlations of Replacement Territorial Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Scand.* **20**: 71–73.

- Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjør, N., Bylin, A. & Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Anim. Behav.* **35**: 1645–1651.
- Read, A.F. & Weary, D.M. 1992. The Evolution of Bird Song: Comparative Analyses. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **338**: 165–187.
- Reid, J.M., Arcese, P., Cassidy, A.L.E. V., Marr, A.B., Smith, J.N.M. & Keller, L.F. 2005. Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proc. Biol. Sci.* **272**: 481–487.
- Reid, M.L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. *Anim. Behav.* **35**: 1735–1743.
- Riley, P.A. 1997. Melanin. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* **29**: 1235–1239.
- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. 2010. Multiple signals for multiple messages: Great tit, *Parus major*, song signals age and survival. *Anim. Behav.* **80**: 451–459.
- Rohwer, S. 1975. The significance of avian winter plumage variability. *Evolution* **29**: 593–610.
- Rowland, P. 2008. *Bowerbirds*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Saino, N., Stradi, R.D., Ninni, P., Pini, E. & Møller, A.P. 1999. Carotenoid plasma concentration, immune profile, and plumage ornamentation of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Am. Nat.* **154**: 441–448.
- Sakata, J.T. & Vehrencamp, S.L. 2012. Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *J. Exp. Biol.* **215**: 201–209.
- Saks, L., Ots, I. & Hörak, P. 2003. Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia* **134**: 301–307.
- Searcy, W.A. 1984. Song repertoire size and female preferences in song sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **14**: 281–286.
- Searcy, W.A. 1992. Measuring responses of female birds to male song. *Play. Stud. Anim. Commun.* 175–190.
- Searcy, W.A. & Andersson, M. 1986. Sexual Selection and the Evolution of Song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 507–533.
- Searcy, W.A. & Marler, P. 1984. Interspecific Differences in the Response of Female Birds to Song Repertoires. *Z. Tierpsychol.* **66**: 128–142.
- Searcy, W.A., McArthur, P.D. & Yasukawa, K. 1985. Song repertoire size and male quality in song sparrows. *Condor* **87**: 222–228.
- Senar, J.C., Figuerola, J. & Domènech, J. 2003. Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* **90**: 234–237.
- Shawkey, M.D., Estes, A.M., Siefferman, L. & Hill, G.E. 2003. Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour. *Proc. Biol. Sci.* **270**: 1455–1460.
- Shawkey, M.D., Estes, A.M., Siefferman, L. & Hill, G.E. 2005. The anatomical basis of sexual dichromatism in non-iridescent ultraviolet-blue structural coloration of feathers. *Biol. J. Linn. Soc.* **84**: 259–271.
- Shawkey, M.D., Hauber, M.E., Estep, L.K. & Hill, G.E. 2006a. Evolutionary transitions and mechanisms of matte and iridescent plumage coloration in grackles and allies (Icteridae). *J. R. Soc. Interface* **3**: 777–786.
- Shawkey, M.D. & Hill, G.E. 2005. Carotenoids need structural colours to shine. *Biol. Lett.* **1**: 121–124.
- Shawkey, M.D., Hill, G.E., McGraw, K.J., Hood, W.R. & Huggins, K. 2006b. An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. *Proc. Biol. Sci.* **273**: 2985–2991.
- Sheldon, B.C., Andersson, S., Griffith, S.C., Örnborg, J. & Sendecka, J. 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* **402**: 874–877.

- Shutler, D. a Weatherhead, P.J. 1990. Targets of sexual selection: song and plumage of wood warblers. *Evolution* **44**: 1967–1977.
- 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.
- Siefferman, L. a Hill, G.E. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behav. Ecol.* **14**: 855–861.
- Siitari, H. a Huhta, E. 2000. Individual color variation and male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): a role of ultraviolet reflectance. *Behav. Ecol.* **13**: 737–741.
- Simons, M.J.P., Briga, M., Koetsier, E., Folkertsma, R., Wubs, M.D., Dijkstra, C. a Verhulst, S. 2012. Bill redness is positively associated with reproduction and survival in male and female zebra finches. *PLoS One* **7**.
- Simons, M.J.P. a Verhulst, S. 2011. Zebra finch females prefer males with redder bills independent of song rate—a meta-analysis. *Behav. Ecol.* **22**: 755–762.
- Sirkiä, P.M., Adamík, P., Artemyev, A. V., Belskii, E., Both, C., Bureš, S., Burgess, M., Bushuev, A.V., Forsman, J.T., Grinkov, V., Hoffmann, D., Järvinen, A., Král, M., Krams, I., Lampe, H.M., Moreno, J., Mägi, M., Nord, A., Potti, J., Ravussin, P.-A., Sokolov, L. a Laaksonen, T. 2015. Fecundity selection does not vary along a large geographical cline of trait means in a passerine bird. *Biol. J. Linn. Soc.* **114**: 808–827.
- Spencer, K.A., Buchanan, K.L., Goldsmith, A.R. a Catchpole, C.K. 2003. Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Horm. Behav.* **44**: 132–139.
- Spencer, K.A., Buchanan, K.L., Leitner, S., Goldsmith, A.R. a Catchpole, C.K. 2005a. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proc. Biol. Sci.* **272**: 2037–2043.
- Spencer, K.A., Wimpenny, J.H., Buchanan, K.L., Lovell, P.G., Goldsmith, A.R. a Catchpole, C.K. 2005b. Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **58**: 423–428.
- Stein, A.C. a Uy, J.A.C. 2006. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. *Behav. Ecol.* **17**: 41–47.
- Stradi, R.D., Celentano, G., Boles, M. a Mercato, F. 1997. Carotenoids in bird plumage: The pattern in a series of red-pigmented Carduelinae. *Comp. Biochem. Physiol. - B Biochem. Mol. Biol.* **117**: 85–91.
- Stradi, R.D., Rossi, E., Celentano, G. a Bellardi, B. 1996. Carotenoids in bird plumage: The pattern in three *Loxia* species and in *Pinicola enucleator*. *Comp. Biochem. Physiol. - B Biochem. Mol. Biol.* **113**: 427–432.
- Stutchbury, B.J.M. a Morton, E.S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press.
- Sundberg, J. 1995a. Female yellowhammers (*Emberiza citrinella*) prefer yellower males: A laboratory experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**: 275–282.
- Sundberg, J. 1995b. Parasites, plumage coloration and reproductive success in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Oikos* **74**: 331–339.
- Suthers, R.A. 1990. Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature* **347**: 473–477.
- Suthers, R.A., Vallet, E. a Kreutzer, M. 2012. Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. *J. Exp. Biol.* **215**: 2950–2959.
- Suthers, R.A., Vallet, E., Tanvez, A. a Kreutzer, M. 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *J. Neurobiol.* **60**: 381–393.
- Taff, C.C., Steinberger, D., Clark, C., Belinsky, K., Sacks, H., Freeman-Gallant, C.R., Dunn, P.O. a Whittingham, L.A. 2012. Multimodal sexual selection in a warbler: Plumage and song are related to different fitness components. *Anim. Behav.* **84**: 813–821. Elsevier Ltd.

- Vallet, E., Beme, I. a Kreutzer, M. 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* **55**: 291–7.
- Vallet, E. a Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* **49**: 1603–1610.
- Van Doorn, G.S. a Weissing, F.J. 2004. The evolution of female preferences for multiple indicators of quality. *Am. Nat.* **164**: 173–186.
- Van Hout, A.J.-M., Eens, M. a Pinxten, R. 2011. Carotenoid supplementation positively affects the expression of a non-visual sexual signal. *PLoS One* **6**: 1–6.
- Veiga, J.P. a Puerta, M. 1996. Nutritional Constraints Determine the Expression of a Sexual Trait in the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **263**: 229–234.
- Voltura, K.M., Schwagmeyer, P.L. a Mock, D.W. 2002. Parental Feeding Rates in the House Sparrow, *Passer domesticus*: Are Larger-Badged Males Better Fathers? *Ethology* **108**: 1011–1022.
- Wasserman, F.E. a Cigliano, J.A. 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**: 55–59.
- Weatherhead, P.J., Metz, K.J., Bennet, G.F. a Irwin, R.E. 1993. Parasites faunas, testosterone and secondary sexual traits in male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **33**: 13–23.
- Weiss, M., Kiefer, S. a Kipper, S. 2012. Buzzwords in Females' Ears? The Use of Buzz Songs in the Communication of Nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *PLoS One* **7**.
- Westneat, M.W., Long Jr., J.H., Hoese, W. a Nowicki, S. 1993. Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. Exp. Biol.* **182**: 147–171.
- White, D.J., Gros-Louis, J., King, A.P. a West, M.J. 2006. A method to measure the development of song preferences in female cowbirds, *Molothrus ater*. *Anim. Behav.* **72**: 181–188.
- Yasukawa, K. 1981. Song and Territory Defense in the Red-Winged Blackbird. *Auk* **98**: 185–187.
- Yasukawa, K., Blank, J.L. a Patterson, C.B. 1980. Song repertoires and sexual selection in the Red-winged Blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 233–238.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**: 205–214.
- Zuk, M., Thornhill, R., Ligon, J.D., Johnson, K., Austad, S., Ligon, S.H., Thornhill, N.W. a Costin, C. 1990. The Role of Male Ornaments and Courtship Behavior in Female Mate Choice of Red Jungle Fowl.

## 6.2 Zdroje obrázků

**Obr. 1:** Upraveno podle Bowmakera a Dartnalla (1980) a Harta *et al.* (1999, 2000).

**Obr. 2:** autor (nahore): Tom Benson, licence Creative Commons BY-NC-ND 2.0,

url: <https://www.flickr.com/photos/40928097@N07/14501414505>, přístup ke zdroji: 28. června 2015

autor (dole): Rick Bohn, licence Creative Commons BY 2.0,

url: <https://www.flickr.com/photos/usfwsmtnp/16381245751>, přístup ke zdroji: 28. června 2015

**Obr. 3:** autor: Ondřej Kauzál

**Obr. 4:** autor: Steve Pellow, použito s laskavým svolením autora, url: <http://southwestparrots.co.uk>,  
přístup ke zdroji: 28. června 2015

**Obr. 5:** autor: Ondřej Kauzál