

Přírodovědecká fakulta. Univerzity Karlovy

katedra zoologie
oddělení ekologie - etologie



Melaninové ornamenty vrabce domácího jako signál rodičovských investic

Diplomová práce

Dita Martínková

Praha 2006

vedoucí diplomové práce: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
konzultant: Mgr. Alena Pazderová

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

V Praze, dne 1.9. 2006

Dita Martínková

Ráda bych poděkovala všem, kteří přispěli ke vzniku této práce. Nejvíce ze všech Aleně Pazderové, za její nadšení, zvládání nemožného při terénní práci v nepřilíš romantickém prostředí jihočeského kravína a také za ohromnou pomoc při psaní; bez ní by tato práce nikdy nemohla vzniknout. Velký dík patří i mé školitelce Alici Exnerové za pečlivé pročtení vznikající práce a cenné připomínky při počítání a sepisování. Dále bych chtěla poděkovat Davidovi Hořákovi za potřebnou psychickou podporu a velkou pomoc při objevování statistických metod. V neposlední řadě bych ráda poděkovala všem spolubydlícím z terénu (zvláště Veronice Javůrkové, Jakubovi Kreisingerovi, Magdě Brožové, Míše Nachtigelové a Katce Mendlíkové), všem vrabcům z Veselí a samozřejmě i svým rodičům, kteří mě vždy podporovali při zdolávání mých snů.

Poděkování patří i grantu GA-UK číslo 43-203 137.

OBSAH

1. ÚVOD

1.1. Ornamenty a jejich signální funkce.....	1
1.2. Rodičovská péče.....	6
1.3. Cíle práce.....	11

2. MATERIÁL A METODIKA

2.1. Lokalita a základní metodika.....	12
2.2. Rodičovská péče.....	14
2.2.1. Frekvence krmení.....	14
2.2.2. Obrana hnízda před predátory.....	15
2.3. Sledované proměnné a statistické zpracování dat.....	16
2.3.1. Sledované proměnné.....	16
2.3.2. Statistické zpracování dat.....	18

3. VÝSLEDKY

3.1. Melaninový ornament samců	20
3.1.1. Rozměry.....	20
3.1.2. Ornament a rodičovská péče.....	21
3.2. Rodičovská péče.....	23
3.2.1. Krmení mláďat.....	23
3.2.2. Zahřívání mláďat.....	32
3.2.3. Vliv počasí na krmení a zahřívání mláďat.....	35
3.2.4. Obrana hnízda před predátory.....	36
3.3. Morfologické charakteristiky sledované populace.....	38

4. DISKUSE

4.1. Melaninový ornament samců	43
4.2. Krmení mláďat	47
4.3. Zahřívání mláďat	51
4.4. Vliv počasí na krmení a zahřívání mláďat.....	52
4.5. Obrana hnízda před predátory.....	53

5. SOUHRN.....	54
----------------	----

6. ZÁVĚR.....	56
---------------	----

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	57
-----------------------------------	----

8. OBRAZOVÁ PŘÍLOHA

1. ÚVOD

Evoluční ekologie předpokládá, že jedinec podřizuje svůj život tomu, aby zvýšil svou fitness (Krebs & Davies 1993). Pro jedince není důležité pouze přežít do reprodukčního věku, ale také nalézt vhodného partnera pro rozmnožování. Nalézt takového partnera je přitom zásadní, jelikož špatným výběrem může jedinec negativně ovlivnit svou fitness. Samice patří v tomto případě mezi vybíravější pohlaví. To má za následek, že samci bývají vystaveni intenzivnějšímu pohlavnímu výběru a že se tedy právě u nich vyvíjí nápadnější druhotné pohlavní znaky. Tyto znaky mohou samicím při výběru vhodného partnera pomáhat. Míra exprese druhotných pohlavních znaků může totiž odrážet kvalitu daného jedince či jeho budoucí vklad do péče o potomstvo.

1.1. ORNAMENTY A JEJICH SIGNÁLNÍ FUNKCE

Ptáci patří mezi živočichy, kteří se orientují převážně pomocí zraku a jejichž přežití závisí na vzájemné komunikaci. Způsob života ptáků je tedy neodmyslitelně spojen s optickými podněty. Ornamenty, které se vyskytují převážně u samčího pohlaví, mohou být morfologické, u kterých je nejdůležitější tvar, délka či výška, a pigmentózní, u kterých je nejdůležitější vlastností jejich barva. Ne vždy je možné tyto dva typy odlišit, protože i u morfologických znaků, jako jsou například prodloužená pera, laloky a hřebínky, může mít význam zároveň jejich zbarvení. Různé zbarvené opeření má velký význam ve vnitro- i mezidruhové komunikaci. Nápadné samčí ornamenty se tak staly ideálním modelem pro testování signální role zbarvení v pohlavním výběru.

Ptačí zbarvení je způsobeno melaniny, karotenoidy či strukturálně. Strukturální zbarvení je zodpovědné za modré, fialové, ultra-fialové a iridescentní barvy. Významu strukturálního zbarvení bylo v ekologických studiích zabývajících se pohlavním výběrem věnováno ve srovnání s ostatními pigmenty jen velmi málo pozornosti. Důvodem může být, alespoň u některých druhů, jejich nízká, ne-li žádná signální funkce (Perrier et al. 2002), díky čemuž by neměly být předmětem pohlavního výběru. McGraw et al. (2002b) ale zjistili, že strukturální zbarvení u

vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) je během pelichání ovlivněno nutričními podmínkami a tudíž se jeví jako signál zdravotního stavu a kondice jedince. K podobným výsledkům došli i Siefferman & Hill (2003) u salašníka modrého (*Sialia sialis*), kde více zbarvení jedinci dosahovali většího reprodukčního úspěchu.

Nejstudovanějšími pigmenty v ptačí říši jsou bezesporu karotenoidy a melaniny. Karotenoidy způsobují jasně červené, oranžové a žluté zbarvení. Vyskytují se ve dvou formách a to jako karoteny (tvořené uhlíkem a vodíkem) a xantofyly (oxidované karoteny). Jsou to esenciální sloučeniny, které si živočichové nedokáží sami vyrobit a získávají je pouze z rostlinné potravy (Olson & Owens 1998, Møller et al. 2000). Přijímané karotenoidy musí ptáci pro potřeby ukládání do ornamentů často dále metabolizovat (McGraw et al. 2003), což pro ně může být energeticky náročné (Hill 2000). Důležité také je, že ne každý červený či žlutý pigment zbarvující peří ptáků, musí být karotenoidního původu (McGraw et al. 2004) (viz níže).

Melaniny jsou základní barviva, se kterými se setkáváme téměř u všech ptáků, a to nejen v podobě ornamentů, ale i ve většině nenápadného krycího zbarvení. Všechny melaninové ornamenty jsou výsledkem přítomnosti dvou typů melaninu – eumelaninu (který je produkován při absenci cysteinu) a phaeomelaninu (produkovaném za přítomnosti cysteinu), popřípadě kombinací obou (Jawor & Breitwisch 2003). Eumelanin je lidmi (a pravděpodobně i ptáky) vnímán jako černá až tmavě hnědá, zatímco phaeomelanin jako světle hnědá, hnědožlutá, nevýrazně červená, oranžová a žlutá barva. Melanin je derivát aminokyseliny tyrosinu a vytváří se ve zvláštních buňkách melanoblastech, které se během embryonálního vývoje rozšíří z neurální lišty do celého těla. Proces vzniku melaninu, tedy melanogenese, zaujímá místo v melanocytech, buňkách odvozených z buněk neurální destičky. Melanocyty zodpovědné za barvu kůže, vlasů či per se nachází v bazální vrstvě epidermis a ve vlasových či perních folikulech. Pigment v kůži, srsti či perech je výsledkem dvou typů melaninu, které vznikly z rozmanitých melanocytů. Jelikož jsou melaniny syntetizovány přímo svými nositeli (Hearing 1993) a

jejich ukládání je pod silnou genetickou kontrolou, je pravděpodobné, že nebudou ovlivněné environmentálními podmínkami, jako je například potrava (Decker & McGinnis 1947), tak jako karotenoidy. Je tedy zřejmé, že různé pigmenty budou signalizovat o svém nositeli různé informace.

Vzhledem k tomu, že jsou karotenoidy v přírodě poměrně vzácné (Grether et al. 1999), regulují imunitní systém a pro jedince jsou metabolicky nezbytné, měly by odrážet zdravotní stav jedince a jeho schopnost získávat dostatek kvalitní potravy (Folstad & Karter 1992, Hill 1992). To vše z nich dělá poctivý signál fungující v pohlavním výběru (Møller et al. 2000), kdy samice preferují výrazněji zbarvené samce.

Většina melaninových znaků je ovlivněna hladinou testosteronu v plazmě (Evans et al. 2000, Gonzales et al. 2001). Samci s vysokou hladinou testosteronu jsou agresivnější a zaujímají vyšší společenské postavení než samci s nižší hladinou testosteronu (Poiani et al. 2000). Zdá se tedy, že by melaninové zbarvení mnoha druhů mohlo spolehlivě indikovat sociální postavení jedince projevující se mírou jeho dominance (Järvi & Bakken 1984 u sýkory koňadry, *Parus major*; Studd & Robertson 1985a u lesňáčka žlutého, *Dendroica petechia*; Møller 1987a,b u vrabce domácího, *Passer domesticus*; Holberton et al. 1989 u strnadce zimního, *Junco hyemalis*; Huhta & Alatalo 1993 u lejska černohlavého, *Ficedula hypoleuca*; Senar & Camerino 1998 u čížka lesního, *Carduelis spinus*; Evans et al. 2000 u vrabce domácího, *Passer domesticus*). Dominantní postavení v sobě ale samozřejmě také nese určitou cenu. Ačkoli je tento signál levný k vytvoření (Rohwer & Ewald 1981, Järvi & Bakken 1984), na rozdíl od karotenoidního ornamentu, je poměrně drahý k nošení. Proto by si ho měli dovolit nosit pouze opravdu kvalitní jedinci. Testosteron například zvyšuje náchylnost a patogenicitu parazitických infekcí a potlačuje imunitní systém, zároveň však zesiluje expresi druhotných pohlavních znaků (Folstad & Karter 1992). Proto by tento znak měl fungovat jako čestný signál kvality, jehož nošení je pro jedince poměrně nákladné a znamená určitý handicap snižující jeho pravděpodobnost přežití (Zahavi 1975). Vlastnictví nápadných ornamentů může také zvyšovat risk, že se jedinec snáze stane kořistí (je pro predátora lépe

viditelný) (Hein et al. 2003). Patrně proto u některých druhů dochází k expresi druhotných pohlavních znaků pouze v období rozmnožování. Například samci vrabce domácího s větší hrdelní skvrnou se stávali častěji obětí krahujce než samci s méně nápadnou skvrnou (Møller 1989). Dále může být produkce ornamentu ovlivněna nutričními podmínkami (Veiga & Puerta 1996, ale McGraw et al. 2002b). Proto by i melaninové ornamenty mohli být čestným signálem při samičí volbě.

Teorie pohlavního výběru předpokládá, že u sexuálně dichromatických druhů preferují samice intenzivnější zbarvení, případně větší či nápadnější ornamenty samců (Andersson 1994). Takto nápadné ornamenty mohou poctivě informovat o genetické kvalitě či atraktivitě samce (Zahavi 1975), vyjadřovat vyšší rezistenci vůči parazitům (Hamilton & Zuk 1982) nebo naznačovat vyšší stupeň parentální péče prováděné samcem (Hoelzer 1989). Pro samici by tedy mělo být výhodné odhadnout kvalitu svého budoucího partnera, jelikož výběr kvalitního samce s sebou nese bezprostřední výhody. Tyto výhody mohou být přímé, jako je kvalitní teritorium, bezpečné hnízdní místo, svatební dary či vyšší stupeň parentální péče, nebo nepřímé, jako jsou dobré geny pro mláďata zajišťující dobrou kondici či atraktivní vzhled, který mohou mláďata zdědit (Smiseth et al. 2001).

K této problematice bylo vysloveno několik hypotéz.

Hypotéza přímých výhod (direct benefit hypothesis) (Hoelzer 1989) předpokládá, že ornamenty samců mohou odrážet hmatatelný prospěch, který samice získá v důsledku preference jeho nositele. Například u dlaskovce modrého (*Guiraca caerulea*) získávají samci s nápadnějším zbarvením kvalitnější teritoria (Keyser & Hill 2000).

Alternativně, myšlenka **hypotézy dobrých genů** (good genes hypothesis) je, že ornamenty samců signalizují genetickou výbavu, která může být ve výsledku mláďatům předána a to v podobě genů, které mohou zajistit potomstvu lepší životaschopnost (Zahavi 1975) či zvýšenou atraktivitu (Fisherův model koevoluce samčího znaku a samičí preference; Fisherian runaway hypothesis). Obě tyto hypotézy předpokládají pozitivní

vztah mezi reprodukčním úspěchem samce a velikostí ornamentu (zahrnující preferenci samic).

Přímé výhody jsou podstatné zvláště u druhů, kde je rodičovská péče poskytovaná samcem nutná. Jelikož u pěvců vykazují samci podstatné množství rodičovské péče, zdá se, že přímé výhody budou pro samice stejně důležité jako nepřímé.

„Good parent model“ předpokládá, že znak preferovaný samicí funguje jako poctivý signál rodičovské péče samce (Hoelzer 1989). Příkladem může být lesňáček lejskovitý, *Setophaga ruticilla* (Omland & Sherry 1994), lejsek černohlavý, *Ficedula hypoleuca* (Seatre et al. 1995) a salašník modrý, *Sialia sialis* (Siefferman & Hill 2003).

Na druhé straně **hypotéza „sexy-synů“** (Weatherhead & Robertson 1979) předpokládá, že pro samici je výhodnější vybírat si sexuálního partnera, který se sice o potomstvo příliš nestará, ale který je podle určitých kritérií co nejvíce atraktivní pro ostatní samice (například Smiseth et al. 2001 u slavíka modráčka, *Luscinia svecica svecica*). Nevýhoda, kterou samice výběrem takového samce podstupuje, je kompenzována tím, že synové zdědí atraktivnost po svém otci a v další generaci mají větší šanci se rozmnožit (stejně jako synové zdědí tento znak po otci, zdědí dcery po matce pro tento znak preferenci).

S podobným předpokladem se setkáme i u **hypotézy odlišné alokace** (differential - allocation hypothesis, Burley 1986), která říká, že rodič (tedy samec nebo samice) investuje více do potomků zplozených s kvalitním partnerem než do potomků od partnera méně kvalitního. Samci s nápadnými ornamenty tedy snižují rodičovské investice v závislosti na zvýšené péči samice.

Co se týče melaninových ornamentů, je tato problematika stále nejasná a výsledky dosud publikovaných prací se velmi liší. U některých druhů jsou samicemi preferováni samci s nápadnějšími melaninovými ornamenty (Saetre et al. 1994 u lejseka černohlavého, *Ficedula hypoleuca*; Omland & Sherry 1994 u lesňáčka lejskovitého, *Setophaga ruticilla*; Price 1984 u pěnkavky prostřední, *Geospiza fortis*; Møller 1990 u vrabce domácího, *Passer domesticus*). Tito samci dříve získávali samice, více si je

hlídali a častěji se s nimi pářili, čímž měli vyšší jistotu paternity. Také se častěji zúčastňovali mimopárových kopulací. Byl popsán i opačný případ, kdy samci s méně nápadnými ornamenty byli samicemi preferováni jako sociální i mimopároví partneři a dosahovali vyššího reprodukčního úspěchu (Lemon et al. 1992 u lesňáčka lejskovitého, *Setophaga ruticilla*; Qvarnström & Frosgren 1998, Griffith et al. 1999a u vrabce domácího, *Passer domesticus*). Tito samci byli často i lepšími rodiči ve smyslu vyšší dosažené frekvence krmení (Studd & Robertson 1985a,b, Griffith et al. 1999a). Jak již bylo řečeno, jsou melaninové ornamenty pozitivně ovlivněné hladinou testosteronu v plazmě stejně jako agresivní chování. Rodičovská péče je naopak hladinou testosteronu ovlivňována negativně (Ketterson et al. 1992, Mazuc et al. 2003). Preference méně ornamentovaných samců (a pravděpodobně méně dominantních a méně agresivních) může reprezentovat silnou preferenci vysoce kvalitních rodičů. Na druhé straně je vyšší agresivita výhodná pro obranu hnízda. Mezi intenzitou antipredačního chování a velikostí melaninových ornamentů byla prokázána pozitivní korelace. Se zvětšující se velikostí skvrny vrabce domácího roste intenzita mobbingu (Pazderová 2003) a agresivita při obraně hnízda (Reyer et al. 1998).

1.2. RODIČOVSKÁ PÉČE

Rodičovská péče je komplexní systém chování zahrnující například stavbu hnízda, inkubaci vajec, výchovu mláďat či obranu mláďat před predátory (Breitwisch 1989, Clutton-Brock 1991). Všeobecně je tato péče chápána jako jakékoli chování, kterým rodiče zvyšují pravděpodobnost přežití nebo kvalitu mláďat (Clutton-Brock 1991). V mnoha studiích zabývajících se chováním ptáků je jako jedna z měřených charakteristik rodičovské péče uváděna frekvence krmení. Vzhledem k časové a energetické náročnosti bývá použita k vyjádření velikosti investic samce či samice do výchovy mláďat (Whittingham & Robertson 1993, Sandel et al. 1996). Rodiče krmící mláďata se rozhodují mezi svými vlastními potřebami a potřebami svých mláďat (Krebs & Davies 1997, Alatalo et al. 1998).

Dostatečný přísun potravy mláďatům je pro rodiče energeticky náročný a může tak ovlivnit jejich příští reprodukční úspěšnost.

Frekvenci krmení ovlivňuje mnoho faktorů, například věk mláďat (Seel & Walton 1979, Rytkonen et al. 1996), denní doba (Bogucki 1972) či velikost snůšky a míra predace (Royama 1966, Montgomerie & Weatherhead 1988). Přitom strategie samce a samice se od sebe mohou podstatně lišit (Moreno et al. 1995). Jelikož samice investuje celkově více energie do produkce vajec než samec do produkce spermií, předpokládá se, že míra jejich rodičovských investic bude vyšší než u samce (Trivers 1972). Tato strategie (tedy nižší investice do výchovy mláďat) by měla být pro samce výhodná i vzhledem k jeho nejistotě paternity (Davies 1985, Møller 1988, Sherman & Morton 1988). U některých monogamních pěvců se zdá, že investice samce a samice do výchovy mláďat je přibližně rovnocenná (například Greenberg & Gradwohl 1983 u mravenčíka krupějového, *Microrhophias quixensis*; Knapton 1984 u lesňáčka rezavokorunkatého, *Vermivora ruficapilla*; Winkler 1985). U jiných druhů se můžeme setkat s výsledky, kde krmí více samice (Pinkowski 1978 u salašníka modrého, *Sialia sialis*; Breitwisch et al. 1986 u drozdce mnohohlasého, *Mimus polyglottos*; Lombardo 1991 u vlaštovky stromové, *Tachycineta bicolor*; Conrad & Robertson 1993 u tyranovce domácího, *Sayornis phoebe*) nebo i samec (Biermann & Sealy 1982 u lesňáčka žlutého, *Dendroica petechia*; Grundel 1987 u sýkory horské, *Parus gambeli*).

Potrava donesená na hnízdo se také může lišit při různém stáří mláďat. Starší mláďata jsou často krmena jiným typem kořisti a kořist je obvykle větší (Johnson & Best 1982, Knapton 1984, Breitwisch et al. 1986). Na frekvenci krmení se tento rozdíl ale nemusí projevit. Například Schadd & Ritchison (1998) nezaznamenali žádnou změnu ve frekvenci krmení a ani ve velikosti donesené kořisti se zvyšujícím se stářím mláďat.

Frekvenci krmení může dále ovlivnit počet mláďat na hnízdě. Podle teorie optimálního krmení (optimal feeding frequency) krmí rodiče potomky co nejvíce mohou, dokud velikost snůšky nepřesáhne určitou mez (Lack 1947, Gibb 1950, Seel 1966). Jiné výsledky ukazují, že

frekvence krmení s velikostí snůšky rovnoměrně stoupá (Moreau 1947, Nur 1984 u sýkory modřinky, *Parus caeruleus*; Hegner & Whingfield 1987a u vrabce domácího, *Passer domesticus*; Moreno 1987 u bělořita šedého, *Oenanthe oenanthe*) nebo naopak klesá, protože mláďata ve větších snůškách mají lepší termoregulaci a tudíž nižší energetické výdaje (Royama 1966). Některé studie neprokázali žádný vliv počtu mláďat na frekvenci krmení (Pinkowski 1978, Knapton 1984, Conrad & Robertson 1993).

Další často sledovanou a velice důležitou složkou rodičovské péče je obrana hnízda před predátory. Aktivní obranou hnízda před predátory může rodičovský pár zvýšit šanci na přežití svým mláďatům (Gottfried 1979, Greig-Smith 1980). Takové chování je samozřejmě pro bránící jedince poměrně riskantní (Simmons 1955, Armstrong 1956, Barash 1975, Andersson et al. 1980, Greig-Smith 1980, Brunton 1986) a někdy se pro ně může stát i osudným (Brunton 1986).

Je také možné, že obrana hnízda má kromě zvýšení pravděpodobnosti přežití mláďat i jinou funkci. Interakce s predátorem může například samici signalizovat jistou kvalitu samce (Curio 1980). Proto by se toto agresivní a energeticky náročné chování mohlo stát předmětem samičí volby. To by podporoval i fakt, že ptáci při střetu s predátorem často hodně riskují (Curio & Regelman 1985).

Jedním z faktorů ovlivňujících obranu hnízda je například stáří mláďat. Předpokládá se, že obrana hnízda bude společně s věkem mláďat stoupat (Barash 1975). Do starších mláďat rodiče investovali více a je zde tedy větší pravděpodobnost, že se dožijí do reprodukčního věku (Winkler 1985).

Intenzita bránění může také souviset se vzdáleností predátora od hnízda. Čím je nebezpečí blíže, tím více se ptáci snaží predátora odehnat (Zimmermann & Curio 1988). Pokud je predátor daleko a nezná přesnou polohu hnízda je mobbing spíše mírný (rodiče se snaží na hnízdo neupozorňovat), pokud je ovšem hnízdo objeveno, snaží se rodiče aktivní obranou predátora odehnat (Zimmermann & Curio 1988).

Investice samce do výchovy mláďat může dále zkomplikovat existence mimopárových paternit. Konflikt mezi výběrem „dobrého rodiče“ či atraktivního partnera, který mláďatům příliš péče nevěnuje, může samice částečně vyřešit mimopárovými kopulacemi. Optimální stav pro samici bude, pokud partnerem pro péči o potomstvo bude samec ochotný investovat co možná nejvíce času a energie do výchovy mláďat, zatímco biologickým otcem většiny mláďat bude samec co možná nejvíce atraktivní a geneticky kvalitní. Genetické metody ukázaly, že tohoto výsledku dosahuje samice poměrně často.

Patrně nejdůkladněji studovaným druhem nosícím melaninový ornament je vrabec domácí (*Passer domesticus*), který se stal modelovým druhem i pro tuto práci. Je to drobný (délka těla 12-18cm) synantropní pěvec, který byl člověkem samovolně i uměle rozšířen do celého světa. Vrabci tvoří monogamní páry, mimopárové kopulace jsou však časté (Møller 1987c, 1990). Hnízdo, které staví oba rodiče, najdeme nejčastěji na stavebních, v prasklinách zdí, na hospodářských budovách, méně často na stromech. Většinou je více hnízd pohromadě. V našich podmínkách hnízdí vrabci 2-5x ročně od dubna do srpna (Hudec a kol. 1983). Samice snáší obvykle 4-5 vajec. Poslední vejce ve snůšce bývá nápadně světlé, předposlední naopak nejtmavší (Hudec a kol. 1983, vlastní pozorování), lze tedy poměrně dobře poznat, zda je snůška úplná. Inkubují oba rodiče 11-14 dní. Mláďata se často líhnou v průběhu dvou dní. Nejmenší mláďe často uhyne a do stáří 5 dnů bývá rodiči odstraněno z hnízda. Mláďata jsou krmena oběma rodiči 12-18 dní na hnízdě, po vyvedení je rodiče krmí ještě 12-14 dní. Vylétávají ve stáří 12-18 dní.

Tento všeobecně známý pěvec je nápadně sexuálně dichromatický, samice jsou nevýrazně hnědo-šedě zbarvené, zatímco samci mají kontrastní zbarvení na hlavě a hrdlo jim pokrývá výrazně černá skvrna, jejíž zbarvení je způsobeno melaninem (Ralph 1969). Hrdelní skvrna se vytváří při podzimním pelichání a její velikost závisí na množství agresivních útoků mezi samci během tohoto období (McGraw et al. 2002a). Melaninový ornament na hrdle samců slouží jako znak sociálního

postavení (Møller 1987a). Dominantní samci s větší skvrnou se udržují na vyšší pozici v hierarchii, mají přednostní přístup k potravě (Evans et al. 2000), častěji se účastní agresivních střetů v rámci hejna a získávají teritoria lepší kvality s bezpečnějšími hnízdními podmínkami než samci s menší skvrnou (Møller 1987b, Møller 1989, McGraw et al. 2002a). Velikost skvrny je ovlivněna hladinou testosteronu v plazmě (Evans et al. 2000, Gonzales et al. 2001), mezi jedinci se výrazně liší, ale nemění se s věkem (Møller 1987a).

Na otázku, zda jsou samci s větší skvrnou samicemi preferováni, existují různé odpovědi, které jsou patrně dány odlišnou metodikou a rozmanitými podmínkami pokusů. Je známa preference samců s velkou skvrnou (Møller 1990) i s malou skvrnou (Griffith et al. 1999a) a stejně tak se setkáme s výsledky, kde se nepotvrdila žádná preference (Kimball 1996). Různé výsledky prací mohou také naznačovat, že samičí volba je flexibilní strategie, která samicím umožňuje vybrat samce, který je schopen poskytnout právě takové výhody, které jsou nejvíce žádoucí v daném čase a prostředí (Griffith et al. 1999a).

České názvosloví bylo přejato z práce Hudec et al. (2003).

1.3. CÍLE PRÁCE

Cílem této práce bylo, na základě výše uvedených znalostí, testovat tyto hypotézy:

1. Velikost samčí skvrny koreluje s mírou rodičovské investice.
 - a) samec s větší skvrnou krmí mláďata s nižší frekvencí než samec s menší skvrnou
 - b) samec s větší skvrnou brání svá mláďata intenzivněji než samec s menší skvrnou
2. Velikost samčí skvrny koreluje s kvalitou mláďat.
 - a) samec s větší skvrnou produkuje lepší mláďata (větší počet, s vyšší kondicí)

Kromě uvedených hypotéz byly dále uvažovány tyto otázky:

1. Jak se obě pohlaví podílejí na rodičovské péči ?
2. Má výsledná investice rodičů vliv na kvalitu mláďat ?

2. MATERIÁL A METODIKA

2.1. LOKALITA A ZÁKLADNÍ METODIKA

Výzkum probíhal v letech 2004 - 2006 na populaci vrabce domácího (*Passer domesticus*) v areálu hospodářského statku ve Veselí nad Lužnicí (49°11' s.š. a 14°41' v.d., okres Tábor). V únoru 2004 a během roku 2005 zde bylo vyvěšeno celkem 50 dřevěných hnízdnic budek (25x15x15cm). Budky byly umístěny přibližně 1m od sebe v 2,5 - 5m výšce a to na vnější stěnu kravína a dovnitř dřevěného teletníku. Jelikož v prvním roce vrabci budky neobsadili, jsou v analýzách zahrnuty výsledky experimentů pouze z let 2005 a 2006.

Na počátku hnízdnic sezóny (polovina - konec dubna) byla hnízda průběžně kontrolována a každé obsazené hnízdo bylo zaznamenáno do hnízdnic karty. Vajíčka byla očíslována lihovým fixem a změřena (délka, výška) pomocí posuvného měřidla s přesností na 0,1mm. Objem vajec byl spočítán pomocí vzorce převzatého z práce Hoyt (1979), kde $V = [(délka\ vejce) \times (šířka\ vejce)^2] \times 0,51$. Hnízda byla kontrolována každý druhý den, abychom byli schopni určit přesný den líhnutí mláďat.

V desátém dni života byla mláďata kroužkována hliníkovými kroužky Národního muzea a unikátní kombinací plastových barevných kroužků (firma Avinet USA). Pomocí pružinové váhy „Pesola“ byla u každého mláděte zjištěna hmotnost s přesností na 0,1g, délka běháku (posuvné měřidlo s přesností na 0,1mm) a délka křídla (pravítka s přesností na 1mm). Dále byly spočítány kondiční indexy pro jednotlivá mláďata ($CI = \text{váha} / \text{délka\ běháku}$) (Winkler 1995, Matthysen 1989). Aby byly obě veličiny kompatibilní (hmotnost roste s třetí mocninou lineárního rozměru), byla ve vzorci použita třetí odmocnina z váhy. Poté byla spočítána průměrná kondice mláďat na hnízdě (suma kondičních indexů dělená počtem mláďat v hnízdě).

Dospělí jedinci byli chytáni do nárazových sítí nebo pomocí pastí průchodných pouze jedním směrem přímo na hnízdě. Pasti byly používány v době sezení na vejcích či u malých mláďat (4-6 denních), jelikož v pozdní fázi hnízdění již rodiče do budek nevlétávají (často krmí zvenčí) a není možné je již pomocí pastí chytit. Živochytné pasti jsme vyvíjeli v průběhu

celého výzkumu a teprve v posledním roce se nám podařilo dosáhnout mechanismu se 100% účinností odchyty. V předešlých letech se nám nepodařilo chytit všechny jedince hnízdící v budkách, proto se velikost vzorku v jednotlivých analýzách liší.

Dospělé ptáky (samce i samice) jsme kroužkovali hliníkovými kroužky Národního muzea Praha a unikátními kombinacemi plastových barevných kroužků, abychom zabránili opakovanému testování stejných jedinců. U každého dospělého jedince jsme zjišťovali hmotnost pomocí pružinové váhy „Pesola“ s přesností na 0,1g, délku běháku, délku a výšku zobáku pomocí posuvného měřidla s přesností na 0,1mm a délku křídla pomocí pravítka s přesností na 1mm.

U samců jsme dále zjišťovali parametry hrdelní skvrny pomocí detailní digitální fotodokumentace. Samci byli fotografováni za standardních podmínek v poloze na zádech s nataženou hlavou, abychom byli schopni zachytit co největší plochu skvrny. Byla měřena plocha černé skvrny („visible“, tedy okem zachytitelná oblast černých per na bradě a hrdle) a plocha celkové skvrny („total“, oblast s černými pery a pery s černouází a světlými lemy) (viz **Obr. 1**). Rozdělení skvrny na černou a celkovou bylo přejato z prací Møller & Errizoe (1992) a Solberg & Ringsby (1997). Plocha skvrny (mm²) byla změřena v programu UTHSCSA Image Tool. Pro analýzy byl použit průměr ze tří měření. Pro zadání měřítka (Image Tool vyžaduje zadat měřítko o známé délce) jsme používali pravítko, vedle kterého byli samci fotografováni.



Obr. 1. Fotografie hrdelní skvrny samce. Červeně je značena plocha černé skvrny, modře plocha skvrny celkové.

2.2. RODIČOVSKÁ PÉČE

2.2.1. Frekvence krmení

V hnízdních sezónách 2005 (duben - červenec) a 2006 (duben - červen) jsme pozorovali frekvence krmení u 28 párů hnízdících v budkách.

Pozorování bylo rozděleno do 2 intervalů podle stáří mláďat a to: 4-6 denní a 9-11 denní (mladí ptáci vylétávají ve stáří 12-18 dní). Před každým pozorováním jsme zjistili počet mláďat na hnízdě. Frekvence krmení samce i samice byly pozorovány zároveň. V každém intervalu byla provedena 2 čtyřhodinová pozorování a to vždy 4 hodiny dopoledne (6:00-10:00) a 4 hodiny odpoledne (16:00-20:00), tedy v dobách, kdy ptáci vykazují nejvyšší aktivitu (frekvenci krmení) (Møller 1987b, Hein et al. 2003). Hnízda byla pozorována z 10-20m vzdálenosti pomocí binokulárního dalekohledu (Bushnell 10 x 50) za každého počasí kromě prudkého deště. U časově synchronizovaných hnízdění byla frekvence krmení natáčena současně pomocí dvou digitálních videokamer JVC. V případě hnízd umístěných v dřevěném teletniku byly z důvodu snížené viditelnosti použity mikrokamery s nočním viděním. Záznamy byly digitalizovány pomocí programu Power Director a prohlíženy v programu

1s. U každého pozorování jsme zaznamenávali počasí (jasno, polojasno, zataženo, déšť) a teplotu (°C). Teplota byla zjišťována pomocí venkovního teploměru vždy na začátku každého pozorování. Celkem bylo odpozorováno 448 hodin.

2.2.2. Obrana hnízda před predátory

U každého pozorovaného hnízda byla experimentálně sledována obrana hnízda před predátory. Jako stimul chování byla využita vycpanina straky obecné (*Pica pica*). Tento predátor ohrožuje pouze vejce a mláďata, dospělé vrabce neloví (Hudec et al. 1983). Proto je tato atrapa vhodná pro sledování míry rodičovských investic, kde odpadá strach rodičů z vlastního ohrožení.

V roce 2005 byla jako kontrola použita vycpanina holuba, na kterou vrabci nereagovali. Celkem bylo provedeno pět experimentů u pěti hnízd. Přítomnost holuba neměla na chování vrabců vliv, nebyla pozorována žádná z reakcí charakteristická pro kontakt s predátorem (viz níže). Proto jsme reakci na straku považovali za hodnověrnou reakci na predátora a vyloučili jsme možnost reakce na cizí předmět.

Vycpanina byla umístěna vždy přímo na hnízdní budku v době krmení mláďat (4-10 denních). Pokus vždy probíhal za standardních podmínek (tzn. když nepršelo, nefoukal silný vítr apod.) a pouze za přítomnosti obou rodičů sledovaného páru. Experimenty byly prováděny v době, kdy byli ptáci nejvíce aktivní (9-11h, 15-19h). Reakce vrabců jsme zaznamenávali digitální videokamerou JVC po dobu 20 minut z dostatečné vzdálenosti (10-15 metrů), aby nedocházelo k vyrušování pokusovaných jedinců. V průběhu experimentu byly hodnoceny tyto proměnné: latence první reakce (s), vzdálenost od atrapy (m), délka trvání reakce (s), typ reakce (1-4).

Typy reakcí seřazené vzestupně podle intenzity:

1 sedí bez vokalizace

2 sedí a vokalizuje (typické „mobbing calls“)

3 přelet nad atrapou (z místa, kde pták seděl, přelétá obloukem nad atrapou na jiné místo)

4 nálet směrem na atrapu (pták letí přímo na atrapu, vzdálenost mezi atrapou a bránícím jedincem je menší než při přeletu)

Jako proměnná vypovídající o míře intenzity reakce byl použit „risk index“ (upraveno podle Windt & Curio 1986). Hodnota tohoto indexu stoupá s hodnotou reakce a časem stráveným reakcí a klesá se vzdáleností od predátora.

$$\text{Risk index} = \sum R (\text{tr} / \text{dr})$$

R ... hodnota („rank value“) chování r (shoduje se s typem reakce, R={1-4})

tr ... čas strávený chováním r (s)

dr ... průměrná vzdálenost od predátora v průběhu chování r (m)

2.3. SLEDOVANÉ PROMĚNNÉ A STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT

2.3.1. Sledované proměnné

Hrdelní skvrna samců (mm²) je plocha melaninového zbarvení na hrdle samců měřená z digitální fotografie v programu Image Tool. Plocha je rozdělena na černou a celkovou (viz výše).

Risk index vypovídá o míře intenzity reakce jedince na atrapu predátora.

Kondice je vyjádření stavu jedince pomocí kondičního indexu ($\sqrt[3]{\text{váha}/\text{délka běháku}}$). U mláďat byla měřena v desátém dni života.

Frekvence krmení vyjadřuje počet návštěv hnízda samcem (samicí) kratších 60s za hodinu pozorování. Časový interval pro rozlišení krmení a zahřívání mláďat byl převzat z práce Kryštofková et al. (2006). Pro výpočty

(pokud není uvedeno jinak) byla použita hodnota frekvence krmení přepočítaná na jedno mládě za hodinu pozorování.

Čas strávený krmením mláďat (s) je součet trvání všech návštěv hnízda samcem (samici) kratších 60s za čtyřhodinové pozorování. Dochází tím k vyloučení času věnovanému zahřívání mláďat.

Zahřívání mláďat (inkubace) (s) vyjadřuje součet trvání všech návštěv hnízda samcem (samici) za čtyřhodinové pozorování přesahujících 60s.

Počet mláďat je průměrný počet mláďat na hnízdě a je tedy brán za spojitou proměnnou (často docházelo k úmrtí mláďat mezi jednotlivými intervaly, počet mláďat se tedy často lišil).

Stáří mláďat je rozděleno do dvou kategorií na 4-6 denní a 9-11 denní mláďata.

Průměrná hmotnost mláďat na hnízdě (g) je \sum hmotností 10-denních mláďat dělená počtem mláďat na hnízdě.

Průměrná délka běháku mláďat na hnízdě (cm) je \sum délek běháků 10-denních mláďat dělená počtem mláďat na hnízdě.

Průměrná kondice mláďat je \sum kondičních indexů dělená počtem mláďat na hnízdě.

Délka zobáku (cm) je délka od kořene zobáku k jeho špičce.

Výška zobáku (cm) je výška měřená při zcela zavřeném zobáku v úrovni nozder.

Délka běháku (cm) je délka tarsometatarsu měřená od zářezu na zadní straně intertarsálního kloubu ke spodnímu okraji poslední dermální šupiny.

Délka křídla (cm) je délka od zápěstního kloubu ke špičce nejdelší ruční letky měřená při složeném křídle.

Šířka vejce (cm) je hodnota měřená v jeho nejširším místě.

Délka vejce (cm) je hodnota měřená v jeho nejdelším místě.

Objem vejce (ml) je objem vypočítaný pomocí vzorce, kde $V = [(délka\ vejce) \times (šířka\ vejce)^2] \times 0,51$.

Počasi bylo rozděleno do čtyř kategorií na zataženo, déšť, polojasno, jasno.

Teplota (°C) byla odečítána z venkovního teploměru vždy na začátku každého pozorování.

2.3.2. Statistické zpracování dat

Nejprve byla ověřena normalita dat pomocí testu Kolmogorov - Smirnov v programu STATISTICA 6.0. Průměrné hodnoty jsou uváděny ve formátu průměr ± střední chyba.

Melaninový ornament samců

Pro porovnání plochy černé a celkové skvrny byla použita korelace v programu STATISTICA 6.0.

K vyhodnocení vlivu plochy černé skvrny na jednotlivé proměnné byla použita lineární regrese v programu STATISTICA 6.0. Všechny testované proměnné měly normální rozložení.

Frekvence krmení

K vyhodnocení byla použita analýza variance (ANOVA) pro 3 opakovaná měření (Repeated Measures) v programu STATISTICA 6.0. Opakujícími se faktory bylo pohlaví, stáří mláďat a denní doba. Stejným způsobem bylo vyhodnoceno **zahřívání mláďat a čas strávený krmením mláďat**.

K vyhodnocení vlivu počtu mláďat na frekvenci krmení, čas strávený krmením a zahřívání mláďat byla použita analýza kovariance (ANCOVA) v programu STATISTICA 6.0. Všechny testované proměnné měly normální rozložení.

Vliv počasí na krmení a zahřívání mláďat

K vyhodnocení vlivu počasí a teploty byl vytvořen model v programu R, který zohlednil 3 opakovaná měření (pohlaví, stáří mláďat, denní doba).

Risk index

Pro zjištění rozdílu při obraně hnízda mezi pohlavími byla použita analýza variance (ANOVA) v programu STATISTICA 6.0. Pro porovnání intenzity reakce samce a samice byla použita korelace v programu STATISTICA 6.0. Všechny testované proměnné měly normální rozložení.

Měření jedinců

Pro porovnání proměnných s normálním rozložením (délka vejce, objem vejce, počet mláďat přeživších do desátého dne věku, kondice mláďat, délka zobáku samce, kondice samce, váha samice, výška zobáku samice,

kondice samice) v různých letech pozorování byla použita analýza variance (ANOVA) v programu STATISTICA 6.0. Pro neparametrická data (šířka vejce, počet vylíhlých mláďat, váha mláďat, délka křídla mláďat, délka běháku mláďat, váha samce, délka křídla samce, délka běháku samce, výška zobáku samce, délka běháku samice, délka křídla samice, délka zobáku samice) byl použit Mann - Whitney U Test v programu STATISTICA 6.0.

Při zjišťování vlivu velikosti melaninového ornamentu na frekvenci krmení, zahřívání mláďat a obranu hnízda před predátory byla aplikována Bonferroniho korekce k udržení celkové chyby testovaných dat pod 5% (hladina významnosti tedy klesla na $p < 0,017$). Pro ostatní analýzy byla akceptována hladina významnosti 0,05.

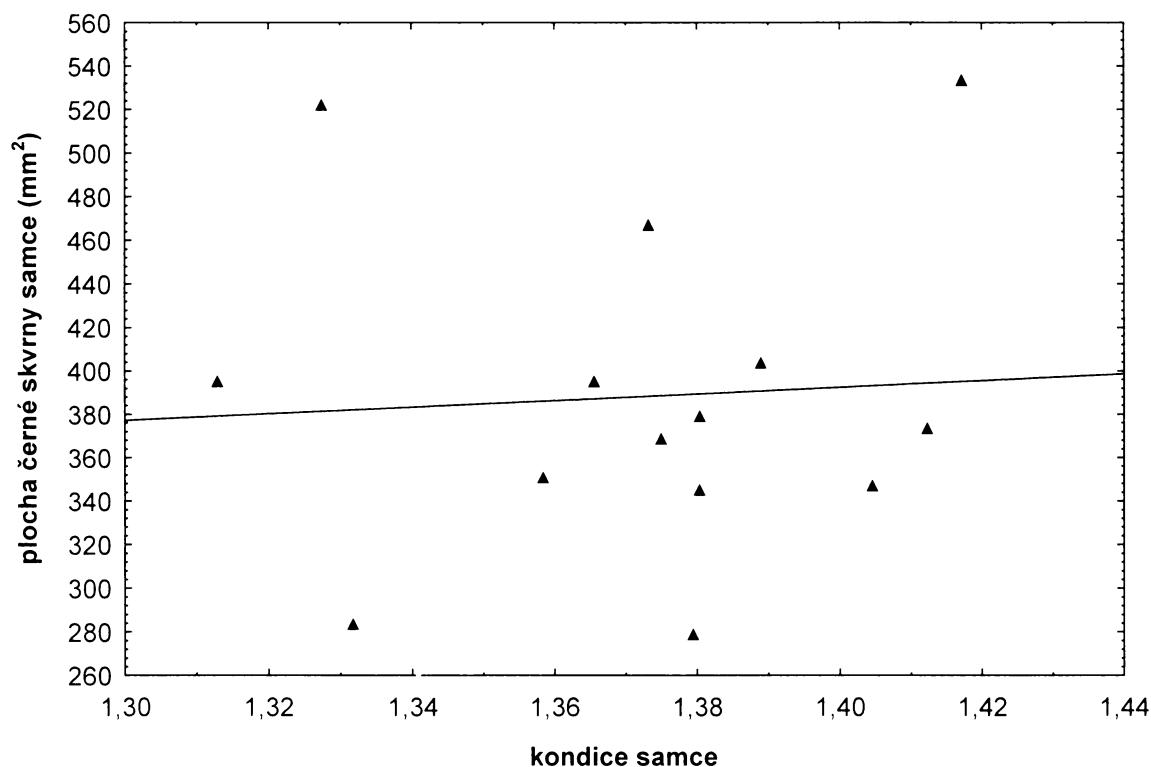
3. VÝSLEDKY

3.1. MELANINOVÝ ORNAMENT SAMCŮ

3.1.1. Rozměry

Plochy černé skvrny („visible“) a celkové skvrny („total“) mezi sebou korelují (KORELACE, $n = 18$, $r^2 = 0,866$, $p = \ll 0,001$). Pro výpočty byla použita pouze plocha černé skvrny. Důvodem byly cíle této práce, tedy zjistit, zda je melaninový ornament na hrdle samců signálem přímých výhod, podle kterého by si samice mohla následně samce vybírat. Proto byla použita plocha skvrny, která není překryta světlými lemy per a je tedy pro samici zřetelně viditelná. Plocha černé skvrny je i lépe měřitelná, při měření nedochází tak často k chybám jako při měření celkové skvrny (Møller & Erritzoe 1992, Solberg & Ringsby 1997).

Průměrná plocha skvrny byla $389,28 \pm 15,68\text{mm}^2$. Z morfologických charakteristik korelovala velikost skvrny pouze s délkou zobáku samce (KORELACE, $n = 15$, $r^2 = 0,469$, $p = 0,005$). Kondice samce neměla na velikost ornamentu vliv (REGRESE, $n = 15$, $F_{1,13} = 0,052$, $p = 0,824$) (**Obr. 2**).



Obr. 2. Závislost plochy černé skvrny samce (mm^2) na jeho kondici ($\sqrt[3]{\text{váha/délka běháku}}$).

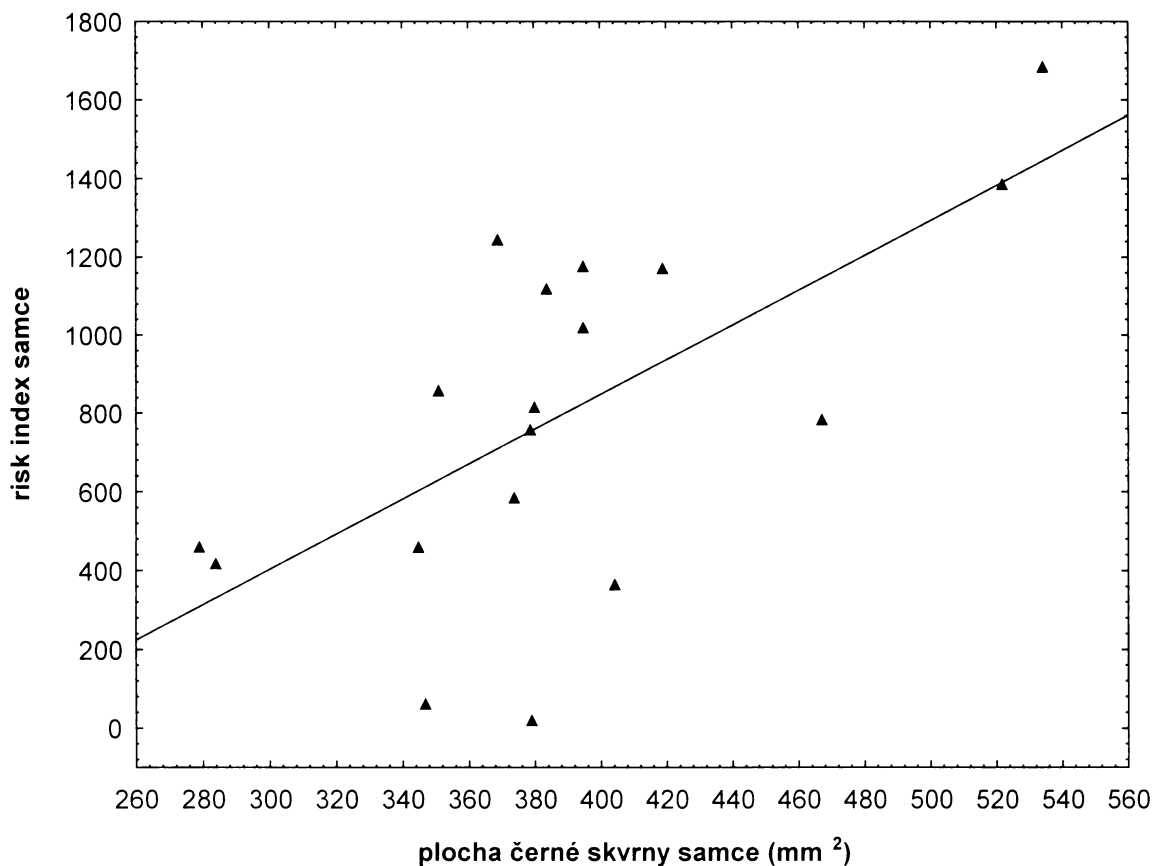
3.1.2. Ornament a rodičovská péče

Krmení a zahřívání mláďat

Velikost skvrny neměla vliv na frekvenci krmení mláďat (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 0,643$, $p = 0,434$) ani na zahřívání mláďat (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 1,355$, $p = 0,261$).

Obrana hnízda před predátory

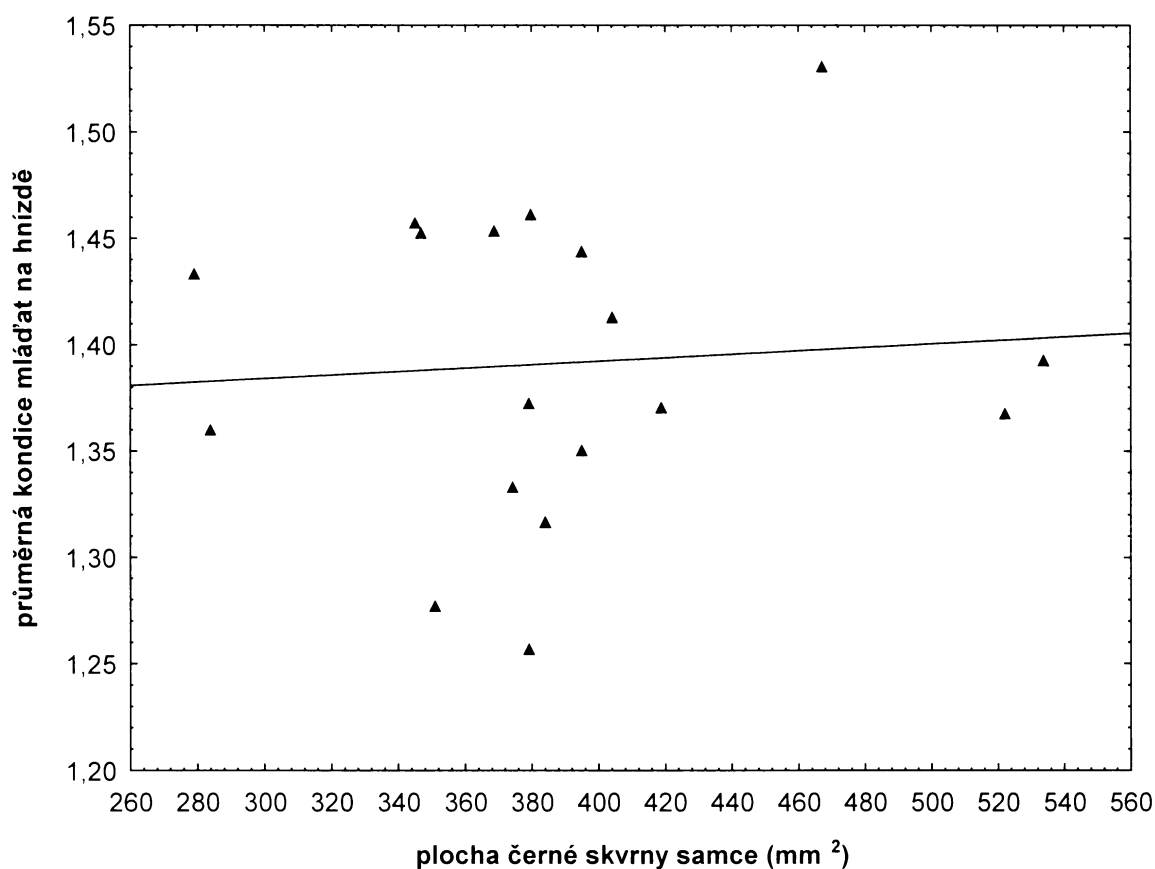
Plocha černé skvrny měla průkazný vliv na risk index samce (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 11,749$, $p = \mathbf{0,0035}$). Samci s větší skvrnou bránili hnízdo intenzivněji než samci se skvrnou menší (**Obr. 3**).



Obr. 3. Závislost risk indexu samce na ploše jeho černé skvrny (mm²). Risk index vypovídá o míře intenzity reakce samce na atrapu predátora.

Vliv na reprodukční úspěšnost samce

Nebyl zjištěn vliv velikosti ornamentu na průměrnou kondici mláďat na hnízdě (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 0,095$, $p = 0,762$) (**Obr. 4**), objem vejce (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 3,144$, $p = 0,095$), počet vajec (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 0,276$, $p = 0,607$) či na počet vyvedených mláďat (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 1,306$, $p = 0,27$). Neprokázalo se, že by samci s větší skvrnou začínali hnízdit dříve (REGRESE, $n = 18$, $F_{1,16} = 0,29$, $p = 0,598$).



Obr. 4. Závislost průměrné kondice mláďat na hnízdě na ploše černé skvrny samce (mm²). Průměrná kondice mláďat na hnízdě byla spočítána jako Σ kondičních indexů mláďat dělená počtem mláďat na hnízdě.

3.2. RODIČOVSKÁ PÉČE

3.2.1. Krmení mláďat

Frekvence krmení

Během pozorování byly zjištěny výrazné rozdíly ve frekvenci krmení mláďat při srovnání obou rodičů (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 17,668$, $p = \ll 0,001$). Samice krmila celkově častěji než samec (**Obr. 5**). U samice dále došlo ke zvýšení frekvence krmení u starších mláďat oproti mladším (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 10,572$, $p = 0,003$) (**Obr. 6**). Průměrný počet návštěv byl u mladší věkové kategorie (4-6 dní) $2,2 \pm 0,33$ pro samce a $3,2 \pm 0,23$ pro samici, u starších mláďat (9-11 dní) $1,8 \pm 0,41$ pro samce a $5,2 \pm 0,51$ pro samici.

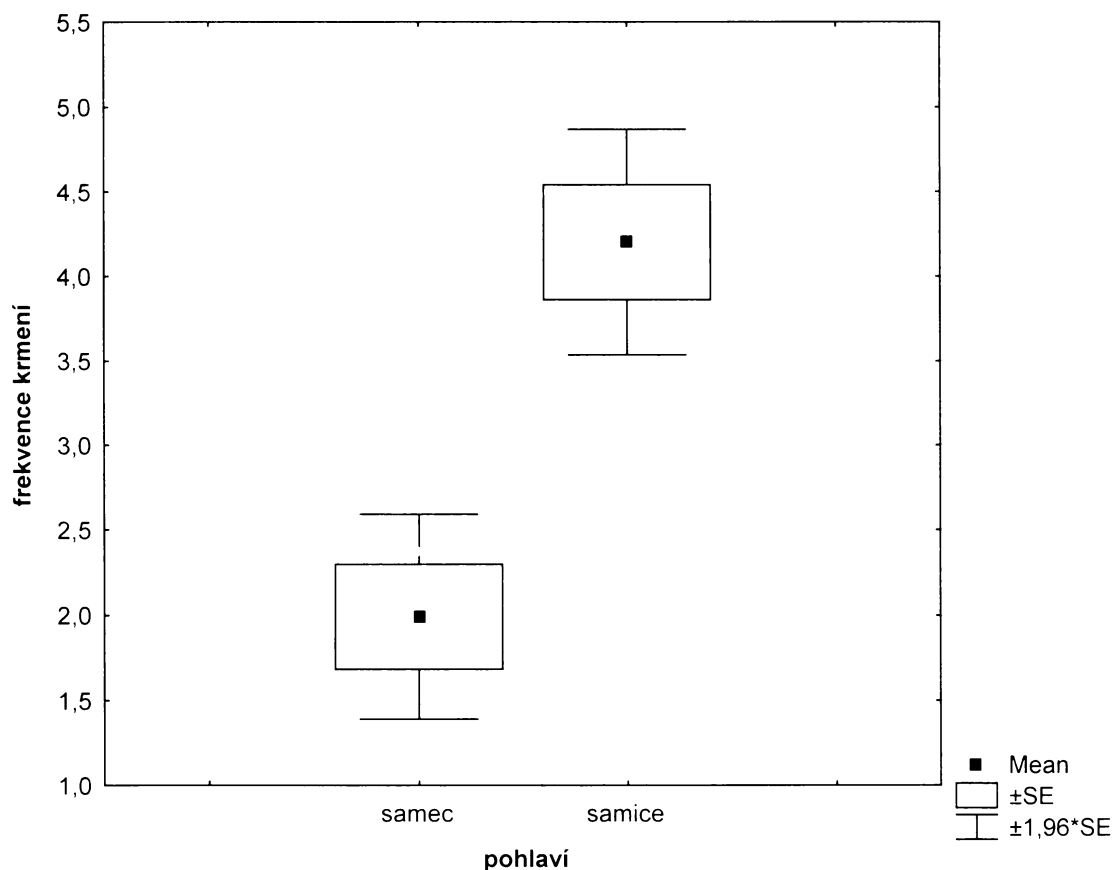
Na frekvenci krmení měl dále vliv průměrný počet mláďat na hnízdě (ANCOVA, $n = 28$, $F_{1,53} = 20,077$, $p = \ll 0,001$). S rostoucím počtem mláďat se zvyšovala i celková frekvence krmení (nepřepočítaná na jedno mládě) (**Obr. 7**). Počet mláďat ale neměl vliv na frekvenci krmení přepočítanou na jedno mládě za hodinu (ANCOVA, $n = 28$, $F_{1,53} = 0,652$, $p = 0,423$) (**Obr. 8**).

Pozitivní vliv na průměrnou hmotnost mláďat měla pouze frekvence krmení samcem u malých mláďat (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,25} = 7,582$, $p = 0,011$) (**Obr. 9**). U samice se tento výsledek neprojevil (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,26} = 4,05$, $p = 0,06$). Na průměrnou délku běháku mláďat měla vliv frekvence krmení samcem (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,26} = 14,47$, $p = \ll 0,001$) i samicí (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,26} = 7,572$, $p = 0,011$) u malých mláďat (**Obr. 10**). Frekvence krmení samcem (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,26} = 2,014$, $p = 0,167$) ani samicí (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,26} = 1,381$, $p = 0,251$) neměla vliv na kondici mláďat měřenou kondičními indexy.

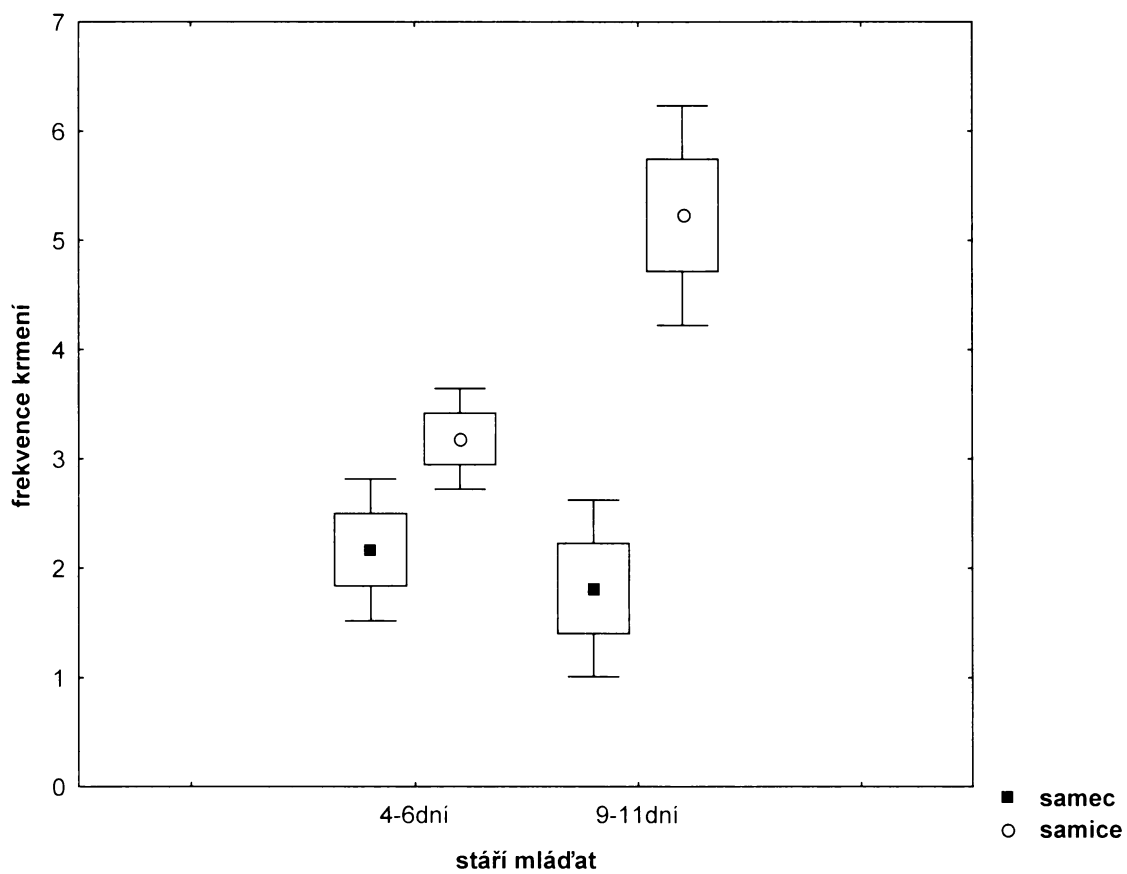
Neprojevilo se, že by na frekvenci krmení mělo vliv stáří mláďat (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 2,192$, $p = 0,151$) či denní doba (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 0,0002$, $p = 0,988$).

Celkem ve třech případech (u dvou hnízd v roce 2005 a u jednoho hnízda v roce 2006) nebyla zaznamenána žádná návštěva samce během

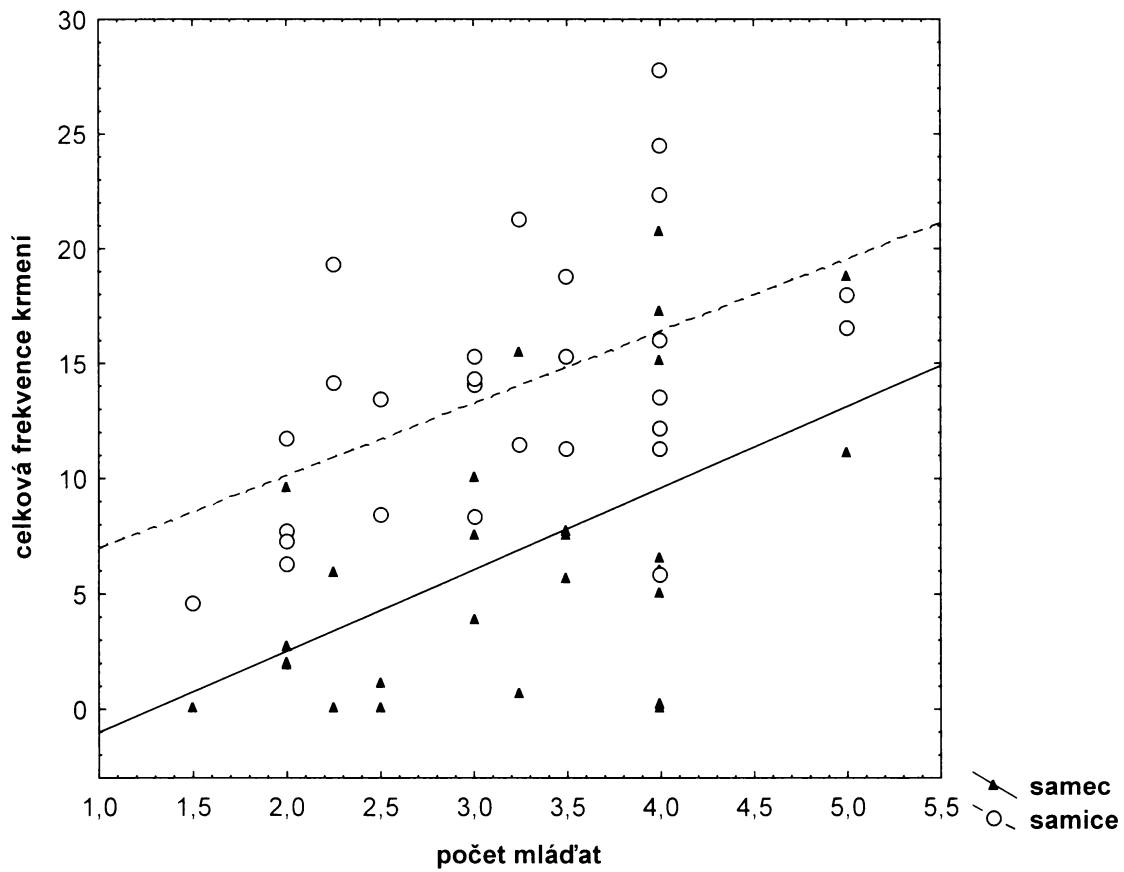
celého pozorování (tedy ani u mladší ani u starší věkové kategorie). Tento jev nebyl způsoben úmrtím jedince, ve dvou případech měli tito samci dvě obsazená hnízda s různými samicemi. Obvykle ale krmili pouze na jednom hnízdě.



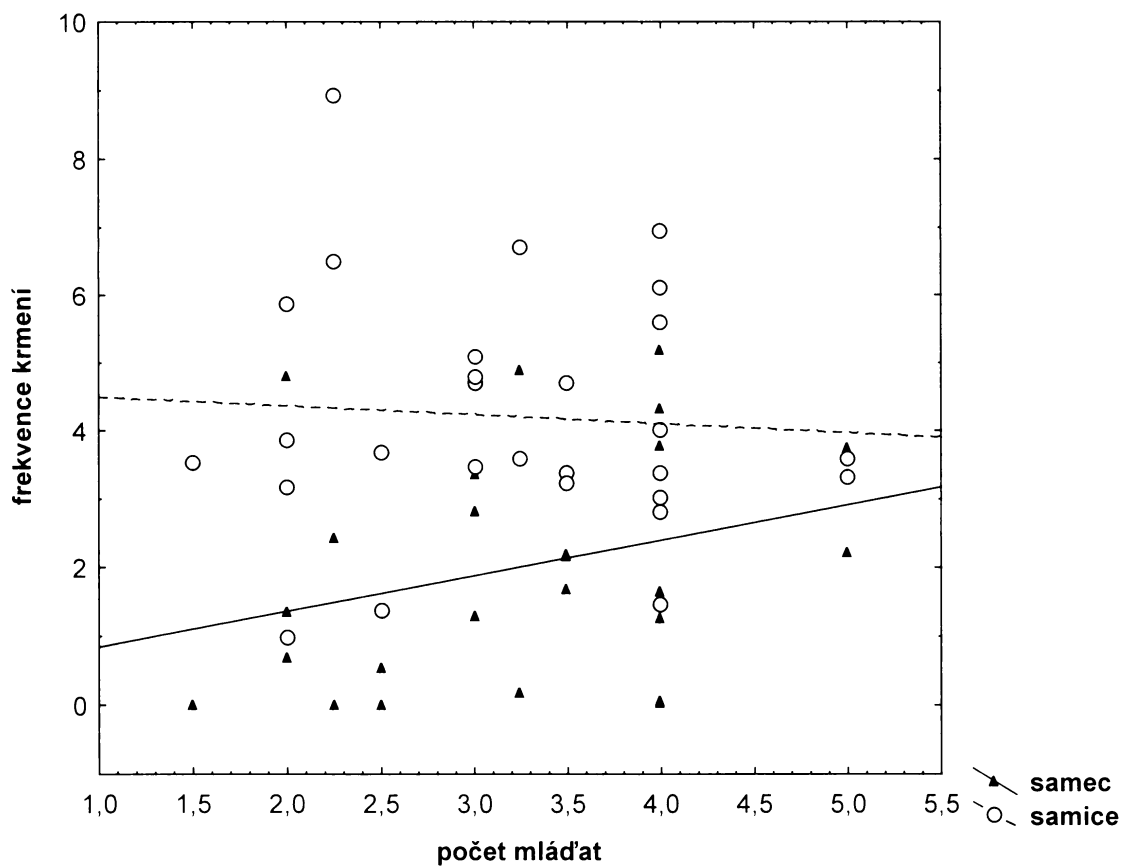
Obr. 5. Rozdíl mezi pohlavími ve frekvenci krmení přepočítané na jedno mládě za hodinu.



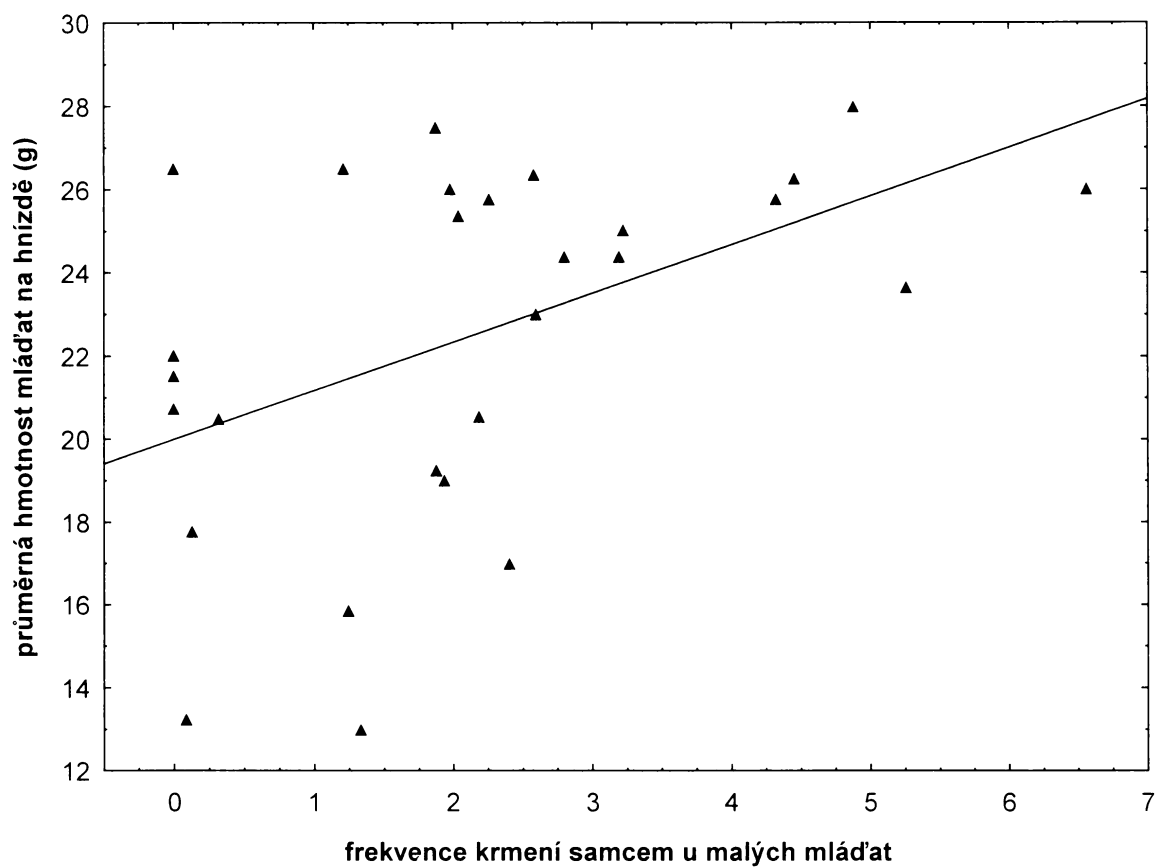
Obr. 6. Rozdíl mezi pohlavími ve frekvenci krmení přepočítané na jedno mládě za hodinu při různém stáří mlád'at.



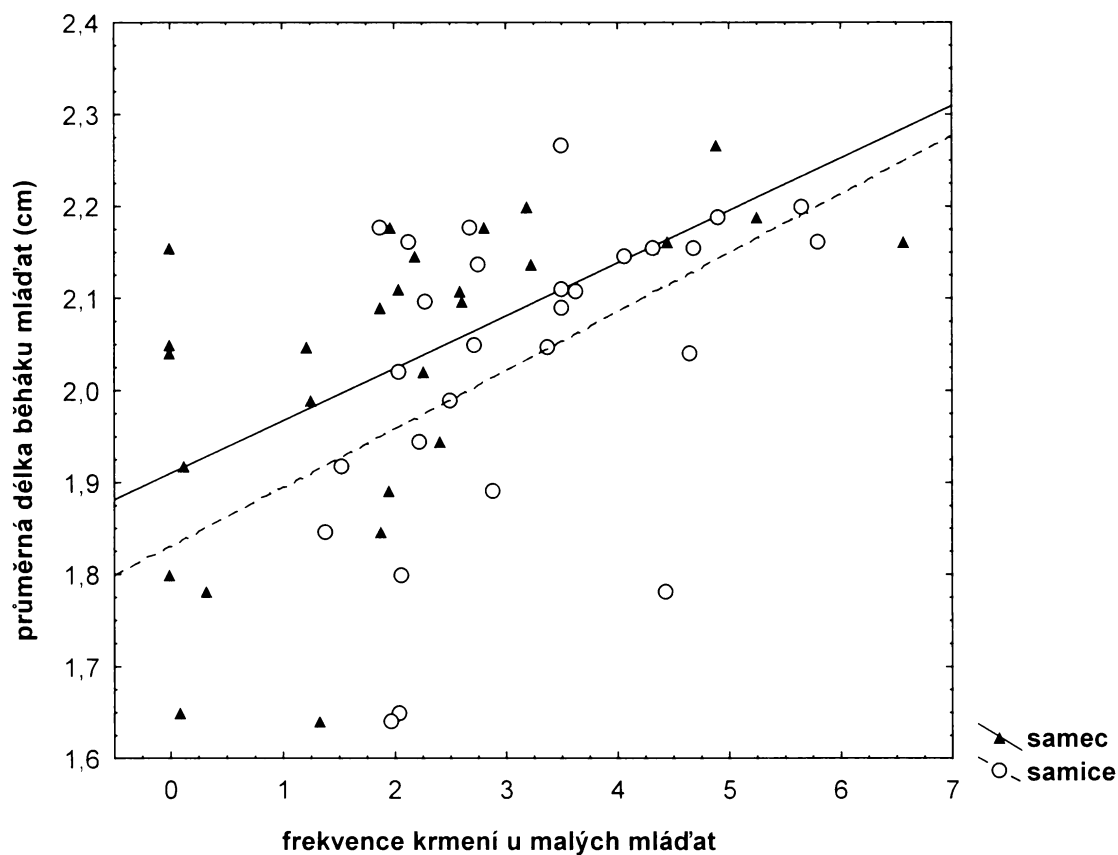
Obr. 7. Vliv počtu mláďat na frekvenci krmení nepřepočítanou na jedno mládě.



Obr. 8. Vliv počtu mlád'at na frekvenci krmení přepočítanou na jedno mládě za hodinu.



Obr. 9. Vliv frekvence krmení samcem u malých mlád'at na průměrnou hmotnost mlád'at (g).



Obr. 10. Vliv frekvence krmení u malých mláďat na průměrnou délku běháku mláďat (cm).

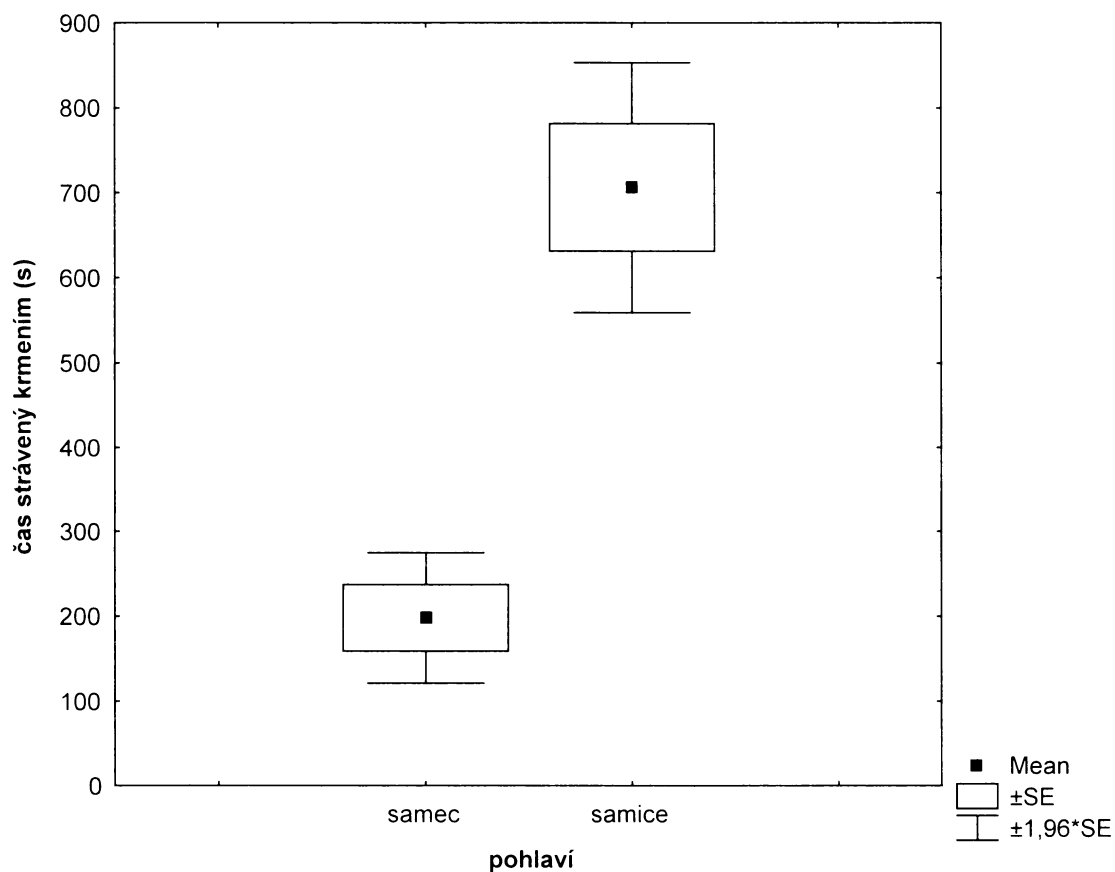
Čas strávený krmením mláďat

Podobně jako u frekvence krmení byl pozorován průkazný vliv pohlaví na čas strávený krmením (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 12,452$, $p = \mathbf{0,0016}$). Samice trávila krmením více času než samec (**Obr. 11**).

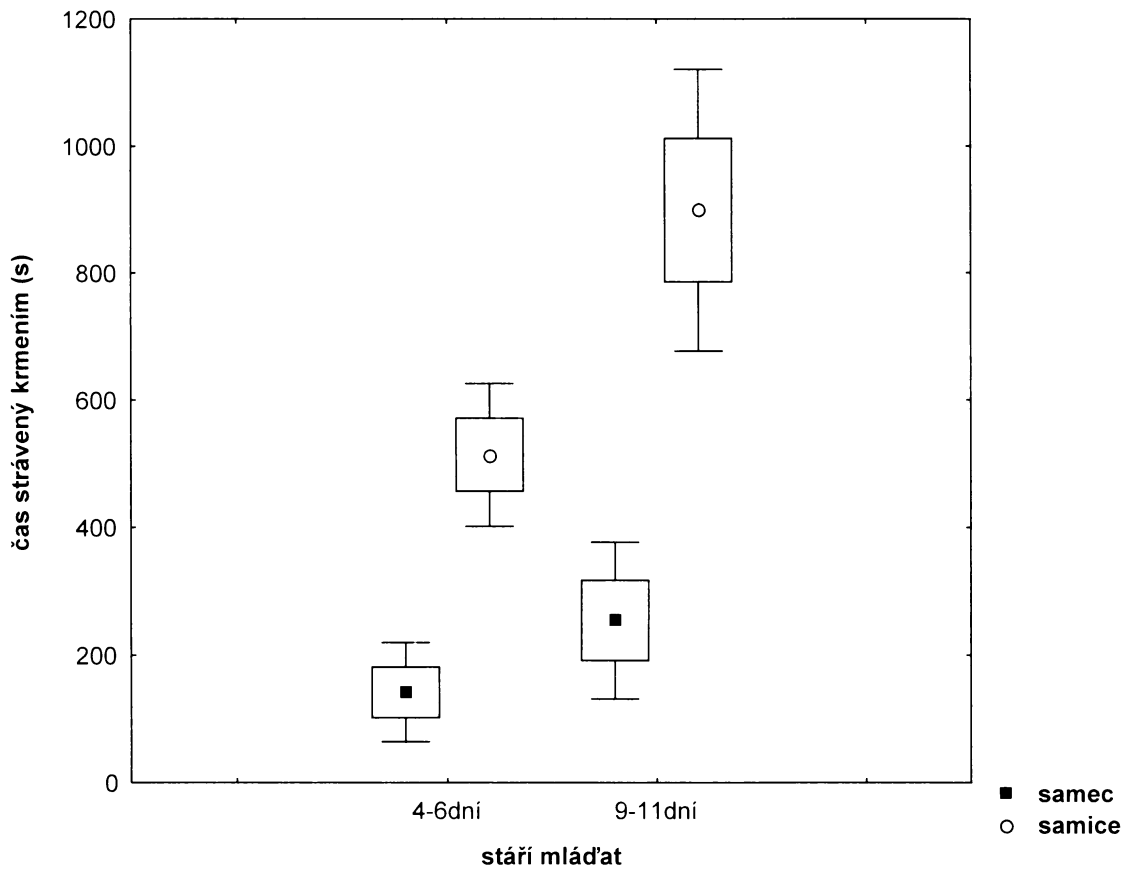
Průměrná délka jedné návštěvy byla $10,07 \pm 1,00s$ pro samce a $20,46 \pm 1,28s$ pro samici. Samice dále trávila krmením více času u starších mláďat (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 9,933$, $p = \mathbf{0,004}$) (**Obr. 12**).

Průměrný čas strávený krmením u mladších mláďat byl $141,8 \pm 39,67s$ pro samce a $513,84 \pm 57,18s$ pro samici, u starších mláďat $254,25 \pm 62,72s$ pro samce a $898,86 \pm 113,17s$ pro samici. Na čas strávený krmením měl také vliv průměrný počet mláďat na hnízdě (ANCOVA, $n = 28$, $F_{1,53} = 11,498$, $p = \mathbf{0,0013}$). Se zvyšujícím se počtem mláďat rostl i čas strávený krmením (**Obr. 13**).

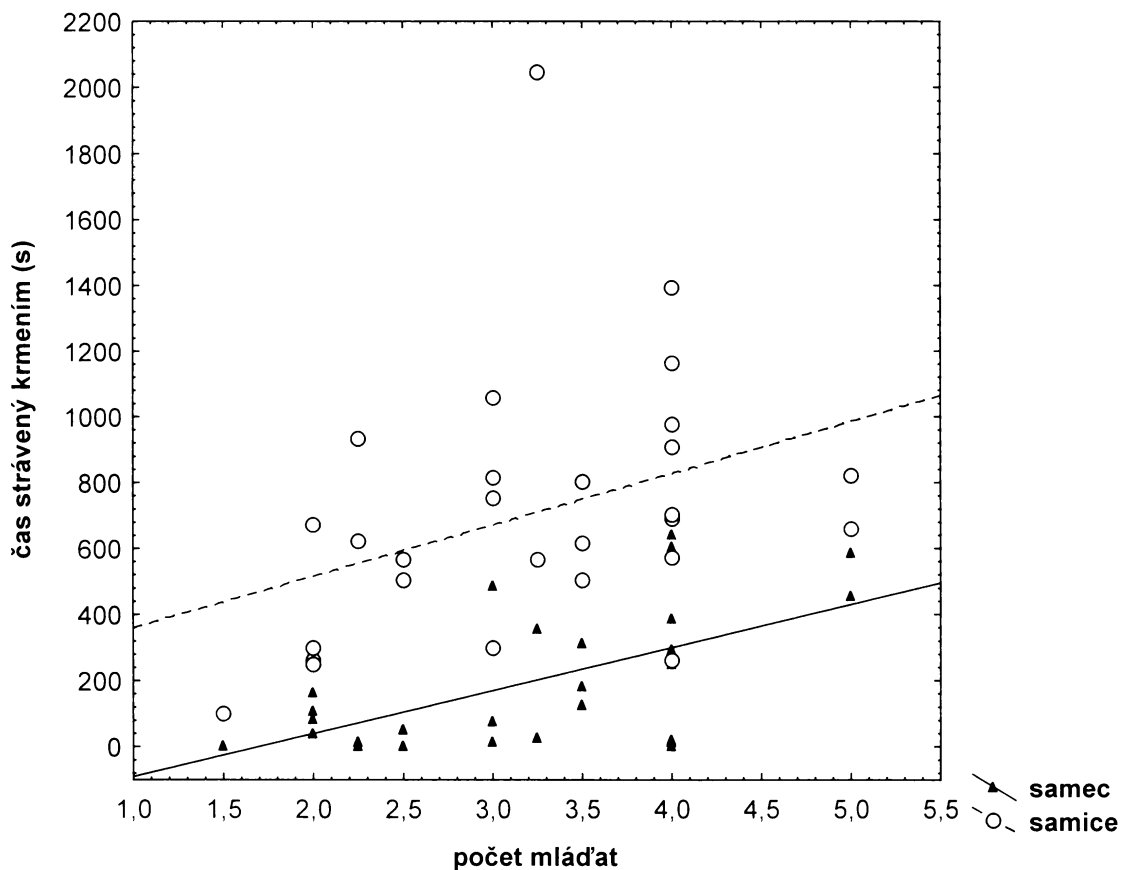
Neprokázal se vliv stáří mláďat (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 1,474$, $p = 0,236$) ani vliv denní doby (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 0,898$, $p = 0,352$) na čas strávený krmením.



Obr. 11. Rozdíl mezi pohlavími v čase stráveném krmením (s).



Obr. 12. Rozdíl mezi pohlavími v čase stráveném krmením (s) při různém stáří mlád'at.



Obr. 13. Čas strávený krmením (s) mláďat v závislosti na jejich počtu.

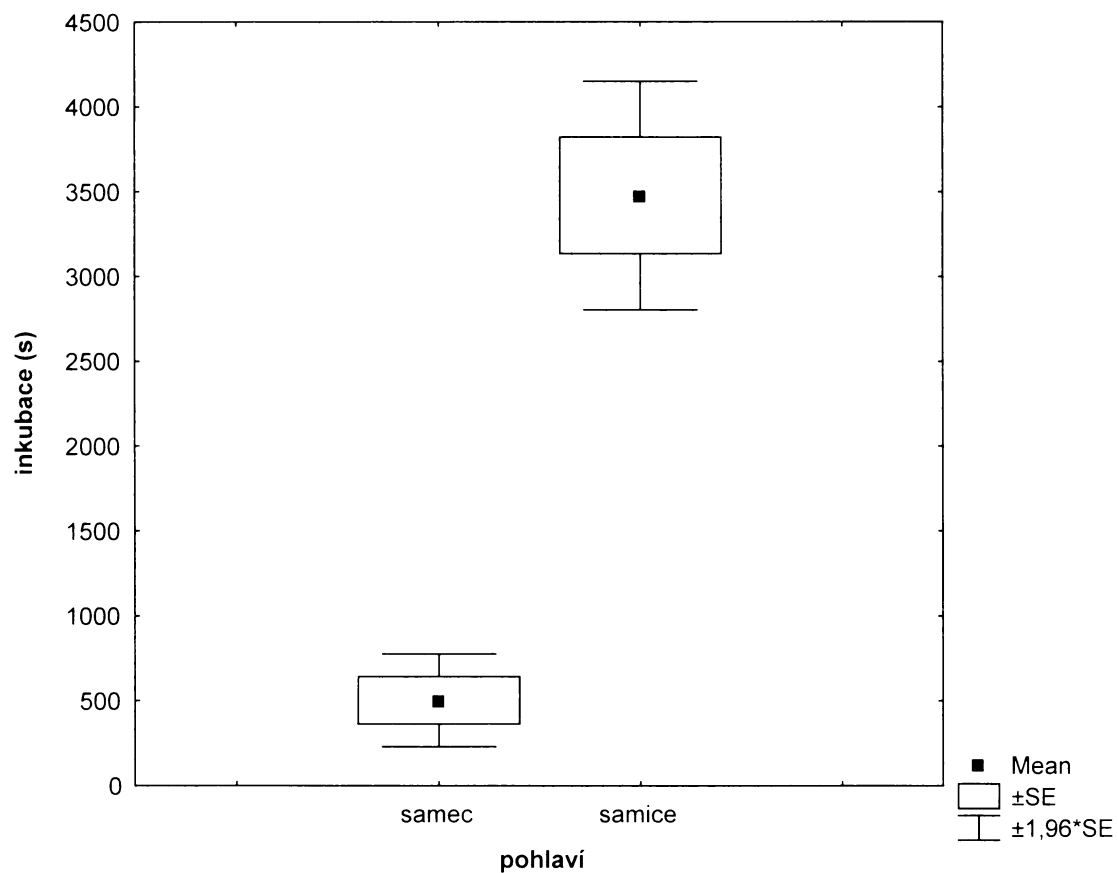
3.2.2. Zahřívání mláďat

Byly zjištěny výrazné rozdíly v inkubaci jak při srovnání obou rodičů (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 20,893$, $p = \ll 0,001$), tak při srovnání mladších a starších mláďat (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 25,288$, $p = \ll 0,001$). Samice inkubovala celkově více než samec (Obr. 14). U starších mláďat došlo k výraznému poklesu inkubace (Obr. 15). Průměrný čas strávený zahříváním u mladších mláďat byl $929,80 \pm 248,5s$ pro samce a $4755,02 \pm 400,01s$ pro samici, u starších mláďat $73,36 \pm 43,42s$ pro samce a $2199,71 \pm 384,83s$ pro samici.

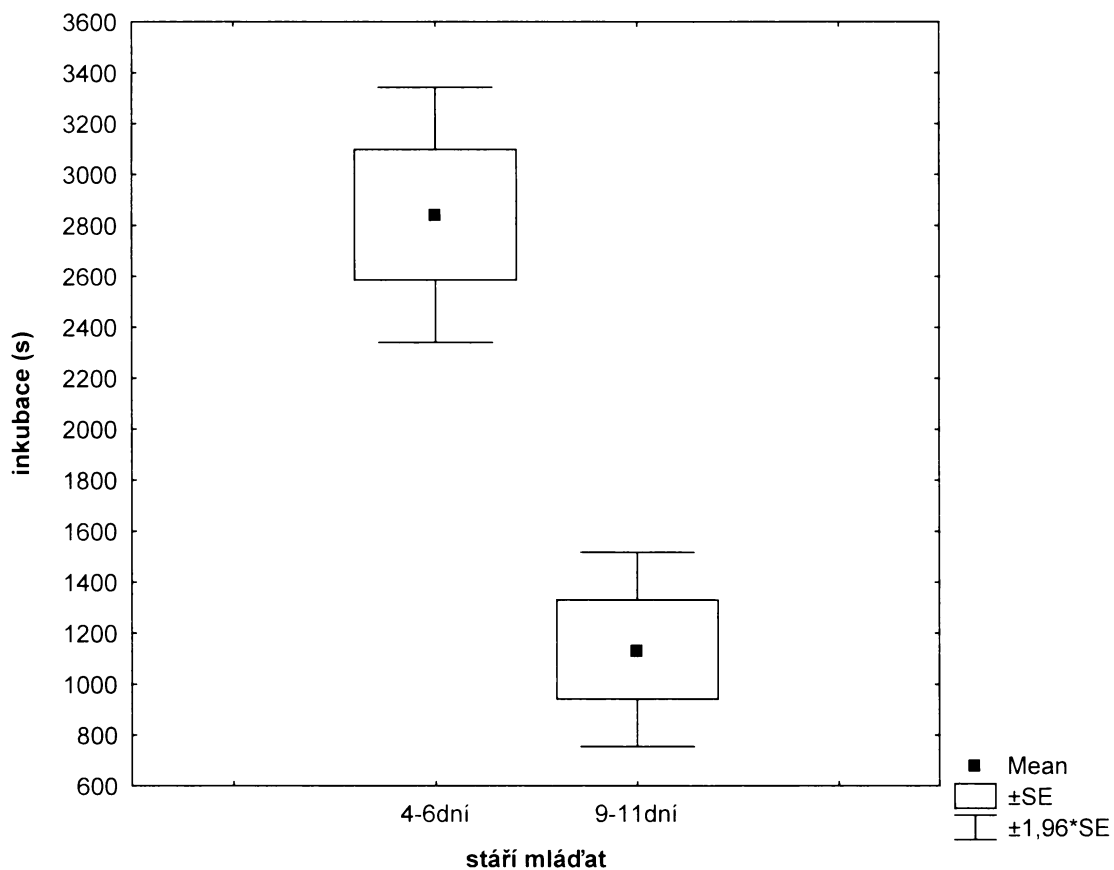
Dále jsme zjistili průkazný vliv denní doby (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 20,443$, $p = \ll 0,001$). V dopoledních hodinách inkubovali rodiče více než v odpoledních hodinách (Obr. 16).

Na inkubaci měl také vliv průměrný počet mláďat na hnízdě (ANCOVA, $n = 28$, $F_{1,53} = 13,266$, $p = \ll 0,001$). S rostoucím počtem

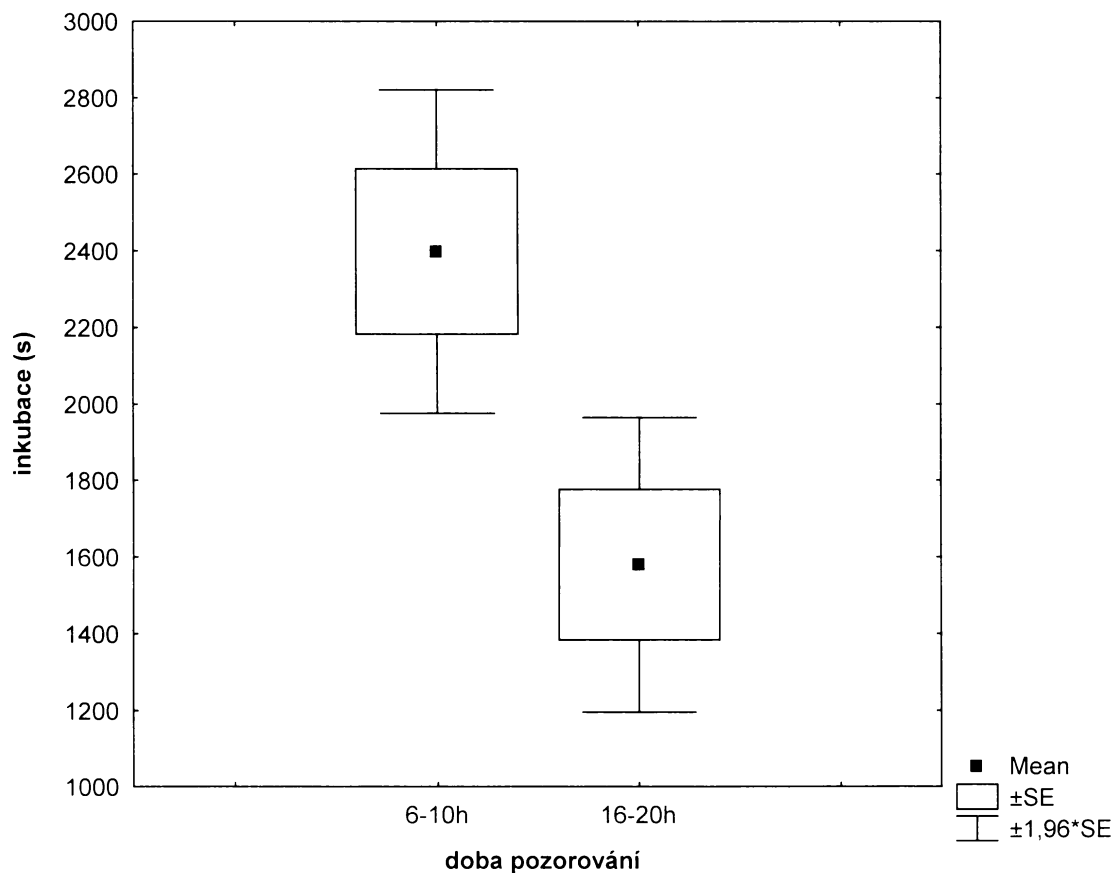
mláďat se snižoval čas strávený inkubováním. Tento výsledek se projevil pouze u inkubace samice (**Obr. 17**).



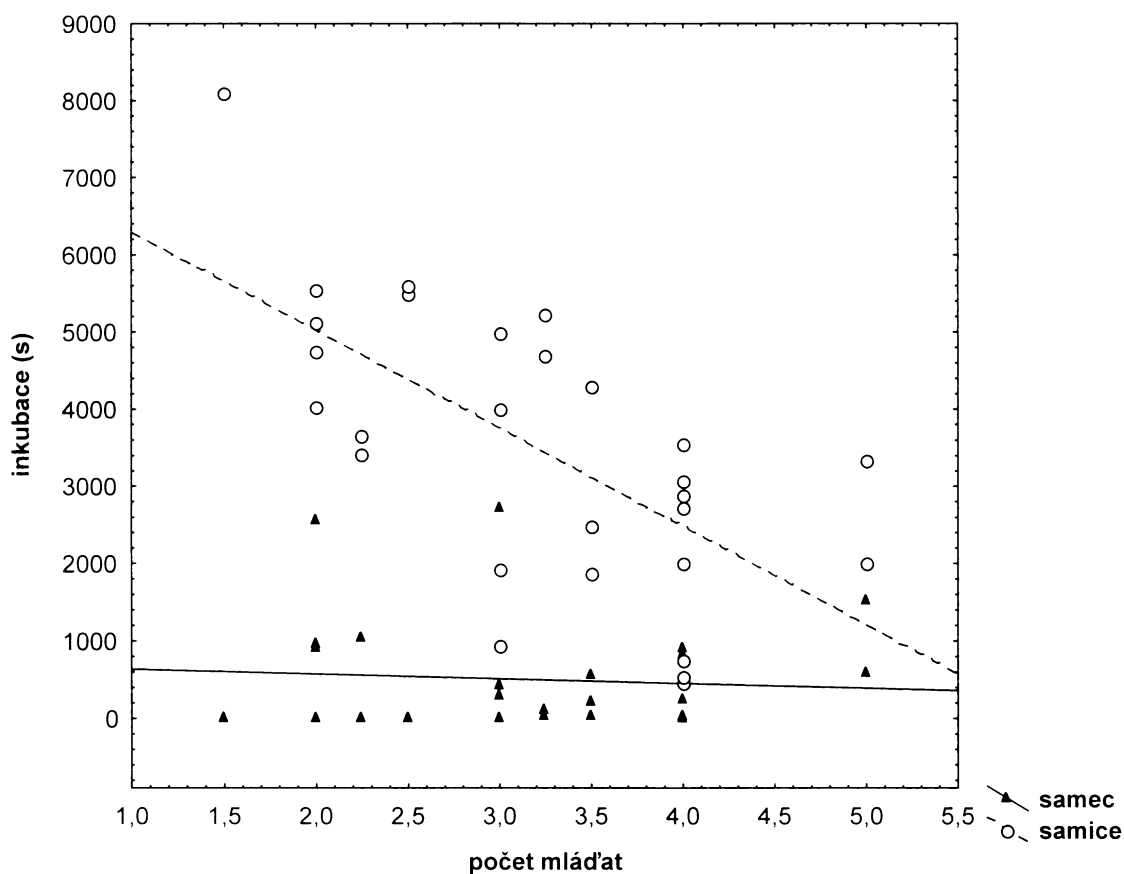
Obr. 14. Rozdíl mezi pohlavími v čase stráveném zahříváním mláďat (s).



Obr. 15. Inkubace (s) sloučená pro oba rodiče v závislosti na stáří mlád'at.



Obr. 16. Inkubace (s) sloučená pro oba rodiče v závislosti na denní době.

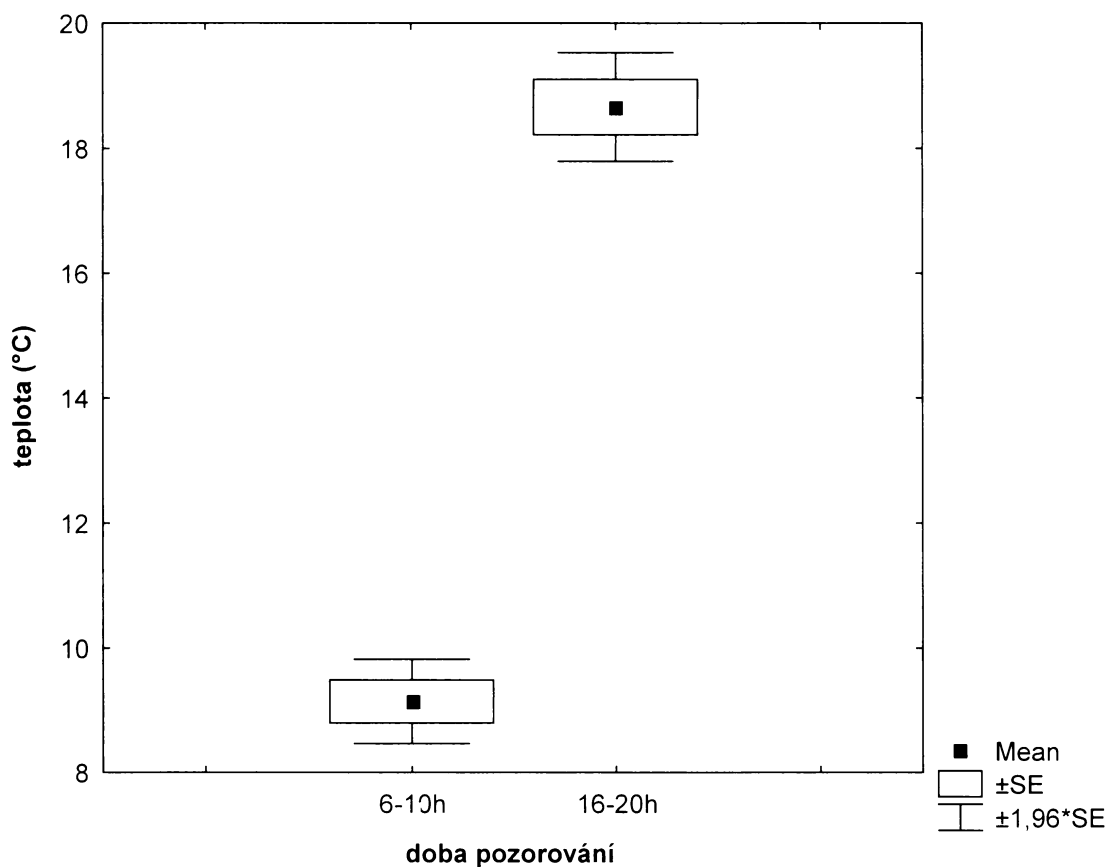


Obr. 17. Inkubace (s) v závislosti na počtu mlád'at.

3.2.3. Vliv počasí na krmení a zahřívání mlád'at

Teplota se lišila s denní dobou (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 142,253$, $p = <<0,001$). Dopoledne byly teploty výrazně nižší (Obr. 18). Průměrná teplota pro dopolední pozorování byla $9,143 \pm 0,492$ °C, pro odpolední pozorování $18,66 \pm 0,628$ °C. Frekvence krmení (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,111} = 9,779$, $p = 0,002$) a inkubace (REGRESE, $n = 28$, $F_{1,111} = 34,089$, $p = 0,005$) byla na teplotě závislá. S vzrůstající teplotou se frekvence krmení i inkubace snižovala.

Počasí nemělo vliv ani na frekvenci krmení (ANOVA, $n = 28$, $F_{3,109} = 2,247$, $p = 0,087$) ani na inkubaci (ANOVA, $n = 28$, $F_{3,109} = 1,443$, $p = 0,234$).

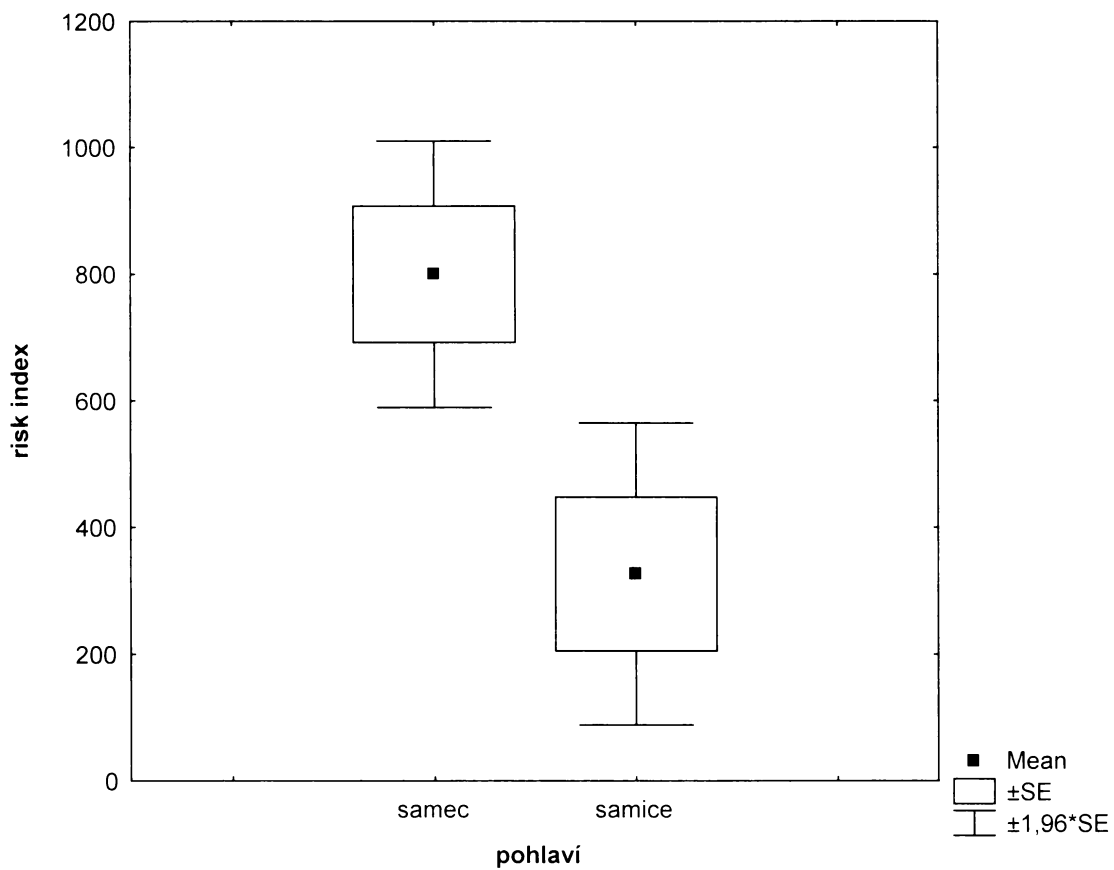


Obr. 18. Závislost teploty (°C) na denní době.

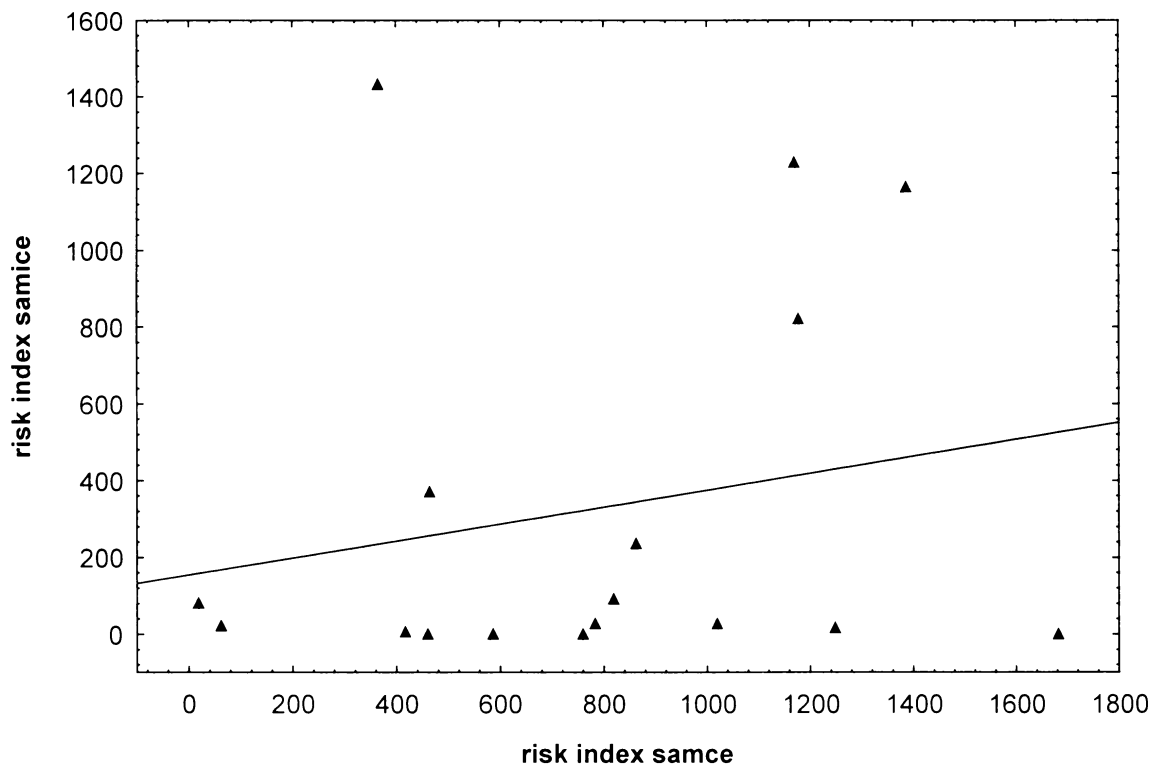
3.2.4. Obrana hnízda před predátory

Ve všech experimentech zareagovali oba rodiče. Reakce spočívala hlavně v nápadné vokalizaci a přeletech nad atrapou.

Samci bránili hnízdo signifikantně intenzivněji než samice (ANOVA, $n = 18$, $F_{1,33} = 8,568$, $p = \mathbf{0,006}$) (Obr. 19). Risk index samce a risk index samice nebyly korelovány (KORELACE, $n = 18$, $r^2 = 0,042$, $p = 0,433$) (Obr. 20).



Obr. 19. Závislost risk indexu na pohlaví. Risk index vyjadřuje míru intenzity reakce jedince během experimentu.



Obr. 20. Závislost risk indexu samice na risk indexu samce.

3.3. MORFOLOGICKÉ CHARAKTERISTIKY SLEDOVANÉ POPULACE

Snůšky

Celkem bylo změřeno 133 vajec v roce 2005 a 84 vajec v roce 2006. Průměrná velikost snůšky byla v roce 2005 $4,5 \pm 0,204$ vajec a v roce 2006 $4,63 \pm 0,152$ vajec. Vejce byla v roce 2005 v průměru $1,516 \pm 0,01\text{cm}$ široká a $1,67 \pm 0,001\text{cm}$ dlouhá. V roce 2006 byla vejce v průměru $1,541 \pm 0,008\text{cm}$ široká a $2,191 \pm 0,015\text{cm}$ dlouhá.

Délka (ANOVA, $n = 217$, $F_{1,215} = 2,23$, $p = 0,137$) ani šířka vajec (Mann-Whitney U Test, $n = 217$, $U=4761$, $p=0,07$) se mezi roky nelišila.

Průměrný objem vajec byl v roce 2005 $2,540 \pm 0,072\text{ml}$ a v roce 2006 $2,757 \pm 0,078\text{ml}$. Objem vajec se mezi roky také nelišil (ANOVA, $n = 28$, $F_{1,26} = 3,959$, $p = 0,06$).

Mláďata

V roce 2005 bylo změřeno 56 mláďat, v roce 2006 celkem 30 mláďat.

V roce 2005 se v průměru vylihlo $3,81 \pm 0,209$ mláďat a v roce 2006 $4,22 \pm 0,324$ mláďat. Z toho přežilo do desátého dne života $2,75 \pm 0,233$ mláďat v roce 2005 a $2,89 \pm 0,423$ mláďat v roce 2006. Počet vylihých mláďat se mezi roky nelišil (Mann - Whitney U Test, $n = 26$, $U = 49,5$, $p = 0,2$), stejně tak se nelišil počet mláďat přeživších do desátého dne věku (ANOVA, $n = 26$, $F_{1,23} = 0,099$, $p=0,756$). Průměrný počet mláďat na hnízdech byl $3,2 \pm 0,18$.

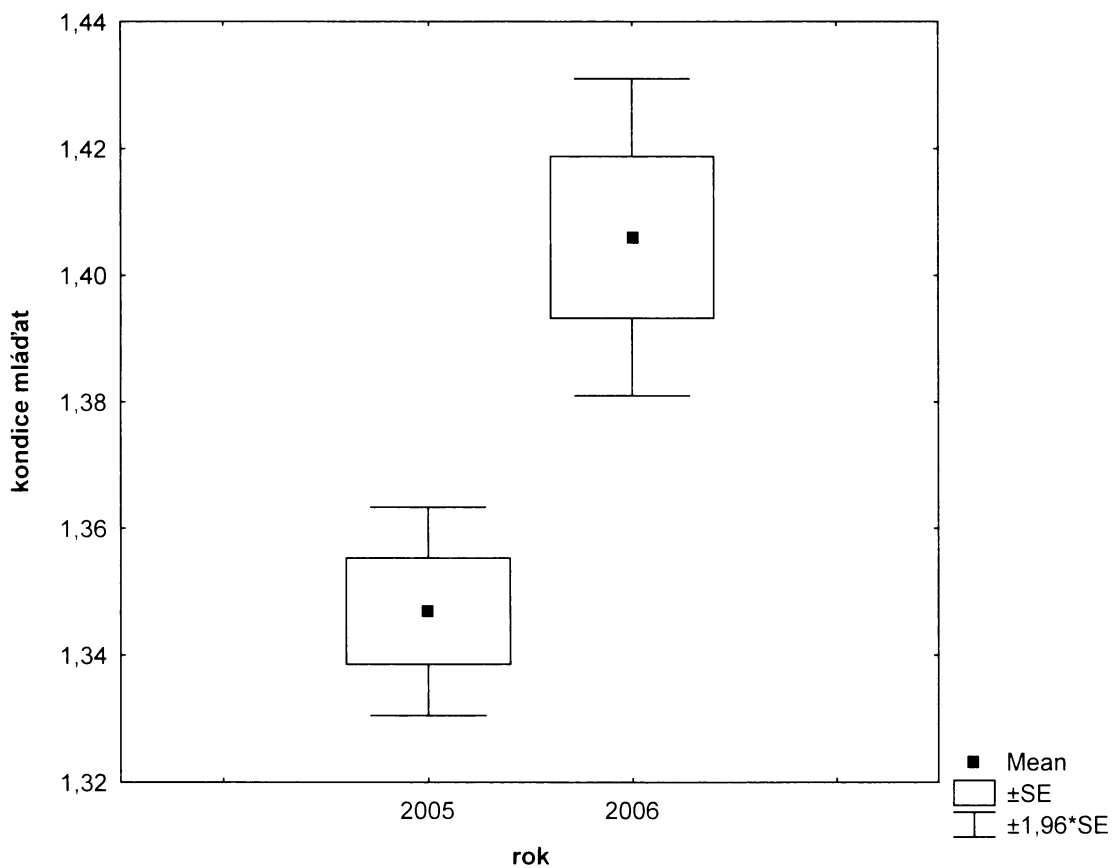
Váha (Mann - Whitney U Test, $n = 86$, $U = 698,5$, $p = 0,199$) a délka křídla mláďat (Mann - Whitney U Test, $n = 86$, $U = 725,5$, $p = 0,299$) se mezi roky nelišila.

Délka běháku (Mann - Whitney U Test, $n = 86$, $U = 562$, $p = \mathbf{0,012}$) a kondice mláďat (ANOVA, $n = 86$, $F_{1,84} = 15,98$, $p = \mathbf{<<0,001}$) (**Obr. 21**) se mezi roky lišila. Průměrné hodnoty jednotlivých měření pro oba roky uvádí

Tab. 1.

	naměřená hodnota 2005	naměřená hodnota 2006
váha (g)	22,5 ± 0,555	23,13 ± 0,855
délka běháku (cm)	2,09 ± 0,02	2,02 ± 0,03
délka křídla (cm)	4,39 ± 0,108	4,19 ± 0,167
kondice	1,35 ± 0,008	1,41 ± 0,013

Tab. 1. Průměrné hodnoty naměřené v roce 2005 a 2006 u mlád'at.



Obr. 21. Kondice mlád'at ($\sqrt[3]{\text{váha}/\text{délka běháku}}$) v jednotlivých letech pozorování.

Dospělí jedinci

Samci

V roce 2004 bylo chyceno 31 samců, v roce 2005 35 samců a v roce 2006 8 samců.

Průměrné hodnoty naměřené v jednotlivých letech jsou v následující tabulce (**Tab. 2**).

	hodnota	hodnota	hodnota
	2004	2005	2006
váha (g)	28,95 ± 0,313	28,9 ± 0,376	29,125 ± 0,46
délka běháku (cm)	2,27 ± 0,025	2,25 ± 0,02	2,233 ± 0,019
délka křídla (cm)	7,69 ± 0,038	7,89 ± 0,027	7,838 ± 0,073
výška zobáku (cm)	0,812 ± 0,011	0,84 ± 0,027	0,809 ± 0,017
délka zobáku (cm)	1,04 ± 0,016	1,025 ± 0,010	1,066 ± 0,021
kondice	1,356 ± 0,013	1,365 ± 0,009	1,378 ± 0,009

Tab. 2. Naměřené hodnoty pro samce v roce 2004, 2005 a 2006.

Váha (Mann - Whitney U Test, $n = 74$, $U = 459$, $p = 0,283$), délka běháku (Mann - Whitney U Test, $n = 74$, $U = 466,5$, $p = 0,329$), výška zobáku (Mann - Whitney U Test, $n = 74$, $U = 507,5$, $p = 0,653$), délka zobáku (ANOVA, $n = 74$, $F_{2,71} = 1,105$, $p = 0,337$) a kondice samců (ANOVA, $n = 74$, $F_{2,71} = 0,43$, $p = 0,655$) se mezi roky nelišila.

Délka křídla (Mann - Whitney U Test, $n = 74$, $U = 256,5$, $p = <<0,001$) se mezi roky lišila.

Samice

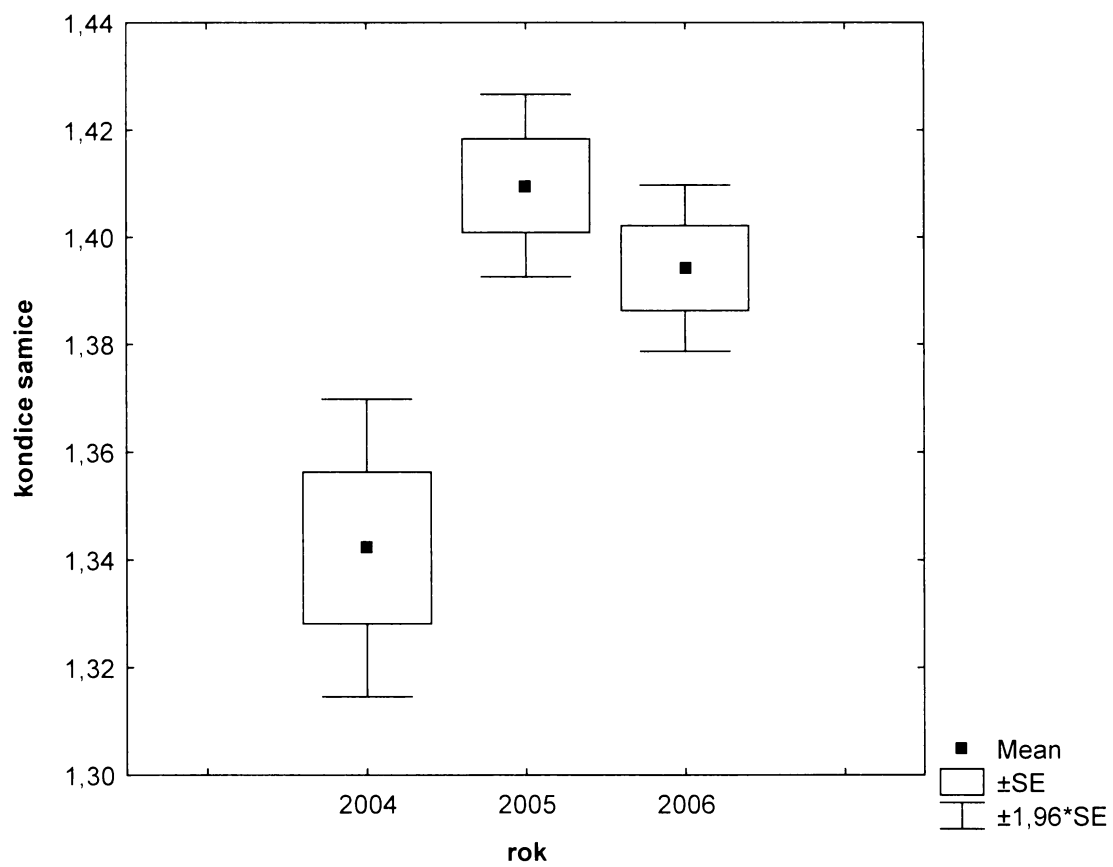
V roce 2004 bylo chyceno 21 samic, v roce 2005 29 samic a v roce 2006 9 samic. Průměrné hodnoty naměřené v jednotlivých letech jsou v následující tabulce (**Tab. 3**).

	hodnota 2004	hodnota 2005	hodnota 2006
váha (g)	29,167 ± 0,361	29,086 ± 0,384	29,111 ± 0,447
délka běháku (cm)	2,298 ± 0,028	2,182 ± 0,121	2,207 ± 0,018
délka křídla (cm)	7,369 ± 0,047	7,548 ± 0,027	7,644 ± 0,047
výška zobáku (cm)	0,819 ± 0,012	0,793 ± 0,014	0,811 ± 0,014
délka zobáku (cm)	1,098 ± 0,028	0,999 ± 0,009	1,009 ± 0,016
kondice	1,342 ± 0,014	1,409 ± 0,009	1,394 ± 0,008

Tab. 3. Naměřené hodnoty pro samice v roce 2004, 2005 a 2006.

Váha (ANOVA, $n = 59$, $F_{2,56} = 0,01$, $p = 0,988$) a výška zobáku (ANOVA, $n = 59$, $F_{2,56} = 1,021$, $p = 0,367$) se mezi roky nelišila.

Délka běháku (Mann - Whitney U Test, $n = 59$, $U = 115$, $p = <<0,001$), délka křídla (Mann - Whitney U Test, $n = 59$, $U = 151,5$, $p = 0,003$), délka zobáku (Mann - Whitney U Test, $n = 59$, $U = 171$, $p = 0,009$) a kondice samic (ANOVA, $n = 59$, $F_{2,56} = 10,62$, $p = <<0,001$) se mezi roky lišila (**Obr. 22**).



Obr. 22. Kondice samic ($\sqrt[3]{\text{váha}/\text{délka\ běháku}}$) v jednotlivých letech pozorování.

4. DISKUSE

4.1. MELANINOVÝ ORNAMENT SAMCŮ

Obvykle se předpokládá, že samci s nápadnými ornamenty investují více do obrany hnízda (větší skvrna = více testosteronu = větší agresivita) (Møller 1988b, Reyer et al. 1998, Qvarnström 1997), zatímco samci s ornamenty méně nápadnými investují více do výchovy mláďat (Griffith et al. 1999a).

U naší budkové populace vrabců domácích dosahovali samci s větší plochou černé skvrny vyšších hodnot risk indexů při obraně hnízda než samci se skvrnou menší. Samci s velkou skvrnou tedy bránili hnízdo intenzivněji. Neprokázáni jsme však vliv velikosti skvrny na další složky rodičovské péče (frekvence krmení mláďat, zahřívání mláďat). Stejně tak nebyl prokázán žádný vliv velikosti skvrny na reprodukční úspěšnost samce (začátek hnízdění, počet a objem vajec, počet vylíhlých a vyvedených mláďat, kondice mláďat).

Problematika velikosti melaninového ornamentu u vrabců a obrany hnízda byla studována poměrně málo, v současnosti na toto téma existují pouze dvě práce (Reyer et al. 1998, Pazderová 2003). Obě, stejně jako naše výsledky, potvrzují pozitivní vztah velikosti ornamentu a obrany hnízda před predátory. Jedním z vysvětlení může být, že samci s větší skvrnou mají větší varlata (Møller & Erritzoe 1988) a jsou tudíž schopni se častěji pářit (Møller 1987b,c, 1990). Takoví samci si lépe hlídají svou partnerku, čímž mají vyšší jistotu paternity a tedy i větší motivaci k odhánění predátora z blízkosti hnízda. Velikost skvrny je dále ovlivněna hladinou testosteronu v plazmě, který má vliv na agresivní chování jedince (Møller 1987b, Møller 1989, Poiani et al. 2000, McGraw et al. 2002a). Agresivní chování může být při obraně hnízda výhodné. Podle výsledků Hegnera & Wingfielda (1987b) je u vrabce domácího hladina testosteronu pozitivně korelována s úspěšností jedince v kompetici mezi samci, což mu umožňuje získat lepší hnízdní podmínky a také si je lépe bránit. Vnitrodruhová agresivita nemusí ovšem s mezidruhovou agresivitou (intenzita mobbingu) automaticky souviset.

Vztahem velikosti ornamentu a dalších složek rodičovské péče se zabývá více prací. Výsledky se však poměrně liší. U některých populací byli lepšími rodiči samci s nápadnějšími melaninovými ornamenty (Voltura et al. 2002 u vrabce domácího, *Passer domesticus*; Siefferman & Hill 2003 u salašníka modrého, *Sialia sialis*, Saetre et al. 1995 u lejska černošedého, *Ficedula hypoleuca*). Tito samci dosahovali vyšších hodnot frekvence krmení a jejich potomci lépe přežívali. Griffith et al. (1999a) u vrabce domácího (*Passer domesticus*) naopak zjistili, že lepšími rodiči (ve smyslu vyšší dosažené frekvence krmení) byli samci s ornamenty méně nápadnými. Samci s menší hrdelní skvrnou byli posléze preferováni samicemi a dosahovali vyššího reprodukčního úspěchu (vyvedli více mláďat). Oproti předchozím pracím sledovali Griffith et al. (1999a) ostrovní populaci bez predátorů. Je zajímavé, že reprodukční úspěšnost byla ve většině prací měřena různými způsoby (nejčastěji sledovali počet vajec, počet vyvedených mláďat či jejich kondici), v žádné práci ale nebyla sledována paternita samců.

U naší populace vrabců je hrdelní skvrna samců signálem schopnosti obrany hnízda, ale nevypovídá o schopnosti krmit mláďata. Je možné, že na místech s vysokou mírou predace bude pro samice výhodnější se párovat se samci, kteří jsou schopni intenzivněji bránit hnízdo (vyšší hladina testosteronu = vyšší agresivita = větší skvrna). Velikost melaninového ornamentu zde tedy bude důležitým kritériem při výběru partnera. V době špatné potravní nabídky nebo v místech s celkově chudou nabídkou, kdy jde hlavně o to mláďata uživit, bude pro samici výhodnější partner, který bude více krmit (nižší hladina testosteronu = menší skvrna). V tomto případě by měla samice preferovat samce se skvrnou menší. Negativní korelace mezi velikostí melaninového ornamentu a frekvencí krmení samce se ovšem u naší populace nepotvrdila. Příčinou by mohla být malá velikost vzorku ($n=18$, v jiných pracích obvykle $n=30$).

Z výše uvedených informací vyplývá, že velikost skvrny signalizuje odlišné taktiky samců, které mohou být výhodné v různých podmínkách či prostředích (Václav & Hoi 2002). Alternativně, že samičí volba je flexibilní

strategie, která samici umožňuje vybrat takového samce, který je nejvíce žádoucí v daném čase a prostředí (Griffith et al. 1999a).

Na naší lokalitě ptáci nedostatkem potravy netrpí (v místě je kravín, vepřín, drůbežárna). Predace je na druhé straně poměrně častá (potkani, lasičky, kočky, krkavcovití ptáci, krahujec). Pro samici bude tedy výhodnější, pokud bude její partner hnízdo více bránit. Krmení bude schopná obstarat sama. Ve třech případech nebyla zaznamenána žádná návštěva samce během pozorování, samice byla i tak schopná mláďata uživit.

Kondice samce nesouvisela s velikostí melaninového ornamentu u naší populace vrabců. Tento výsledek se shoduje s výsledky práce Smiseth et al. (2001) u slavíka modráčka (*Luscinia svecica svecica*). Melaniny si ptáci syntetizují sami (Hearing 1993) a nemusí je tudíž získávat s potravou. Na rozdíl od karotenoidů nejsou tyto ornamente nákladné na vytvoření (Rohwer & Ewald 1981, Järvi & Bakken 1984, Gray 1996), jejich cena je tedy zahrnuta spíše v sociálních interakcích mezi jedinci. Některé práce ale našly pozitivní vliv kondice na velikost ornamentu (Veiga 1993, Veiga & Puerta 1996). Na rozdíl od naší práce ovšem měřili velikost skvrny na podzim, kdy se skvrna vytváří, a ne v hnízdním období. Je tedy pravděpodobné, že velikost skvrny odráží momentální kondici jedince v době, kdy se skvrna vytváří, a ne až v hnízdním období.

Hnízdní období je pro ptáky energeticky náročné. Gonzales et al. (1999) například zjistili negativní vztah mezi kondicí jedince a velikostí skvrny v hnízdním období. Tento výsledek vysvětlují autoři tím, že v předhnízdním období si samci hledají partnerku a hnízdní místa. Samci s větší skvrnou mají lepší přístup k potravě (skrže dominantní postavení), což může mít pozitivní vliv na jejich kondici (Evans et al. 2000). V hnízdním období si samci s velkou skvrnou více hlídají partnerku a hnízdo a snaží se nalézt mimopárové partnerky, což je energeticky a časově náročné. Na hledání potravy tak zbude méně času. Samci s větší skvrnou mohou být tudíž v tomto období v horší kondici než samci se skvrnou menší.

Samice, které se párují s atraktivnějšími samci, mohou také získávat nepřímé (genetické) výhody, které jsou ovšem bez následných molekulárních analýz obtížně zjištělné*.

V naší práci nebyl zjištěn žádný vliv velikosti skvrny na kondici mláďat. Nezdá se tedy, že samice získávají nepřímé výhody, které mláďatům zajistí lepší životaschopnost skrze lepší kondici. Je ale možné, že vliv nepřímých výhod se může projevit později než v období, kdy jsou mláďata na hnízdě. Nepřímé výhody mají smysl pouze tehdy, jsou-li dědičné. Je možné, že pro samici je dědičnost znaku dostatečně výhodná; její synové zdědí vzhled po otci (Møller 1989) a s ním patrně i vyšší postavení v hierarchii, což může mít pozitivní vliv na jejich příští reprodukční úspěšnost (Smiseth et al. 2001). Griffith et al. (1999b) ovšem pomocí experimentů s výměnou vajec („cross-fostering“) u vrabce domácího zjistili, že se skvrna na hrdle mladých ptáků podobala skvrně adoptivních otců, kteří se o ně starali a ne otcům biologickým.

Jinou nepřímou výhodou pro samici by mohl být nižší stupeň parazitace vybíraného samce (Hamilton & Zuk 1982). Je známo, že samice jsou schopné odhadnout parazitární zatížení jedince podle ornamentálních znaků, které jsou předmětem pohlavního výběru (Folstad & Karter 1992). Møller et al. (1996) zjistili, že velikost melaninového ornamentu u vrabce domácího je negativně ovlivněna množstvím ektoparazitů, podobně byla ovlivněna velikost melaninového pruhu u sýkory koňadry (Fitze & Richner 2002).

Z morfologických charakteristik korelovala velikost skvrny pouze s délkou zobáku samce. Samci s delším zobákem měli i větší plochu skvrny. K podobnému zjištění došla i Kimball (1996) a Møller (1988b), velikost skvrny zde byla pozitivně korelována s výškou zobáku. Není ovšem jasné, zda tyto charakteristiky zobáku vypovídají o určitých kvalitách samců a zda mohou být využívány v pohlavním výběru.

* Stanovení míry mimopárových paternit u naší populace vrabce právě probíhá. Odkoušeli jsme celkem 8 primerů, z nichž 5 (*Pdom 1, 2, 3, 9, 10*) se ukázalo jako vyhovující pro studovanou populaci. Tyto primery byly odkoušeny u pokusného vzorku 7 hnízd.

Kimball (1996) ale také u samic vrabců zjistila výraznou preferenci tmavších (černých) zobáků. Je tedy možné, že samice preferují větší zobáky (vyšší, delší) jakožto silnější signály („exaggerated traits“). Je také možné, že samci s větším zobákem mohou přinášet více potravy najednou či nosit potravu větší než samice.

4.2. KRMENÍ MLÁĎAT

Samice vrabce domácího krmila mláďata celkově častěji než samec a trávila jejich krmením i více času. Tento výsledek se liší od tvrzení, že u monogamních druhů s biparentální péčí investují obě pohlaví přibližně rovným dílem do výchovy potomstva (například Greenberg & Gradwohl 1983 u mravenčíka krůpějového, *Microrhopias quixensis*; Knapton 1984 u lesňáčka rezavokorunkatého, *Vermivora ruficapilla*; Winkler 1985) a může mít více vysvětlení. Je možné, že samice krmí častěji, ale přináší méně potravy při jednotlivých návštěvách hnízda. Této možnosti by mohly nasvědčovat výsledky prací na jiných druzích (Royama 1966 u sýkory koňadry, *Parus major*; Grundel 1987 u sýkory horské, *Parus gambeli*; Sejberg et al. 2000 u rákosníka velkého, *Acrocephalus arundinaceus*), kde samec krmí sice méně často, ale přináší větší kořist či více kusů najednou. Z našich výsledků (**Obr. 6 a 12**) je patrné, že u starší věkové kategorie krmí samci sice méně často než u mladších mláďat, ale tráví jejich krmením více času. Je tedy možné, že samci opravdu nosí více kořisti, jejíž rozdělení jim trvá delší dobu. Royama (1966) ve své práci popisuje pozitivní lineární vztah průměrné délky návštěvy hnízda samcem a váhy donesené kořisti. Bez znalosti donesené potravy je ale tato domněnka obtížně zjištělná.

Dalším vysvětlením vyšších investic samice může být odlišný vklad do potomstva na počátku reprodukce. Jelikož samice investuje celkově více energie do produkce vajec než samec do produkce spermií, předpokládá se, že míra jejich rodičovských investic bude vyšší než u samce (Trivers 1972).

V neposlední řadě je možné, že rozdíl v krmení mezi pohlavími je ovlivněn budoucím reprodukčním úspěchem jedince (Krebs & Davies 1997). Pro samce je výhodné, současně s výchovou potomstva od jedné samice, usilovat o zajištění dalších potomků s jinou samicí. Takové chování bylo v naší populaci několikrát pozorováno – celkem ve třech případech měl samec dvě hnízda s různými samicemi zároveň. Tohoto výsledku může samec dosáhnout mimopárovými kopulacemi. Výskyt mimopárových kopulací se u vrabce domácího pohybuje mezi 10-20% (Wetton et al. 1991). Pro samici starající se o potomstvo mimopárové kopulace výhodné nejsou, protože by musela investovat mnoho energie do založení dalšího hnízda, čímž by patrně utrpěla již existující mláďata. Starší mláďata mají pro rodiče větší hodnotu, je zde větší pravděpodobnost, že přežijí a v budoucnu se rozmnoží. Společně se stářím mláďat by měla vzrůstat i ochota rodičů více do potomstva investovat, což naše výsledky potvrzují. Samice krmí starší mláďata průkazně častěji a tráví jejich krmením i více času. Je ovšem obtížné zjistit, zda celý tento čas věnuje samice pouze krmení. V jiných pracích bylo například pozorováno, že se samice na hnízdě po krmení i čistí apod. (Royama 1966).

Rozdíly mezi pohlavími v krmení se mohou projevit v náročných situacích, například během nejrychlejšího růstu mláďat. Pokud se bude samice věnovat zahřívání mláďat, nezbude jí již příliš mnoho času na krmení, samec tedy tuto roli převezme a bude krmit relativně více než samice (Royama 1966 u sýkory koňadry, *Parus major*; Morehouse & Brewer 1968 u tyrana obecného, *Tyrannus tyrannus*; Johnson & Best 1982 u drozdce černohlavého, *Dumetella carolinensis*; Grundel 1987 u sýkory horské, *Parus gambeli*). Ve výsledku pak u samice, společně s věkem mláďat, stoupne frekvence krmení mnohem více než u samce (Johnson & Best 1982). To, že by byla frekvence krmení u malých mláďat omezená jejich zahříváním, ale naše výsledky nepotvrzují. Spíše je pravděpodobné, že nárůst frekvence krmení samice u starších mláďat kompenzuje nižší péči samce a reaguje tak na zvyšující se potravní nároky mláďat. U samce nebylo prokázáno signifikantní zvýšení frekvence krmení,

což zřejmě vypovídá o tom, že si samci zvyšují svůj reprodukční úspěch jiným způsobem a to právě například mimopárovými kopulacemi.

Stáří mláďat nemělo na frekvenci krmení vliv (kromě průkazného zvýšení frekvence krmení samice u starších mláďat), což je v rozporu s výsledky jiných prací (Pinkowski 1978, Biermann & Sealy 1982, Breitwisch et al. 1986). Tento výsledek může být do jisté míry ovlivněn tím, že jsme nepozorovali nejmladší mláďata (1-3 dny staré) a rozdíl se tak nemusel projevit (podobně například Schadd & Ritchison 1998). Bedard & Meunier (1983), Leffelaar & Robertson (1986) a Moreno (1987) uvádí, že 1-3 denní mláďata jsou krmena výrazně méně a je jim nošena menší kořist než starším mláďatům. Frekvence krmení pak stoupne a až do vylétnutí se udržuje na této hladině (tzv. fáze plató). Je tedy pravděpodobné, že pokud bychom do pozorování zařadili i tuto věkovou kategorii (1-3 dny), výsledky by mohly být podobné. Seel (1966) pozoroval u vrabce domácího dvě fáze krmení. V první fázi (do 8,5-11,5 dne) frekvence krmení stoupala – tzv. růstová fáze, kdy se například vyvíjí kostra apod. (Novotný 1970). Následně se udržovala na konstantní hladině (fáze plató), která se vyznačuje trvale vysokými potravními nároky mláďat a trvá až do vylétnutí.

Frekvence krmení na hnízdě se s velikostí snůšky rovnoměrně zvyšovala. Vysvětlením by mohlo být, že více mláďat více žadoní o potravu, což rodiče nutí víc a víc krmit (Kluyver 1950, 1961).

V našich datech se neprojevila horní hranice frekvence krmení, jelikož počty mláďat na hnízdě byly poměrně nízké ($2,75 \pm 0,233$ mláďat v roce 2005 a $2,89 \pm 0,423$ mláďat v roce 2006). Abychom tuto hranici zjistili, byla by nutná manipulace s počty mláďat na hnízdě. Pak by se projevila reakce rodičů na vyšší počty mláďat, než jsou přirozeně se vyskytující.

Frekvence krmení přepočítaná na jedno mládě na velikosti snůšky nezávisí, z čehož vyplývá, že mláďata jsou stejně dobře krmena jak v méně početných tak ve větších snůškách. Royama (1966) zjistil, že mláďata ve větších snůškách mají lepší termoregulační schopnosti, menší tepelné ztráty a tudíž i nižší energetické výdaje. Je ale také možné, že pro

početnější snůšky nosí rodiče při jedné návštěvě více kořisti, na frekvenci krmení se to ale nemusí projevit.

Na průměrnou hmotnost mláďat měla vliv pouze frekvence krmení samcem u malých mláďat. Čím častěji samec krmil, tím se průměrná hmotnost mláďat zvyšovala. Frekvence krmení samcem i samicí u malých mláďat měla vliv na průměrnou délku běháku mláďat. Nepotvrdilo se, že by vyšší hodnoty frekvence krmení měly vliv na kondici mláďat měřenou kondičními indexy. Tento výsledek můžeme vysvětlit tím, že mláďata investují přijatou potravu více do růstu (delší běhák = větší mládě = je těžší) než do tukových zásob, což by se projevilo na kondičních indexech, které spíše stav tukových zásob odráží. Hmotnost mláďat je velice důležitá pro jejich přežívání a následně i budoucí úspěšnost (Ringsby et al. 1998). Tím se potvrzuje důležitost samicí volby partnera, neboť jeho příspěvek v rodičovské péči ovlivňuje kvalitu mláďat.

Tělesná hmotnost jedince je poměrně dobrou charakteristikou množství zásobních látek. U dospělých jedinců by samostatná hmotnost neměla sloužit k měření kondice jedinců, jelikož úzce souvisí s jeho velikostí a ta může kondici jedince zásadně ovlivnit (větší pták může být dominantní a snáze se dostat k potravě). Proto se u dospělých jedinců více používají kondiční indexy, kde je tělesná hmotnost vyjádřena poměrem k některému lineárnímu rozměru.

Na frekvenci krmení neměla vliv ani denní doba. Pozorování bylo zvoleno do doby, kdy ptáci vykazují nejvyšší aktivitu (Kluyver 1950, Pinkowski 1978, Møller 1987b, Hein et al. 2003). V ranních hodinách jsou mláďata vyhladovělá po noci a taky bývá poměrně chladno, před setměním je zase nutné zásobovat mláďata na noc, proto dosahují v těchto hodinách frekvence krmení nejvyšších hodnot. Naše výsledky potvrdily, že se tyto dvě denní doby ve frekvenci krmení neliší.

Čas strávený krmením mláďat má pravděpodobně nižší výpovědní hodnotu o energetických nákladech spojených s krmením mláďat než frekvence krmení. Nelze totiž s jistotou říci, že tento čas rodiče strávili opravdu pouze krmením. Je možné, že část tohoto času na hnízdě věnují jiným aktivitám (čištění a úprava peří, úprava hnízda apod.). To bylo

pozorováno hlavně u samičího pohlaví (Royama 1966). Podle našich výsledků tráví samice na hnízdě více času než samec, i její jednotlivá návštěva hnízda trvá déle. Se zvětšující se velikostí snůšky se čas strávený krmením zvyšuje, což může být způsobeno delším rozdělováním potravy.

4.3. ZAHŘÍVÁNÍ MLÁĎAT

Mláďata vrabce domácího jsou zahřívána oběma rodiči, samice ale inkubuje průkazně více než samec. To, podobně jako výsledky frekvence krmení, odpovídá teorii rodičovských investic (Trivers 1972). Naše výsledky nepotvrzují, že by díky častějšímu zahřívání byla samice omezena při krmení, jelikož i u malých mláďat je frekvence krmení u samice vyšší než u samce.

Značný vliv na zahřívání má i stáří mláďat, starší mláďata jsou zahřívána průkazně méně než mladší. Tento výsledek není překvapivý, protože spolu s vyvíjejícím se opeřením (4-6 denní mláďata jsou naprosto holá, zatímco 9-11 denní mláďata jsou již poměrně dobře opeřená) se zlepšují i termoregulační schopnosti mláďat a snižují se tak nároky na zahřívání. Naše výsledky ukazují, že i starší mláďata jsou ale zahřívána poměrně často. Seel (1966) například uvádí, že mláďata vrabce domácího nebyla schopna udržet stálou tělesnou teplotu do stáří 10,5 dne. Proto dosahuje čas strávený zahříváním starších mláďat stále poměrně vysokých hodnot, i když ne tak vysokých jako u mladší věkové kategorie.

Počet mláďat na hnízdě má na inkubaci také průkazný vliv. Tento výsledek je ale do značné míry ovlivněn inkubací samice. Zatímco samec zahřívá různý počet mláďat stejně často, samice se zvyšujícím se počtem mláďat na hnízdě čas strávený zahříváním snižuje (podobně i Moreno 1987, Chastel & Kersten 2002). Je možné, že samice je u větších snůšek nucena více krmit a proto může být čas strávený zahříváním nižší než u méně početných snůšek. Moreno (1987) například prokázal negativní korelaci mezi zahříváním mláďat a frekvencí krmení samice. Spíše je ale pravděpodobné, že početnější snůšky mají lepší termoregulační schopnosti a tudíž nižší nároky na zahřívání.

V ranních hodinách inkubují rodiče podstatně více než ve večerních hodinách, což je způsobené nižšími ranními teplotami a pravděpodobně také umístěním budek. Většina budek byla poměrně často zahřívána slunečním zářením a to hlavně v odpoledních a večerních hodinách, což mohlo také zahřívání mláďat ovlivnit.

4.4. VLIV POČASÍ NA KRMENÍ A ZAHŘÍVÁNÍ MLÁĎAT

Počasí nemělo na frekvenci krmení ani inkubaci vliv. Tento výsledek je ale do jisté míry ovlivněn způsobem záznamu. Počasí bylo zaznamenáváno na začátku každého pozorování. Vzhledem k tomu, že každé pozorování trvalo čtyři hodiny, počasí se v takto dlouhém časovém úseku často měnilo, což nebylo dále možné statisticky ošetřit. Johnson & Best (1982) zjistili ve své práci velký vliv srážkových úhrnů na samčí i samičí frekvenci krmení u drozdce černohlavého (*Dumetella carolinensis*). Na rozdíl od naší práce zaznamenávali počasí každou hodinu. Pokud pršelo, frekvence krmení obou rodičů se snižovala. Samice také trávila při dešti více času zahříváním mláďat. Při vlastním pozorování jsem si všimla podobného chování rodičů. Je však také možné, že počasí opravdu nemá vliv na frekvenci krmení u naší populace vrabců. Místem výzkumu byl hospodářský statek (kravín) s dostatkem zastřešených míst a poměrně velkou nabídkou hmyzu i rostlinné potravy. Vrabci byli také často pozorováni při hledání potravy právě uvnitř kravína.

Teplota měla průkazný vliv na frekvenci krmení i zahřívání mláďat. Frekvence krmení se s rostoucí teplotou snižovala stejně jako inkubace. Mláďata z více početných snůšek mají menší tepelné ztráty a tedy i nižší energetické výdaje (Royama 1966), což se může projevit na frekvenci krmení. Proto pravděpodobně dosahují frekvence krmení při vyšších teplotách nižších hodnot. Tomu by nasvědčovala i snížená frekvence krmení v hodinách od 12-17h (kdy je většinou nejtepleji), jak je popisováno u některých druhů (Kluyver u sýkory koňadry, *Parus major* 1950; Pinkowski 1978 u salašnika modrého, *Sialia sialis*). Vzhledem k tomu, že mláďata nejsou ještě schopná dokonalé termoregulace, není

překvapivé, že rodiče věnují zahřívání mláďat při nižších teplotách více času.

4.5. OBRANA HNÍZDA PŘED PREDÁTORY

Samci bránili hnízdo průkazně intenzivněji než samice. Risk index samice a risk index samce nebyly korelovány. Ačkoli samice investují v počátku do hnízdění více energie (produkce vajec je energeticky náročnější než produkce spermií), samci mohou mít z obrany větší zisk. Jelikož vrabci hnízdí koloniálně a jejich hnízda jsou umístěná poměrně blízko u sebe, je pravděpodobné, že pokud bude mít samec mimopárová mláďata, nebudou daleko od jeho hnízda (samci, kteří měli dvě hnízda s různými samicemi, je měli vždy ob jednu budku). Motivace samců a samic k obraně hnízda jsou tedy rozdílné. Zatímco samice brání svá mláďata pouze na svém (jednom) hnízdě, samec brání svá mláďata, která mohou být i v hnízdech okolních, proto brání intenzivněji než samice.

Antipredační chování také nemusí mít pouze obrannou funkci, ale může sloužit k signalizaci kvality samce jako sexuálního partnera. Reyer et al. (1998) například prokázali, že pro samici je výhodné vybírat si samce podle intenzity antipredačního chování. Samice spárené s agresivnějšími samci se pak nemusely podílet na obraně hnízda tak často jako ty, které byly spárovány se samci méně agresivními. Tito samci se totiž podíleli na obraně hnízda méně než jejich partnerky.

Také je možné, že u vrabce domácího existuje dělba rodičovské péče. Samice více zahřívají a krmí, zatímco samci více brání hnízdo proti predátorům. Tím by se potvrdilo tvrzení, že u monogamních druhů s biparentální péčí investují obě pohlaví přibližně rovným dílem do výchovy potomstva (viz výše).

5. SOUHRN

1. Melaninový ornament samců

Samci s větší plochou černé skvrny bránili hnízdo průkazně intenzivněji než samci s menší skvrnou. Nepotvrdil se vliv hrdelní skvrny na další sledované složky rodičovské péče (frekvence krmení, zahřívání mláďat) ani na reprodukční úspěšnost samce (počet a objem vajec, počet vylíhlých a vyvedených mláďat, kondice mláďat). Kondice samce neměla vliv na velikost ornamentu. Z morfologických charakteristik (váha, délka křídla, délka běháku, délka zobáku, výška zobáku) korelovala velikost skvrny pouze s délkou zobáku samce.

2. Frekvence krmení

Samice vrabce domácího krmila mláďata celkově častěji než samec. Takový výsledek v podstatě potvrzuje, že vzhledem k větším nákladům do reprodukce, investuje následně samice do potomstva více než samec. Frekvence krmení samců se u obou věkových kategorií nelišila, zatímco samice krmila starší mláďata častěji, čímž reagovala na jejich rostoucí potravní nároky. Se zvyšujícím se počtem mláďat na hnízdě se zvyšovala i celková frekvence krmení, jednotlivé mládě bylo ale v hnízdě krmeno stejně často bez ohledu na velikost snůšky. Frekvence krmení samcem u 4-6 denních mláďat měla vliv na hmotnost vyvedených mláďat. Tím se potvrzuje důležitost samičí volby partnera, neboť jeho příspěvek v rodičovské péči ovlivňuje kvalitu mláďat. Neprojevilo se vliv stáří mláďat ani denní doby na frekvenci krmení.

3. Čas strávený krmením mláďat

Samice trávila krmením více času než samec, i její návštěva hnízda trvala déle. Více času stráveného krmením bylo věnováno starším mláďatům. Podobně jako u frekvence krmení měl na čas strávený krmením vliv počet mláďat na hnízdě. Vliv stáří mláďat a denní doby se opět neprokázal.

4. Zahřívání mlád'at

Mlád'ata byla zahřívána oběma rodiči, samice však věnovala zahřívání mlád'at více času než samec. Stáří mlád'at mělo na inkubaci průkazný vliv, starší mlád'ata byla zahřívána podstatně méně než mladší. S rostoucím počtem mlád'at se čas strávený zahříváním mlád'at snižoval, což podporuje hypotézu, že početnější snůšky mají lepší termoregulaci a tudíž nižší nároky na zahřívání. Prokázal se i vliv denní doby, dopoledne inkubovali rodiče více než v odpoledních hodinách.

5. Vliv počasí na krmení a zahřívání mlád'at

Počasí nemělo vliv na frekvenci krmení ani na zahřívání mlád'at. Frekvence krmení se s rostoucí teplotou snižovala stejně jako čas věnovaný zahřívání mlád'at.

6. Obrana hnízda před predátory

Samci bránili hnízdo intenzivněji než samice. Tento výsledek podporuje hypotézu, že u monogamních druhů investují obě pohlaví přibližně rovným dílem do výchovy potomstva (samice mlád'ata více krmí a zahřívají, samci více brání hnízdo proti predátorům).

6. ZÁVĚR

Velikost melaninového ornamentu na hrdle samců u naší populace vrabců domácích slouží jako signál rodičovských investic. Je ovšem důležité rozlišovat, jaké investice to jsou. V případě obrany hnízda se hrdelní skvrna samců jeví jako poctivý signál. Signalizace dalších složek rodičovské péče (frekvence krmení, zahřívání mláďat) nebyla potvrzena.

V místech s vysokou mírou predace tak může být velikost ornamentu důležitým znakem, kterým se samice řídí při volbě partnera. Současně však naše výsledky ukazují, že také frekvence krmení je významným znakem samce jako partnera, neboť má pozitivní vliv na hmotnost mláďat.

Zda existuje nějaký signál, podle kterého samice může odhadnout samcovu budoucí investici do krmení mláďat, zůstává otázkou. Vždy však samice přebírá větší část krmení i zahřívání mláďat.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Alatalo, R. V., Gottlander, K. & Lundberg, A. 1998: Conflict or cooperation between parents in feeding nestlings in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 19:31-34
- Andersson, M. 1994: Sexual selection. Princeton University Press. New Jersey
- Andersson, M., Wiklund, C. G., Rundgren, H. 1980: Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour* 28:536-542
- Armstrong, E. A. 1956: Distraction display and the human predator. *Ibis* 98:641-654
- Barash, D. P. 1975: Evolutionary aspects of parental behavior: distraction display of the alpine accentor. *Wilson Bulletin* 87:367-373
- Bedard, J. & Meunier, M. 1983: Parental care in the Savannah Sparrow. *Canadian Journal of Zoology* 61:2836-2843
- Biermann, G. C. & Sealy, S. G. 1982: Parental feeding of nestling Yellow Warblers in relation to brood size and prey availability. *Auk* 99:332-341
- Bogucki, Z. 1972: Studies on the activity of Starlings, *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758, in the breeding season. *Acta Zoologica Cracoviensia* 17:97-122
- Breitwisch, R. 1989: Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology* 6:1-50
- Breitwisch, R., Merritt, P. G. & Whitesides, G. H. 1986: Parental investment by the Northern Mockingbird: Male and female roles in feeding nestlings. *Auk* 103:152-159
- Brunton, D. H. 1986: Fatal antipredator behavior by Killdeer. *Wilson Bulletin* 98:605-607
- Burley, N. 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127:415-445
- Chastel, O. & Kersten, M. 2002: Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour. *Ibis* 144:284-292

- Clutton-Brock, T. H. 1991: The Evolution of Parental Care. Princeton University Press, Princeton
- Conrad, K. F. & Robertson, R. J. 1993: Patterns of parental provisioning by Eastern Phoebes. *Condor* 95:57-62
- Curio, E. 1980: An unknown determinant of a sex - specific altruism. *Tierpsychologie* 53:139-152
- Curio, E. & Regelman, K. 1985: The behavior dynamics of Great Tits (*Parus major*) approaching a predator. *Tierpsychologie* 69:3-18
- Davies, N. B. 1985: Cooperation and conflict among Dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Animal Behaviour* 33:628-648
- Decker, A. & McGinnis, J. 1947: Black pigmentation in feathers of buff Orpington chicks is caused by vitamin D deficiency. *Proceedings of the Society for Experimental Biology* 66:224-228
- Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Norris, S. R. A. 2000: The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:156-163
- Fitze, P. S. & Richner, H. 2002: Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13:401-407
- Folstad, I. & Karter, A. J. 1992: Parasites, bright males, and immunocompetence handicap. *American Naturalist* 139:603-622
- Gibb, J. A. 1950: The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis* 92:507-539
- Gonzales, G., Sorci, G. & deLope, F. 1999: Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:117-122
- Gonzales, G., Sorci, G., Smith, L. C. & de Lope, F. 2001: Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:557-562

- Gottfried, B. M. 1979: Anti-predator aggression in birds nesting in old field habitats: an experimental analysis. *Condor* 81:251-257
- Gray, D. A. 1996: Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *American Naturalist* 148:453-480
- Greenberg, R. & Gradwohl, J. 1983: Sexual roles in the Dot - winged Antwren (*Microrhoptias quixensis*), a tropical forest passerine. *Auk* 100:920-925
- Greig-Smith, P. W. 1980: Parental investment in nest defence by Stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour* 28:604-619
- Grether, C. F., Hudon, J. & Millie, D. F. 1999: Carotenoid limitation of sexual coloration along an environmental gradient in guppies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:765-770
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Burke, T. 1999a: Female choice and annual reproductive success favour less - ornamented male House Sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:765-770
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Burke, T. 1999b: Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature* 400:358-360
- Grundel, R. 1987: Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *Condor* 89:319-328
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218:384-387
- Hearing, V. J. 1993: Unravelling the melanocyte. *American Journal of Human Genetics*. 52:1-7
- Hegner, R. E. & Whingfield, J. C. 1987a: Effects of brood-size manipulations on parental investment, breeding success, and reproductive endocrinology of house sparrows. *Auk* 104:470-480
- Hegner, R. E. & Wingfield, J. C. 1987b: Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows. *Auk* 104:462-469
- Hein, W. K., Westneat, D. F. & Poston, J. P. 2003: Sex of opponent influences response to a potential status signal in house sparrow. *Animal Behaviour* 64:000-000

- Hill, G. E. 1992: The proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk* 109:1-12
- Hill, G. E. 2000: Energetic constraints on expression of carotenoid - based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31:551-566
- Hoelzer, G. A. 1989: The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38:1067-1078
- Holberton, R. L., Able, K. P. & Wingfield, J. C. 1989: Status signalling in Dark - eyed Juncos, *Junco hyemalis*: Plumage manipulations and hormonal correlates of dominance. *Animal Behaviour* 37:681-689
- Hoyt, D. F. 1979: Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 95:190-192
- Hudec, K. a kol. 1983: Fauna ČSSR. Ptáci III. Academia, Praha
- Hudec, K., Čapek, M., Hanák, F., Klimeš, J. & Pavíza, R. 2003: Soustava a české názvosloví ptáků světa. Muzeum Komenského v Přerově, Přerov
- Huhta, E. & Alatalo, R. V. 1993: Plumage colour and male - male interactions in the Pied Flycatcher. *Animal Behaviour* 45:511-518
- Järvi, T. & Bakken, M. 1984: The function of the variation in the Brest stripe of the Great Tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* 32:590-596
- Jawor, J. M. & Breitwisch, R. 2003: Melanin ornaments, honesty and sexual selection. *Auk* 120:249-265
- Johnson, E. J. & Best, L. B. 1982: Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. *Auk* 99:148-156
- Ketterson, E. D., Nolan, V., Wolf, L. & Ziegenfus, C. 1992: Testosterone and avian life histories: Effects of experimentally elevated testosterone on behavior and correlates of fitness in the Dark - eyed Junco (*Junco hyemalis*). *American Naturalist* 140:980-999
- Keyser, A. J. & Hill, G. E. 2000: Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeak. *Behavioral Ecology* 11:202-209
- Kimball, R. T. 1996: Female choice for male morphological traits in house sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology* 102:639-648

- Kluyver, H. N. 1950: Daily routines of the Great Tit *Parus m. major*. *Ardea* 38:99-135
- Kluyver, H. N. 1961: Food consumption in relation to habitat in breeding chickadees. *Auk* 78:532-550
- Knapton, R. W. 1984: Parental Feeding of nestling Nashville Warblers: The effects of food type, brood-size, nestling age, and time of day. *Wilson Bulletin* 96:594-602
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1993: An introduction to behavioural ecology. 3rd edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1997: Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, 4th edition. *Blackwell Science Oxford*
- Kryštofková, M., Exnerová, A. & Porkert, J. 2006: Parental foraging strategies and feeding of nestlings in Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ornis Fennica* 83:49-58
- Lack, D. 1947: The significance of clutch size. *Ibis* 88:302-352
- Leffelaar, D. & Robertson, R. J. 1986: Equality of feeding roles and maintenance of monogamy in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:199-206
- Lemon, R. E., Weary, D. M. & Norris, K. J. 1992: Male morphology and behavior correlate with reproductive success in American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:399-403
- Lombardo, M. P. 1991: Sexual differences in parental effort during the nestling period in tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 108:393-404
- Matthysen, E. 1989: Territorial and nonterritorial settling in juvenile eurasian nuthatches (*Sitta europaea l.*) in summer. *Auk* 106: 560-567
- Mazuc, J., Chastel, O. & Sorci, G. 2003: No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14:340-346

- McGraw, K. J., Dale, J. & Mackillop, E. A. 2002a: Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:116-122
- McGraw, K. J., Mackillop, E. A., Dale, J. & Hauber, M. E. 2002b: Different colors reveal different informations: How nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747-3755
- McGraw, K. J., Hill, G. E., Parker, R. S. 2003: Carotenoid pigments in a mutant cardinal: Implications for the genetic and enzymatic control mechanism of carotenoid metabolism in birds. *Condor* 105:587-592
- McGraw, K. J., Wakamatsu, K., Ito, S., Nolan, P. M., Jouventin, P., Dobson, F. S., Austic, R. E., Safran, R. J., Siefferman, L. M., Hill, G. E., Parker, R. 2004: You can't judge a pigment by its color: Carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins and domestic chickens. *Condor* 106:390-395
- Møller, A. P. 1987a: Variation in badge size in male house sparrow (*Passer domesticus*): evidence for status signalling. *Animal Behaviour* 35:1637-1644
- Møller, A. P. 1987b: Social control of deception among status signalling in house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:307-311
- Møller, A. P. 1987c: House Sparrow, *Passer domesticus*, communal displays. *Animal Behaviour* 35:203-210
- Møller, A. P. 1988a: Paternity and paternal care in the Swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 36:996-1005
- Møller, A. P. 1988b: Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*: effects of intra- and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:373-378

- Møller, A. P. 1989: Natural and sexual selection on a plumage signal of status and on morphology in house sparrows, *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 2:125-140
- Møller, A. P. 1990: Sexual behavior is related to badge size in house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:23-29
- Møller, A. P. & Erritzoe, J. 1988: Badge, body and testes size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Ornis Scandinavica* 19:72-73
- Møller, A. P. & Erritzoe, J. 1992: Acquisition of breeding coloration depends on badge size in male house sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:271-277
- Møller, A. P., Kimball, R. T., Erritzoe, J. 1996: Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39:317-322
- Møller, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N., Surai, P. F. 2000: Carotenoid - dependent signals: Indicator of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews* 11:137-159
- Montgomerie, R. D. & Weatherhead, P. J. 1988: Risk and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63:167-187
- Moreau, R. E. 1947: Relations between number in brood, feeding-rate and nestling period in nine species of birds in Tanganyika territory. *Journal of Animal Ecology* 16:205-209
- Morehouse, E. L & Brewer, R. 1968: Feeding of nestling and fledgling Eastern Kingbirds. *Auk* 85:44-54
- Moreno, J. 1987: Parental care in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*: effects of nestling age and brood size. *Ornis Scandinavica* 18:291-301
- Moreno, J., Cowie, R. J., Sanz, J. J. & Williams, R. S. R. 1995: Differential response by males and females to brood manipulations in the Pied Flycatcher: energy expenditure and nestling diet. *Journal of Animal Ecology* 64:721-732

- Novotný, I. 1970: Breeding bionomy, growth and development of young House Sparrow (*Passer domesticus*, Linné 1758). *Acta scientarum naturalium Brno* 4:1-57
- Nur, N. 1984: Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia* 65:125-137
- Olson, V. A. & Owens, I. P. F. 1998: Costly sexual signals: Are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution* 13:510-514
- Omland, K. E. & Sherry, T. W. 1994: Parental care at nest of two age classes of male American Redstart: Implications for female mate choice. *Condor* 96:606-613
- Pazderová, A. 2003: Mobbing jako antipredační chování vrabce domácího (*Passer domesticus*). Diplomová práce PřF UK Praha
- Perrier, C., de Lope, F., Møller, A. P., Ninni, P. 2002: Structural coloration and sexual selection in barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology* 13:728-736
- Pinkowski, B. C. 1978: Feeding of nestling and fledgling Eastern Bluebirds. *Wilson Bulletin* 90:84-98
- Poiani, A., Goldsmith, A. R., Evans, M. R. 2000: Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): An experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:230-242
- Price, T. D. 1984: Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's finches. *Evolution* 38:327-341
- Qvarnström, A. 1997: Experimentally increased badge size increased male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264:1225-1231
- Qvarnström, A. & Forsgren, E. 1998: Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology and Evolution* 13:498-501
- Ralph, C. L. 1969: The control of color in birds. *American Zoology* 9:521-530

- Reyer, H. U., Fischer, W., Steck, P., Nabulon, T., Kessler, P. 1998: Sex - specific nest defence in house sparrows (*Passer domesticus*) varies with badge size of males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:93-99
- Ringsby, T. H., Saether, B.-E. & Solberg, E. J. 1998: Factors affecting juvenile survival in House Sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology* 29:241-247
- Rohwer, S. & Ewald, P. W. 1981: The cost of dominance and advantage of subordination in a badge-signaling system. *Evolution* 35:441-454
- Royama, T. 1966: Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tit *Parus major*. *Ibis* 108:313-347
- Rytkonen, S., Koivula, K. & Orell, M. 1996: Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology* 27:21-30
- Sandel, M. I., Smith, H. G. & Bruun, M. 1996: Paternal care in the European Starling, *Sturnus vulgaris*: nestling provisioning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39:301-309
- Saetre, G. P., Dale, S. & Slagsvold, T. 1994: Female Pied Flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour* 48:1407-1416
- Schadd, C. A. & Ritchison, G. 1998: Provisioning of nestling by male and female Yellow-breasted Chats. *Wilson Bulletin* 110:398-402
- Seatre, G. P., Fossnes, T. & Slagsvold, T. 1995: Food provisioning in the pied flycatcher: Do females gain direct benefits from choosing bright - coloured males? *Journal of Animal Ecology* 64:21-30
- Seel, D. C. 1966: Food, feeding rates and body temperature in the nestling House Sparrow *Passer domesticus* at Oxford. *Ibis* 111:36-47
- Seel, D. C. & Walton, K. C. 1979: Numbers of Meadow Pipits *Anthus pratensis* on mountain farm grassland in North Wales in the breeding season. *Ibis* 121:147-164
- Sejberg, D., Bensch, S. & Hasselquist, D. 2000: Nestling provisioning in polygynous Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*): do males bring larger prey to compensate for fewer nest visits? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 47:213-219

- Senar, J. C. & Camerino, M. 1998: Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:1515-1520
- Sherman, P. W. & Morton, M. L. 1988: Extra-pair fertilization in mountain White-crowned Sparrows. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 22:413-420
- Siefferman, L. & Hill, G. E. 2003: Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14:855-861
- Simmons, K. E. L. 1955: The nature of a predator reactions of waders towards humans, with special reference to the role of the aggressive-, escape- and brooding drivers. *Behaviour* 8:130-173
- Smiseth, P. T., Örnborg, J., Andersson, S. Amundsen, T. 2001: Is male plumage reflectance correlated with paternal care in bluethroats? *Behavioral Ecology* 12:164-170
- Solberg, E. J. & Ringsby, T. H. 1997: Does male badge size signal status in small island populations of house sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology* 103:177-186
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0 <http://www.statsoft.com>
- Studd, M. V. & Robertson, R. J. 1985a: Evidence for reliable badges of status in territorial Yellow Warblers (*Dendroica petechia*). *Animal Behaviour* 33:1102-1113
- Studd, M. V. & Robertson, R. J. 1985b: Sexual selection and variation in reproductive strategy in male Yellow Warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:101-109
- Trivers, R. L. 1972: Parental investment and sexual selection, p.136-179 in *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldine, Chicago
- Václav, R. & Hoi, H. 2002: Different Reproductive Tactics in House Sparrows Signalled by Badge Size: Is There a Benefit to Being Average? *Ethology* 108:569-582

- Veiga, J. P. 1993: Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow: A study on honest advertisement. *Evolution* 47:1161-1170
- Veiga, J. P. & Puerta, M. 1996: Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263:229-234
- Voltura, K. M., Schwagmeyer, P. L. & Mock, D. W. 2002: Parental feeding rates in the House Sparrow, *Passer domesticus*: Are larger - badged males better fathers? *Ethology* 108:1011-1022
- Wetton, J. H. & Parkin, D. T. 1991: An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* 245:227-233
- Whetherhead, P. & Robertson, R. J. 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: the „sexy son hypothesis“. *American Naturalist* 113:201-208
- Windt & Curio, E. 1986: Clutch defence in Great Tit (*Parus major*): pairs and the concorde fallacy. *Ethology* 72:236-242
- Winkler, D. W. 1985: A general model for parental care. *American Naturalist* 130:526-543
- Winkler, K. 1995: Autumn stopover on the Isthmus of Tehuantepec by woodland nearctic-neotropic migrants. *Auk* 112:690-700
- Whittingham, L. A. & Robertson, R. J. 1993: Nestling hunger and parental care in Red - winged Blackbirds. *Auk* 110:240-246
- Zahavi, A. 1975: Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53:205-214
- Zimmermann, U. & Curio, E. 1988: Two conflicting needs affecting predator mobbing by Great Tits, *Parus major*. *Animal Behaviour* 36:926-932

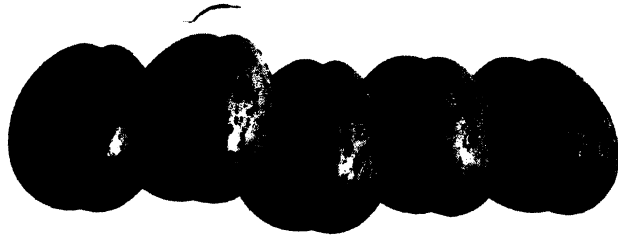
8. OBRAZOVÁ PŘÍLOHA



lokalita



lokalita



snůšky vrabce domácího



mládě vrabce domácího ve stáří 10 dní



dospělá okroužkovaná samice



dospělý samec