

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE



**FAKULTA ŽIVOTNÍHO  
PROSTŘEDÍ**

KATEDRA EKOLOGIE

Diplomová práce

**Vliv samičí kondice na velikost vajec, pohlaví a  
velikost líhnoucích se mláďat ve snůšce u čejky  
chocholaté *Vanellus vanellus*.**

*Effect of female condition on egg size, sex and size of  
hatchlings in clutch of the Northern Lapwing *Vanellus  
vanellus*.*

Vedoucí práce: prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.

Autor: Bc. Soňa Novotná





### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci „*Vliv samičí kondice na velikost vajec, pohlaví a velikost líhnoucích se mláďat ve snůšce u čejky chocholaté *Vanellus vanellus**“ vypracovala samostatně pod odborným dohledem vedoucího práce prof. Mgr. Miroslava Šálka, Dr. a RNDr. Radkou Piálkovou, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Příbrami 10. 3. 2016

.....

### **Poděkování**

Ráda bych poděkovala zejména vedoucímu své diplomové práce Miroslavu Šálkovi za pomoc při zpracování získaných dat a cenné rady při konzultacích a vůbec příležitost spolupráce na tomto projektu. Taktéž bych chtěla poděkovat Radce Piálkové za spolupráci v laboratoři při analýze krevních vzorků a celkové nasměrování při psaní diplomové práce a poskytnutí odborné literatury a cenných rad.

Dále bych ráda poděkovala všem kolegům v terénu, kteří nás uvedli do problematiky ochrany *Vanellus vanellus*, a kteří mi pomáhali se sběrem dat v jižních Čechách v roce 2014. Zejména V. Kubelkovi, M. Sládečkovi A. Holubovi, S. Smetankové, M. Nacházelové, K. Nohejlové a dalším.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za podporu.

V Příbrami 10. 3. 2016

.....

## **Abstrakt**

Diplomová práce „Vliv samičí kondice na velikost vajec, pohlaví a velikost líhnoucích se mláďat ve snůšce u čejky chocholaté *Vanellus vanellus*“ popisuje vliv maternálních efektů na vejce a následně na kuřata.

Maternální efekty popsané i u čejek mohou ovlivnit fenotyp mláďat a představují tak významný negenetický mechanismus formování fenotypu potomků a možnost působit na vyvíjející se zárodek v kterékoli fázi jeho embryonálního vývoje.

V mé práci jsem se zaměřila na maternální efekty a jejich působení na velikost a variabilitu vajec, následně na ovlivnění pohlaví u mláďat a jejich velikost a tělesnou kondici.

Výsledky této práce naznačují trend a to, že kondice a hmotnost samice pozitivně koreluje s variabilitou/velikostí vajec. Dále dochází k pozitivnímu vlivu průměrné hmotnosti samice ve vztahu k hmotnosti líhnoucích se mláďat. Naopak jsem neshledala žádnou indikaci vztahu mezi tělesnou kondicí samice a pohlaví líhnoucích se mláďat jak popisují předešlé výzkumy, které tuto hypotézu naopak podporují.

## **Klíčová slova**

Čejka chocholátá, maternální efekty, alokace pohlaví, velikost vajec, vaječné složení, kondice samice, pohlavní dimorfismus.

## **Abstract**

The diploma thesis “The effect of female health on the size of eggs, gender and size of newborn offsprings in a clutch of *vanellus vanellus*” describes the influence of maternal effects on eggs and, consequentially, on offsprings.

Maternal effects (described also with the *vanellus vanellus*) can affect the phenotype of offsprings and therefore they are a significant non-genetic mechanism of forming the phenotype of offsprings, as well as a possibility to affect the development of the foetus in any stage of its embryonic development.

This work is focused on maternal effects and their influence on size and variability of eggs, on the effect on gender of offsprings and their size and physical condition.

The results of this work suggest a correlation between female weight, its physical condition and the variability/size of eggs. Furthermore, a positive correlation is found between average weight of female and the weight of newborn offspring. On the contrary, no indication of relationship between physical condition and gender of the offsprings was found. This contradicts previous research, which generally supports this hypothesis.

## **Key words**

Northern Lapwing, *Vanellus vanellus*, maternal effects, sex allocation, egg size, egg content, female condition, sex biased dimorphism.

|           |                                                                                                                                   |           |
|-----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1.</b> | <b>ÚVOD</b> .....                                                                                                                 | <b>9</b>  |
| 1.1.      | REPRODUKČNÍ SYSTÉMY .....                                                                                                         | 9         |
| 1.2.      | MATERNÁLNÍ EFEKTY (MATERNALL EFFECT) .....                                                                                        | 12        |
| 1.3.      | VELIKOST VEJCE (EGG SIZE) .....                                                                                                   | 13        |
| 1.4.      | VAJEČNÝ OBSAH (EGG CONTENT) .....                                                                                                 | 14        |
| 1.5.      | KONDICE SAMICE (FEMALE CONDITION) .....                                                                                           | 15        |
| 1.6.      | ALOKACE POHLAVÍ (SEX ALLOCATION) .....                                                                                            | 16        |
| 1.7.      | POMĚR POHLAVÍ (SEX RATIO) .....                                                                                                   | 17        |
| 1.8.      | POHLAVNÍ PŘIZPŮSOBENÍ/ÚPRAVA (SEX ADJUSTMENT) .....                                                                               | 20        |
| 1.9.      | MODELOVÝ DRUH .....                                                                                                               | 21        |
| <b>2.</b> | <b>CÍLE PRÁCE</b> .....                                                                                                           | <b>23</b> |
| <b>3.</b> | <b>METODIKA</b> .....                                                                                                             | <b>24</b> |
| 3.1.      | POPIS LOKALITY .....                                                                                                              | 24        |
| 3.2.      | TERÉNNÍ PRÁCE .....                                                                                                               | 24        |
| 3.2.1.    | <i>Vyhledávání hnízd</i> .....                                                                                                    | 25        |
| 3.2.2.    | <i>Měření kuřat</i> .....                                                                                                         | 26        |
| 3.2.3.    | <i>Odchyt samic</i> .....                                                                                                         | 28        |
| 3.3.      | ZPRACOVÁNÍ A VYHODNOCENÍ DAT .....                                                                                                | 29        |
| 3.3.1.    | <i>Molekulární determinace pohlaví mláďat</i> .....                                                                               | 29        |
| 3.3.2.    | <i>Statistické zpracování dat</i> .....                                                                                           | 32        |
| <b>4.</b> | <b>VÝSLEDKY</b> .....                                                                                                             | <b>34</b> |
| 4.1.      | V JAKÉ MÍŘE PŮSOBÍ VARIABILITA VÁHY SAMICE NA TĚLESNOU KONDICI SAMICE. ....                                                       | 35        |
| 4.2.      | ZÁVISLOST PRŮMĚRNÉHO OBJEMU VAJEC VE SNŮŠCE NA VÁZE A KONDICI SAMICE .....                                                        | 36        |
| 4.3.      | ZÁVISLOST VARIABILITY OBJEMU VAJEC VYJÁDŘENÉ VARIACNÍM KOEFICIENTEM (SM. ODCHYLKA DĚLENÁ PRŮMĚREM) NA VÁZE A KONDICI SAMICE ..... | 37        |
| 4.4.      | ZÁVISLOST OBJEMU NEJVĚTŠÍHO VEJCE VE SNŮŠCE NA VÁZE A KONDICI SAMICE .....                                                        | 38        |
| 4.5.      | ZÁVISLOST POHLAVÍ EMBRYA NA VÁZE A KONDICI SAMICE .....                                                                           | 39        |
| 4.6.      | ZÁVISLOST VÁHY KUŘETE PŘI LÍHNUTÍ NA VÁZE A KONDICI SAMICE .....                                                                  | 41        |
| 4.7.      | ZÁVISLOST KONSTITUCE (VELIKOSTI TARSU) KUŘETE PŘI LÍHNUTÍ NA VÁZE A KONDICI SAMICE .....                                          | 42        |
| <b>5.</b> | <b>DISKUSE</b> .....                                                                                                              | <b>42</b> |
| <b>6.</b> | <b>ZÁVĚR</b> .....                                                                                                                | <b>45</b> |
| <b>7.</b> | <b>SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ</b> .....                                                                                 | <b>46</b> |
| <b>8.</b> | <b>PŘÍLOHY</b> .....                                                                                                              | <b>61</b> |



# 1. Úvod

## 1.1. Reprodukční systémy

Studium reprodukčních strategií a trade-offs spojených s reprodukcí patří k zásadním tématům evoluční biologie a jsou také ústředním tématem teorie životních historií (Lessells, 1991). Reprodukce je vždy velmi nákladná, proto jedinci/samice jsou nuceni optimalizovat současné investice do reprodukce s ohledem na reprodukci budoucí (současná versus budoucí reprodukce) a/nebo optimalizovat kvalitu a kvantitu potomků (Williams, 1966). Ptáci mohou vyladit své investice do reprodukce pomocí několika mechanismů. Mohou přizpůsobit počet a velikost snůšek, ale mohou také regulovat průměrnou a relativní investici do jednotlivých vajec ve snůšce (Lifjeld et al., 1994). Specifickou investicí do jednotlivých vajec mohou samice ovlivnit fenotyp a případně i fitness mláďat; tyto vlastnosti tedy nemusí být výsledkem pouze genetické dědičnosti, ale mohou být modifikovány i pomocí negenetických mechanismů tzv. maternal effects (Verboven et al., 2003). U ptáků je tento takzvaný „maternální efekt“ přenášen vejci. Samičí investice do vajec má vliv na kvalitu mláďat – na jejich vývoj, růst a přežití (Christians, 2002). Vyvíjející se embryo je kompletně závislé na zdrojích obsažených ve vejci a kvalita obsahu vejce má proto významný vliv na další osud mláďete. Nejen obsah a kvalita vejce, ale i podmínky životního prostředí mají vliv na osud mláďete. Například nedostatek živin v průběhu raného vývoje v důsledku účinků životního prostředí způsobuje mimořádně dlouhodobé důsledky v období růstu a schopnost okamžitého přírůstku kuřat v raném vývoji. Také velmi malé

změny v prenatalním hormonálním prostředí může mít značný vliv na osudy během raného vývoje. Tyto změny hrají důležitou roli při určování životních strategií (Nager et al., 1999; Metcalfe & Monaghan, 2001). Jedním z nejčastěji a zároveň nejjednodušeji (neinvazivně) sledovaných maternálních efektů je velikost vejce (Rutkowska & Cichon, 2002).

Variabilita ve velikosti vajec odráží variabilitu v množství živin (žloutek, bílek) které jsou k dispozici vyvíjejícímu se embryu (Nangsuay et al., 2011; Bogdanova et al., 2006; Rubolini et al., 2011). Vaječný žloutek obsahuje množství proteinů a lipidů, které mají výrazný vliv na růst a vývoj mlád'at, větší vejce mohou vyvíjejícímu se embryu poskytnout více proteinů a lipidů, které zvyšují jeho růstovou rychlost a šanci na přežití (Whittingham & Schwabl, 2001). Vaječný žloutek dále obsahuje určité množství androgenů (Schwabl, 1993), protilátek (Grindstaff et al., 2003) a antioxidantů (Blount et al., 2000) maternálního původu podporujících a urychlujících vývoj embrya. Bílek má vliv na skeletální rozměry líhnoucích se mlád'at; z větších vajec, kde je obsah bílku větší, se líhnou větší mlád'ata (Bogdanova et al., 2006).

Mezi faktory ovlivňující maternální efekt velikost/variabilita ve velikosti vajec. Dále jsou samice schopny specifické alokace nejen v případě maternálních zdrojů, ale i pohlaví svých potomků. Zdá se, že pohlaví mláděte není pouze vedlejším produktem náhodné segregace pohlavních chromozomů v průběhu meiosis, ale je výsledkem rodičovské strategie, utvářené selekčním tlakem, která optimalizuje jejich investice (Sex allocation theory).

V případě, že se náklady na produkci jednotlivých pohlaví liší (př. u pohlavně dimorfních druhů), Sex allocation

theory předpokládá, že rodiče by měli více investovat do toho pohlaví, které jim za daných podmínek (sociálních, environmentálních) přinese vyšší „fitness return“ zpětný zisk (Trivers & Willard, 1973; Charnov, 1982). Existují nejméně dvě strategie, jak dosáhnout pohlavně rozdílné investice do potomků: 1) produkcí rozdílného počtu samčích a samičích mláďat ve snůšce, nebo 2) pohlavně rozdílnou alokací zdrojů do mláďat.

U pohlavně dimorfních druhů bylo dokumentováno, že velikostní rozdíly mezi samčími a samičími mláďaty se odráží i v nákladech nezbytných na jejich výchovu (Anderson et al. 1993). Větší pohlaví, jímž jsou obvykle samci, bývá nákladnější díky rychlejšímu metabolismu a růstu a vyšším potravním nárokům (Nager et al., 1999). Větší pohlaví také obvykle podléhá vyšší mortalitě (Hasselquist & Kempenaers, 2002). Následně lze tedy předpokládat, že podle Sex allocation theory, samice budou investovat více zdrojů do vajec/mláďat náročnějšího pohlaví (Trivers & Willard, 1973; Charnov, 1982). Tento pohlavní dimorfismus, kdy se samčí mláďata líhla z větších, lépe “zásobených” vajec, byl popsán například u Strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*; Mead et al., 1987), Špačka černého (*Sturnus unicolor*; Cordero et al., 2000, 2001), Kachny divoké (*Anas platyrhynchos*; Cunningham & Russel, 2001). Dále samice může přizpůsobit “pohlaví vejce” ve snůšce vzhledem k řadě sociálních, reprodukčních či environmentálních faktorů, z nichž nejvýznamnějšími se zdají být: pořadí vejce v sekvenci snášení (Nager et al., 1999; Badyaev et al., 2002; Ležalová et al., 2005), aktuální kondice samice (Nager et al., 1999; Whittingham et al., 2005) nebo cirkulující hladina androgenů, především kortikosteronu a testosteronu, v krevní plazmě (Rutkowska & Cichon, 2002; Pike & Petrie, 2006).

## 1.2. Maternální efekty (maternall effect)

Maternální efekty se uplatňují v případě, kdy fenotyp jedince není determinován pouze jeho vlastním genotypem a environmentálními podmínkami působícími v průběhu vývoje, ale také fenotypem a prostředím matky (Mousseau & Fox 1998).

Maternální efekty vznikají tam, kde matka přispívá k fenotypu jejího potomstva nad rámec genetické výbavy. Maternální efekty významně ovlivňují fenotyp mláďat a představují tak významný negenetický mechanismus formování fenotypu potomků a jejich význam tkví především v jejich všudypřítomnosti a možnosti působit na vyvíjející se zárodek v kterékoli fázi jeho embryonálního vývoje - 1. pre-ovulační (prezygotické), 2. embryonální (postzygotické) a 3. časně postnatální.

U ptáků, kde dochází k vývoji embrya v uzavřeném prostředí vejce a v okamžiku, kdy bylo vejce sneseno, není již další přenos zdrojů do vejce možný a proto samičí alokace zdrojů v období formace vejce má zásadní vliv na reprodukční úspěšnost, jelikož velikost a kvalita vejce signifikantně ovlivňuje vývoj mláďete a jeho přežití. Proto, obzvláště u prekociálních druhů ptáků, prezygotické maternální efekty představují významný příspěvek maternálního fenotypu na expresi fenotypu potomka. U ptáků prezygotické maternální efekty zahrnují variabilitu ve velikosti a kvalitě vajec - kvalita vejce je dána komponenty (hormony, antioxidanty, protilátky) a jejich množstvím a v neposlední řadě pohlavím obsaženého embrya.

### 1.3. Velikost vejce (egg size)

Velikost/variabilita ve velikosti vajec má průkazný vliv na velikost (Mead et al., 1987; Erikstad et al., 1998; Bogdanova et al., 2006), případně váhu (Magrath et al., 2003) líhnoucích se mláďat a také na jejich rychlost růstu a pravděpodobnost přežití (Williams, 1994; Hořák & Albrecht, 2007; Anderson & Alisauskas, 2002). Představuje tak významný maternální efekt. Mezi nejvýznamnější faktory ovlivňující maternální investici je samičí kondice (Nager et al., 1999; Cunningham & Russel, 2001).

Tvorba vajec je z hlediska času, energie a živin relativně nákladná, a může ovlivnit následný vývoj obou rodičů a potomků (Monaghan & Nager, 1997). Rodičovské přidělování zdrojů do vajec může mít závažné důsledky pro potomstvo, protože vyvíjející se embryo je zcela závislý na zdrojích přítomných ve vajíčku. Samičí investice do vajec může být ovlivněna řadou environmentálních a mateřských faktorů, včetně dostupnosti a kvality potravin, tělesnou kondicí a věkem, taktéž kvalitou samce (Mousseau & Fox, 1998; Cunningham & Russell, 2000). Také věk rodičů může ovlivnit kvalitu vajec a to například, rozdíly v nutričních hodnotách (Marchetti & Price, 1989; Yanagi & Miyatake, 2002). U samic mladších bylo zjištěno, že kladou menší vajíčka než starší samice (Sæther, 1990; Christians, 2002). Nicméně je nejasné, zda se tento jev děje v důsledku rozdílného složení vajec (Hipfner et al., 2003), a jaké jsou možné důsledky pro jejich potomky. Také již zmíněná hmotnost samice predikuje hmotnost vajec a následně i hmotnost kuřat. A pokud hmotnost kuřete je pozitivně ovlivněna hmotností samice, samice produkuje vajíčka ku prospěchu samců, kteří mají vyšší reprodukční rozptyl (Collias & Collias, 1996).

Kvalita vajec se často posuzuje dle velikosti vajec, přičemž větší velikost je obecně považována za výhodnější, protože je často spojována s vyšším obsahem živin (Parsons, 1970; Williams, 1994; Berg et al., 2001). Bylo prokázáno v širokém rozsahu taxonů, že velikost vajec pozitivně koreluje s velikostí mláďat při líhnutí, a s následnými fitness determinanty, jako je růst mláďat a následné přežití (Williams, 1994). Studie u ptáků na výkonnost potomstva zjistili, že mláďata vylíhla z velkých vajec, se lépe a rychleji vyvíjí ve srovnání s kuřaty z menších vajec (Reid & Dee Boersma, 1990; Hipfner & Gaston, 1999).

Nedávné studie ukazují, že samice mohou ovlivnit složení vajec a fitness potomků i prostřednictvím přidělování antioxidantů, protilátek a hormonů ve vejci (Schwabl, 1996; Royle et al., 2001; Saino et al., 2003a; Verboven et al., 2003). Kromě toho se také mění složení vajec a velikost s ohledem na pohlaví potomků (Cordero et al., 2000; Müller et al., 2002; Saino et al., 2003a; Verboven et al., 2003), což může tvořit další důležité faktory v úpravě rodičovské reprodukční investice.

#### 1.4. Vaječný obsah (egg content)

Kromě lipidů a proteinů je, především ve vaječném žloutku, obsažena řada dalších látek jako jsou hormony, antioxidanty a protilátky maternálního původu, které se také podílí na formování fenotypu mláďete. Steroidní hormony mají značný vliv na řadu morfologických, fyziologických a behaviorálních znaků (Ketterson & Nolan, 1991) a jejich adaptivní alokace představuje významný maternální efekt (Schwabl, 1993). Dále je ve vaječném žloutku obsaženo určité množství protilátek, které přechází z matky do vejce.

Samice je schopna kontrolovat jejich distribuci a v prvních stádiích vývoje mláděte řídí jeho imunitní obranu (Grindstaff et al., 2003). V neposlední řadě je vývoj mláděte ovlivněn také maternálně přenášenými antioxidanty, především vitamínem E a karotenoidy, jejichž alokace do vaječného žloutku je také řízena samicí. Antioxidanty – látky, které si tělo není schopno syntetizovat de novo a proto musí být přijímány s potravou - hrají významnou roli v prevenci proti oxidativnímu stresu, který je u rychle se vyvíjejících embryí nezanedbatelný.

## 1.5. Kondice samice (female condition)

Samičí kondice má zásadní vliv na kvalitu vajíček (Galbraith, 1988; Nager, 1999). Období reprodukce představuje pro ptáky kritické období, kdy se musí vypořádat s řadou stresujících událostí a čelí kompromisnímu rozhodování mezi alokací energie do reprodukce a množství energie nezbytné pro vlastní přežití (s ohledem na budoucí reprodukci). Kondici jedince lze vyjádřit klasicky pomocí váhy a morfologických rozměrů (případně některými indexy) nebo jeho fyziologickým stavem.

U ptáků je iniciace snášení vajíček a jejich velikost, pohlaví embrya a následná velikost kuřete ovlivněna tělesnou kondicí samice (Robb et al., 1992; Smith et al., 1993; Williams 1996). U druhů, kde reprodukční úspěch samce je omezen přístupem k samicí a reprodukční úspěch u samice je omezen následně množstvím kuřat, je výhodnější pro matku upravit poměr pohlaví potomstva ku prospěchu samců (Trivers & Willard, 1973; Bradbury & Blakey, 1998).

Parker (2002) studoval vliv tělesné kondice samice na reprodukční investice a poměr pohlaví u kura bankivského (*Gallus gallus*) a to v laboratorním prostředí, kde eliminoval zkreslující činitele – vliv prostředí (měnící se potravní nabídku, expoziční rozdíly vůči dravcům a jiné). Studie ukazuje, že tělesná kondice samice (tedy její reprodukční schopnost, její hmotnost) je pozitivně korelována s načasováním hnízdění, objemem vajec a váhou kuřat.

## 1.6. Alokace pohlaví (sex allocation)

Optimální alokace pohlaví pro jednotlivce má několik hypotéz. Mezi první patří Fisherova hypotéza alokace pohlaví, předpovídají stejné investice do samců a samic až do skončení rodičovské péče a předpovídá stejné relativní náklady jak do samic, tak do samců. Hypotéza Trivers-Willard předpovídá, že jednotlivé ženy mění poměr pohlaví svých mláďat na základě jejich vlastní fitness, a to tím, že jedno pohlaví je ve výhodě oproti druhému. Model Charnov alokace pohlaví předpovídá, že samice musí změnit poměr pohlaví na základě otcovských atributů, díky nimž těžší samci oproti samicím.

Hypotéza Trivers-Willard alokace pohlaví předpokládá, že vždy, když se relativní fitness líhnoucích se samců a samic liší, samice by měly investovat více do pohlaví s větší fitness a tím nastává větší pravděpodobnost přežití (Trivers & Willard, 1973; Schwanz et al., 2006; Wild & West, 2007). Toho může být dosaženo pomocí přímé manipulace - primární poměr pohlaví (Komdeur et al., 2002; Pike, 2006; Bonier et al., 2007) a / nebo diferenciální investice do potomstva, což může mít vliv na relativní přežití pohlaví a



jde o úpravu sekundárního pohlavního poměru (Cordero et al., 2001; Love et al., 2005; Love & Williams, 2008).

## 1.7. Poměr pohlaví (sex ratio)

Mnoho environmentálních, sociálních a vnitřních faktorů je spojováno s úpravami poměru pohlaví u ptáků (Hasselquist & Kempenaers, 2002; Komdeur & Pen, 2002).

Princip Fisherovi teorie (1930) říká, že poměr pohlaví potomků u pohlavně se rozmnožujících organismů je 1 : 1, a tento předpoklad se vztahuje i na výdaje spojené s produkcí jednotlivých pohlaví. Poměr pohlaví má závažné důsledky na vývoj potomků, morfologii, chování a fitness.

Trivers & Willard (1973) a Charnov (1982) rozšířili tyto myšlenky o strategiích rodičů. Jednotlivé strategie se mohou lišit u každých jedinců, což podporuje myšlenku, že u každého jednotlivce jsou rozlišné strategie závislé vždy na nějakém proměnném faktoru tzv. podmíněná strategie.

Například, Trivers & Willard (1973) předpovídal, že v případě, kdy samci mají vyšší reprodukční úspěch než samice, rodiče budou produkovat více samců, kteří ponechají více potomstva následně než by tomu tak bylo u líhnoucích se samiček. Stejně tak by tomu bylo v případě, kdy rodiče jsou schopni produkovat vysoce kvalitní potomstvo, měli by snášet více samců nežli samiček a naopak u rodičů, kde není předpoklad vysoce kvalitních potomků, ty by měli snášet více samiček. Mezi faktory určující, kdy rodiče budou mít vysoce kvalitní potomstvo, jsou mimo jiné schopnost rodičů obstarat potravu a udržet životní podmínky v nestejnorodém prostředí nebo atraktivnost rodičů pro zvolení si správného „silného“ partnera.

Již zmíněný Bradbury & Blakey (1998) říká, že u druhů, kde kondice matky ovlivňuje stav a reprodukční potenciál potomků diferenciovaně s ohledem na pohlaví, měly by matky v dobré kondici produkovat více pohlaví, jehož fitness je více závislá na kondici. Tyto myšlenky podpořily studie pěnkavy zebrované (*Poephila guttata*), kdy došlo ke krmení po 3 měsíce vysoce bohatou stravou složenou z řepky, lněného semínka, červené a bílé prosa a navíc čerstvého hlávkového salátu s mrkví obohaceného o rýži. Naopak další skupina pěnkav byla krmena chudou stravou složenou ze směsi štěrku, vody a sépiových kostí. Ve snůškách samic krmených vysoce kvalitní stravou a v dobré kondici se líhlo signifikantně více potomků samčího pohlaví než ve snůškách samic krmených chudou stravou. Samice krmené stravou chudší a tedy v horší kondici líhly mláďata v poměru 1:1, následně docházelo k úhynu potomků z důvodu špatné kondice. Tyto výsledky ukazují, že adaptivní změna poměru pohlaví a úmrtnost potomků mohou společně vytvářet výkyvy v poměru pohlaví u obratlovců všeobecně. Rozdíly v kvalitě životního prostředí, jakož i rodičovský stav (kondice), se ukazuje, že může být selektivní silou na poměru pohlaví potomků (Appleby et al., 1997). Špatná dostupnost potravy může způsobovat upřednostňování samičích potomků, které jsou méně nákladné na výchovu, a proto i méně riskantní k produkci. Co se týká úmrtnosti mláďat, ukázalo se, že většinou zahynuly samičí potomci při nízké kvalitě stravy. Tento úkaz by jsme mohli přisoudit teorii, který popisuje (Teather, 1992). Ten říká, že jedno pohlaví z potomků, většinou to menší, může být méně soutěživý v obstarání si potravy oproti svým sourozencům ve snůšce. Nabízí se argument, že pohlavní rozdíl v úmrtnosti potomků ovlivňovali rodiče ať už selektivním odmítnutím (Burley, 1986) nebo pravděpodobností preferování určitého pohlaví (Clotfelter, 1996).

Někteří autoři (Cichoń et al., 2005; Rowland et al., 2007; Jones et al., 2009) říkají, že potomstvo samčího pohlaví je častěji náchylnější na podmínky životního prostředí v období vývoje a následně se ukazuje i zhoršená konkurenceschopnost než u samičího pohlaví. Tudiž se vynakládá větší úsilí na co nejlepší fitness mláďat, než je tomu za podmínek lepšího životního prostředí.

Mezi další faktory, které mohou zvýšit fitness jednoho pohlaví, jsou například kvalita samce. Očekává se, že tato kvalita je dědičná a přenáší se i na mláďata samčího pohlaví (Svensson & Nilsson, 1996). Dalším faktorem s potenciálním na poměr pohlaví mláďat je počet „pomocníků“ v hníždě. Pokud je jejich počet nízký, předpokládá se snášení spíše „pomocníků“ toho pohlaví, které následně rodičům pomáhá s vyvedením dalších snůšek (Komdeur et al., 1997; Griffith et al., 1998).

Autoři (Charnov, 1982; Werren, 1987; Godfray & Werren, 1996; West et al., 2000) říkají, že výzkumy zaměřené na analýzu poměru pohlaví jsou často úspěšné. A to v tom smyslu, že změny v poměru pohlaví u potomků napříč druhů a populací se dají často předvídat, stejně jako fakultativní úprava pohlavního poměru potomků v závislosti na podmínkách prostředí. To dokázali na několika příkladech. Například u Seychellské pěnice (*Acrocephalus sechellensis*). Tento druh ptáka je endemický a nachází se na několika lokalitách na Seychellských ostrovech. U tohoto druhu je zvykem, že potomci samčího pohlaví pomáhají matce s rodičovskou úlohou, zatímco samičího pohlaví se brzo odloučí. Studie ukázaly, že pokud na dané lokalitě je dostatek potravy, jsou kladeny z 90 % samice. Tehdy je pomocnice vítána. Pokud ovšem na dané lokalitě je málo potravní nabídky, jsou kladeny z 80 % potomci samčího pohlaví, kteří lokalitu opouští (Komdeur, 1996).

Předvídat úpravu poměru pohlaví lze na základě relativně jednoduchých aspektů, a to: a) jednoduché a nevyhnutelné teorie trade-off (potomek je samec či samice), b) malého počtu rozhodujících veličin, které lze změřit (např. velikost hostitele nebo počet samic na lokalitě), (Charnov, 1993; West et al., 2000a).

Přes tyto úspěchy ve výzkumech je třeba zdůraznit, že úspěšnost teorie poměru pohlaví je omezena u taxonomických skupin jako např. u ptáku, savců, všeobecně obratlovců, protože chromozomální (genetické) určení pohlaví (komplementárního pohlavního determinantu = CSD) se chová jako limit, aby se zabránilo fakultativní úpravě poměru pohlaví u potomků (Williams, 1979; Charnov, 1982).

Navzdory tomu nedávné studie CSD odhalily posuny v adaptaci poměru pohlaví i u zmíněných obratlovců (Madsen & Shine, 1992; Komdeur et al., 1997). Tyto studie nám říkají, že u některých případů dochází k velmi důmyslné úpravě pohlavního poměru.

## 1.8. Pohlavní přizpůsobení/úprava (sex adjustment)

U ptáků, kde heterogametickým pohlavím jsou samice, je v principu možné aby samice přizpůsobila/ovlivnila pohlaví oocyty/mláděte, ačkoli samotný mechanismus, jakým by toho samice mohla dosáhnout, zatím není znám (Pike & Petrie, 2003). Předpokládá se, že pohlavní určení může být ovlivněn maternálním fenotypem, s největší pravděpodobností jejím endokrinním „stavem“ (Pike & Petrie, 2003). Proto určení pohlaví je speciálním případem, kdy fenotyp mláděte je ovlivněn fenotypem matky. Řada prací přináší empirickou

evidenci, že samice některých ptačích druhů jsou schopné kontrolovat pohlaví svých mláďat (Dijkstra et al., 1990, Komdeur et al., 1997; Nager et al., 1999) a tato schopnost jim dává možnost adaptivní alokace zdrojů/živin mezi jednotlivá pohlaví.

## 1.9. Modelový druh

Čejka chocholátá je nejhojněji hnízdícím zástupcem bahňáků (*charadriiformes*) u nás. Velikost hnízdní populace se po nárůstu stavů koncem 50. let 20. století, spojeného se vznikem nových hnízdišť od 70. let prudce snižuje. Z některých míst čejky prakticky vymizely a to z důvodu změny struktury krajiny a hlavním důvodem je intenzifikace zemědělství. Zatímco ještě v 80. letech v ČR hnízdilo 20 000 – 40 000 párů, v letech 1995 – 97 se počet hnízdících párů odhadoval na 7000 – 10 000 (Šťastný, Bejček, Hudec, 1998).

Modelový druh Čejka chocholátá (*Vanellus vanellus*) je pohlavně dimorfní druh s palearktickým rozšířením, kde samci jsou větší než samice. Hnízdí na zemi zpravidla jednou ročně v monogamním, či polygynním svazku od konce března do června (Cramp, 1983). V případě polygynie se samec může současně párovat až se čtyřmi samicemi (Berg, 1993; Byrkjedal et al., 1997; Hafsmo et al., 2001). Snůška čejek obsahuje zpravidla čtyři vejce, z nichž každé představuje přibližně 11 % z váhy samice (Galbraith, 1988) a velikost vajec je pozitivně korelována se samičí kondicí, ale ne s její vahou (Galbraith, 1988; Hegyi & Sasvári, 1998b). V náhradních snůškách (Galbraith 1988; Šálek 1995) a snůškách sekundárních samic (Byrkjedal et al., 1997) vejce bývají zpravidla menší. Kondice samice má také pozitivní vliv na váhu kuřat (Galbraith, 1988; Byrkjedal et al., 2003). S

velikostí vajec je také pozitivně korelována pravděpodobnost dosažení vzletnosti (Blomqvist, 1997). Výše zmíněné ukazuje, že maternální efekty významně ovlivňují a přispívají k fitness mláďat. V případě čejky je reprodukční úspěšnost více variabilní u samců než u samic a je ovlivněna počtem svazků, které během hnízdní sezony uzavře (Parish & Coulson, 1998). Je tedy pravděpodobné, že maternální efekty zde hrají významnou roli, avšak tato problematika nebyla, kromě pilotní studie (Lislevand et al., 2005), u tohoto ptačího druhu dosud podrobena důkladné analýze.

K hnízdění využívá různé typy mokřadních biotopů s nízkou a řídkou vegetací (Kubelka, 2014), např. okraje rybníků, mokré louky a pastviny, drobné mokřady a prameniště (Hudec & Šťastný, 2005; Zámečník, 2013), odkud má dokonalý přehled o predátorech (Zámečník, 2013). Přestože tato stanoviště představují pro čejky optimální hnízdní i potravní prostředí, v průběhu jara zamokřená místa často vysychají či úplně chybí (Zámečník & kol., 2015) a tak jsou čejky nuceny využívat i náhradní sušší potravní stanoviště jako jsou zemědělsky obhospodařované travní porosty a orná půda (Cramp & Simmons, 1983; Shrub, 2007; Kubelka, 2014, Zámečník & kol., 2015). Čejky začínají hnízdit velmi brzy a jejich hnízda jsou tak ohrožována všemi jarními pracemi na polích i loukách (Zámečník & kol., 2015). První čejčí snůšky lze objevit již v druhé polovině března, přestože hlavní období snášení připadá až na začátek dubna (Zámečník, 2013). Kompletní snůšku v naprosté většině tvoří čtyři vejce, jako je tomu ostatně i u většiny druhů bahňáku (Hudec & Šťastný, 2005). Přesto ve výjimečných případech nacházíme snůšky se 2 – 3 vejci, popř. snůšky až se 7 vejci (Cramp & Simmons, 1983; Klabník, 1984; Cramp, 1990). Vejce mají olivově žlutohnědé zbarvení s drobnými až

velkými černými nebo černohnědými skvrnami (Hudec & Šťastný, 2005).

## 2. Cíle práce

Cílem mé diplomové práce je vyhodnotit vztah mezi velikostí vajec a vylíhlých mláďat a posoudit vliv samičí kondice na alokaci maternálních zdrojů (velikost vejce, pohlaví) do vajec ve snůšce v závislosti na načasování hnízdění, pořadí vejce ve snůšce, a poměru pohlaví mláďat ve snůšce (brood sex ratio).

Dále se pokusím zhodnotit, zda variabilita ve velikosti vajec odráží také pohlavně specifickou variabilitu ve velikosti líhnoucích se mláďat, která by mohla odrážet adaptivní alokaci maternálních zdrojů do toho pohlaví, které bude v budoucnosti ze samičí investice těžit více. V případě mé diplomové práce je předpoklad, že více těží samci. V mé diplomové práci se pokusím zodpovědět:

- Závislost průměrného objemu vajec ve snůšce na váze a kondici samice (N = xx)
- Závislost variability objemu vajec vyjádřené variačním koeficientem (sm. odchylka dělená průměrem) na váze a kondici samice (N = xx)
- Závislost objemu největšího vejce ve snůšce na váze a kondici samice.
- Závislost pohlaví embrya na váze a kondici samice.

A) prediktory: váha samice, kondice samice

B) prediktory: váha samice, kondice samice a váha kuřete, interakce váhy samice a váhy kuřete

- Závislost váhy kuřete při líhnutí na váze a kondici samice.
- Závislost velikosti/konstituce (velikosti tarsu) kuřete při líhnutí na váze a kondici samice.

### **3. Metodika**

#### **3.1. Popis lokality**

Terénní práce probíhaly na ploše o celkové rozloze zhruba 420 km<sup>2</sup> zemědělské půdy v Českobudějovické pánvi od Ražic k Českým Budějovicím (dále jen ČB). Přesněji na lokalitách Dívčice, část obce Zbudov, Břehov, Čakov, Čejkovice, Jaronice, Knížecí rybník, Nové Dvory, Olší, Pastviny, Vyšatov, Zavadilka a Žabovřesky – vše okres České Budějovice, Jihočeský kraj. Nadmořská výška sledovaného území se pohybovala v rozmezí 380 – 410 m n. m. Lokalita byla vybrána z důvodu každoročního hnízdění čejek přibližně 100 párů čejky chocholaté. Na této ploše už několik let hnízdí čejka spolu s dalšími bahňáky zhruba od konce března do poloviny června. Tato plocha je vyhledávána bahňáky zejména pro vhodný vlhký biotop (Šálek 1994).

#### **3.2. Terénní práce**

Terénní práce spočívaly ve vyhledávání hnízd a sledování hnízd, odchyt a měření samic a dále měření samotných vajec a kuřat. Současně s tím jsme sledovali i chování čejek pro další studie.



### 3.2.1. Vyhledávání hnízd

Na počátku hnízdní sezóny byly vytipovány vhodné lokality s hnízdním výskytem čejek podle aktuální hnízdní atraktivity biotopů. Toto prohledávání probíhalo kontinuálně zhruba od poloviny března do poloviny června. Avšak na přelomu března a dubna bylo dohledávání nejdůležitější z důvodu největší aktivity a početnosti čejek. V pozdějším období je vyhledávání hnízd také přínosné, jde většinou o náhradní snůšky. (Kubelka et al., 2012a; Kubelka et al., 2012b; Kubelka & Šálek, 2013). Hnízda se dohledávala pomocí dalekohledů (binokulární dalekohledy a stativové dalekohledy (SWAROVSKI ATX 30. 70 x 95 a MEOPTA Meostar S2 – 82 HD 30 – 60 x 80) z okraje pozemků, tak aby nedošlo k opuštění hnízda či změnu v chování *čejek*. Také se hnízda nacházela pomocí „rojnic“ složených z cca 10 lidí. Většinou jde o dobrovolníky z řad ornitologů a kolektiv z ČZU. Tam, kde bylo hnízdiště dobře viditelné, se navigoval jeden člen ze skupiny pomocí vysílačky. Hnízda jsme hledali hlavně v ranních hodinách, kdy teplota nedosahovala vysokých stupňů a čejky byly v tuto dobu nejvíce aktivní. Snažili jsme se, aby se u hnízda netrávilo více jak 1 hodina aby nedocházelo k narušování hnízdění. Dále jsme hnízda kontrolovali v týdenních intervalech pro zjištění osudu hnízda.

U každého nalezeného hnízda byl zaznamenán ID hnízda, datum nálezu, název lokality a hnízdní biotop, ve kterém se hnízdo nacházelo. Mezi biotopy patřilo většinou oraniště, čerstvě zvláčené případně oseté pole, ozim, louka, pastvina. Dále byly u každého hnízda zaznamenány GPS souřadnice. V rizikových biotopech z hlediska zničení hnízd zemědělci, tj. v oraništích připravovaných pro jarní práce, se hnízdo na dvou místech označilo zhruba ve vzdálenosti 5m

bambusovým tyčemi v jedné řádce. Jednak pro lepší opětovné nalezení a jednak pro dobrou viditelnost pro zemědělce. Muselo se však dbát na dodržení vzdálenosti, aby se zbytečně neupozorňovalo na hnízdo a nezvyšovala se tak predace hnízda. V oraništi a zvláčených polích připravených k osetí je nutné hnízda chránit před zemědělskou technikou, následně upozornit zemědělce kde se hnízda nacházejí, aby se hnízdům vyhnuli (Kubelka et al., 2012b). Tato opatření jsou důležitá jednak z ochrannářského hlediska a také pro větší počet vzorků pro získání dat do této diplomové práce. Toto ochrannářské opatření umožnilo vylíhnutí řady hnízd, která by jinak byla zničena zemědělskou technikou (Kubelka & Šálek, 2014). Tento způsob značení nesnížil krypsi hnízd a neměl prokazatelný vliv na predaci hnízd (Galbraith, 1987).

### 3.2.2. Měření kuřat

U nalezených snůšek byl zaznamenán počet vajec ve snůšce a vejce byla individuálně označena voděodolným fixem pokud možno podle pořadí ve snůšce a vyfotografována (Bulla, Šálek, & Gosler 2012). U každého vejce byla posuvným měřítkem změřena jeho délka a šířka s přesností na 0,01mm. Z těchto rozměrů byl vypočítán objem vejce dle „univerzálního“ vzorce (Hoyt 1979):

$$V = 0.515 \times \text{délka vejce} \times \text{šířka vejce}^2$$

Začátek inkubace snůšky byl stanoven na základě nálezu neúplné snůšky, případně pomocí vodního testu (Scott et al., 2009).

Hnízda byla poté pravidelně monitorována za účelem zjištění průběhu inkubace a odhadu načasování líhnutí. Hnízda ohrožuje predace, případně zemědělská činnost.

Avšak takovéto značení hnízd a neustále návštěvy u hnízd nezvyšuje predaci (Galbraith 1987).

Datum líhnutí snůšky lze přesně stanovit díky odhadu stadia inkubace. Datum líhnutí snůšky je u prekociálních bahňáků velmi důležitý z důvodu odvádění mláďat i několik kilometrů od místa snůšky za potravou a lepšími podmínkami pro přežití. Pozdější hledání hnízd může být velmi obtížné a negativní pro získání dat do diplomové práce. Váha kuřat musí být zaznamenána bezprostředně po vylíhnutí mláďat.

Po vylíhnutí snůšky jsme čerstvě vylíhlá kuřata pomocí digitální váhy Pesola zvážili s přesností 0,1g a posuvným měřítkem s přesností na 0,01 mm jsme změřili tyto veličiny: délka tarsu, délka zobáku od nozdry a celý zobák, délka hlavy se zobákem. Každé kuře bylo individuálně označeno obarveným hliníkovým kroužkem typu „H“ a byl mu odebrán krevní vzorek z tarzální žíly (cca 25 $\mu$ l). Tento vzorek byl následně použit ke zjištění pohlaví mláďete pomocí molekulárních metod. Všechny údaje byly zaznamenávány do hnízdních karet. Zaznamenávali jsme název plochy, čas vstupu na plochu pro lepší kontrolu doby strávené u kuřat. Pokud se kuře nevylíhlo, vzali jsme vzorek embrya pro snahu určení příčiny. Kuřata jsme v průběhu měření zahřívali a snažili jsme se, aby doba strávená u hnízda nepřesahovala 30 min. U kuřat jsme v případě, kdy to bylo možné určit, zapsali pořadí líhnutí od 1 do 4 dle odhadu výskytu skořep v hnízdě a dalších okolností.

Dále jsme poznamenali, zda kuře má či nemá vaječný zub a uvedli jsme případnou predaci a úmrtí kuřat, popřípadě příčina, pokud bylo možné dohledat. Všechna kuřata jsme okroužkovali obarveným hliníkovým kroužkem typu „H“, kombinací 3 barevných kroužků a vlajkou nesoucí RFID

(radio frequency identifier) čip. Číslo kroužků jsme zapsali do karet.

### 3.2.3. Odchyt samic

V období mezi 15-20 dnem inkubace na vybraných hnízdech došlo k odchytu samice za účelem zjištění její kondice. Samice jsme chytali za pomoci sklopných pastí. Ty byly tvořené z 1m<sup>2</sup> pletiva o velikosti oka 1cm opatřené malým vstupním otvorem s padacími dvířky, která se podepřela větvičkou nebo kusem uschlé trávy. Pletivo jsme upevnili kolíky do země a kolíky zamaskovali trávou z okolí či půdou na oraništi. Několikrát se odzkoušela funkčnost pasti z toho důvodu, aby se chytla samice hned napoprvé a docházelo tak, k co nejkratšímu rušení. Odchyt probíhal na atrapách vajec, kdy vlastní snůška byla přenesena do termoboxu aby nedocházelo ke stydnutí nebo naopak v odpoledních hodinách nedocházelo k zahřívání vajec, případně aby samice vajíčka neponičila.

Samotný odchyt samic začínal pozorováním daného hnízda binokulárními dalekohledy na patřičnou vzdálenost a určení zda na hnízdě sedí samice. Odchyt jsme prováděli nejlépe v ranních hodinách, kdy aktivita čejek je největší. Po vyzpozorování samice na hnízdě jsme zapsali čas vstupu na danou plochu a čas přípravy pastí. Na chycení samice se čekalo maximálně 45 min – 60 min. Vejce byla po celou dobu v termoboxu. Po chycení samice jsme zapsali čas vstupu na plochu, samice jsme vložili do sáčku. Samici jsme zvažili pružinovou vahou PESOLA s přesností na 0,5 g. Posuvným měřítkem jsme změřili délku tarsu, sterna, velikost hlavy včetně zobáku. Dále byly na zobáku odebrány dva rozměry: celková délka zobáku a vzdálenost od špičky zobáku po zadní okraj nozdry. Vše s přesností na 0,01 mm.

Pravítkem se změřila velikost křídla, délka chocholky, délka ocasu, šířka černého pruhu na ocase. U každé samice jsme pořídili sérii fotografií dokumentujících intenzitu a rozsah melaninových ornamentů. Do předem předtištěných karet jsme zaznamenali také výskyt ektoparazitů. Na závěr jsme každou odchycenou samici označili obarveným hliníkovým kroužkem typu „H“, kombinací 3 barevných kroužků a vlajkou nesoucí RFID (radio frequency identifier) čip.

### 3.3. Zpracování a vyhodnocení dat

#### 3.3.1. Molekulární determinace pohlaví mládřat

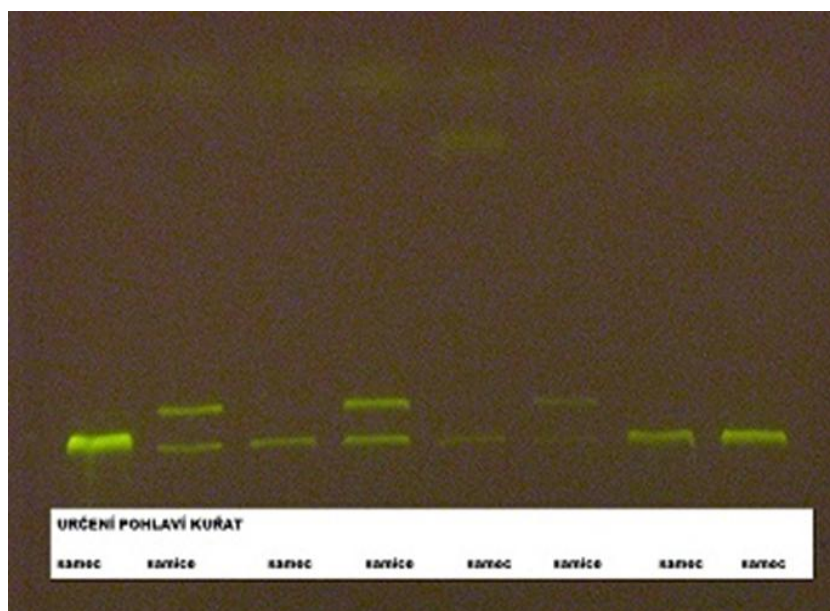
##### **Molekulární určení pohlaví**

Analýzy jsme prováděli v molekulární laboratoři katedry zoologie Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích.

Současný rozvoj metod molekulárního určení pohlaví ptáků umožňuje determinaci pohlaví jak monomorfních druhů tak, i čerstvě vylíhlých mládřat, u kterých ještě nejsou patrné žádné vnější znaky daného pohlaví (Ellegren & Sheldon, 1197). Dříve se pohlaví zjišťovalo pomocí laparoskopie případně usmrcením a následnou pitvou.

Molekulární test je založen amplifikací CHD (chromo-helicase-DNA-binding) genu, který je součástí ptačích pohlavních chromosómů. CHD gen, popsáný Griffithem & Tiwarim (1995) je umístěn v nerekombinantní části pohlavních chromosómů ptáků. Jedná se o gen velmi konzervovaný a to jak na aminokyselinové tak na nukleotidové úrovni. CHD-Z gen je lokalizován na Z chromosómu a proto je přítomen u obou pohlaví, kdežto CHD-W gen, který je lokalizován na W chromosómu je

unikátní pro heterogametické samice. Použitím specifických primerů a PCR jsou amplifikovány homologní sekce obou genů včetně intronů. Tímto způsobem lze získat fragment genu, který se podle lokalizace (Z, W chromozom) liší v délce obsaženého intronu (Fridolfsson & Ellegren, 1999). V případě samců (ZZ) lze amplifikací získat dva fragmenty o shodné délce 600 bp a v případě samic (ZW) dva fragmenty o délkách cca 600 bp a cca 450 bp (obr. č. 1). Následná elektroforéza umožňuje vizualizaci výsledků (Griffiths et al., 1998). Tato metoda molekulárního určení pohlaví je univerzální pro všechny noegnátní řády s výjimkou řádu Strigiformes.



**Obr. č. 1:** Vizualizace určení pohlaví pomocí elektroforézy. PCR produkty separované na 3% agarózovém gelu. Jeden proužek definuje samce, dva proužky definují samici.

### **Izolace DNA z krevních vzorků a tkání**

Pro izolaci DNA byl použit Jetquick Tissue kit (Genomed). Podrobný protokol popisující postup izolace lze nalézt v manuálu (for animal blood and tissues). Výchozí množství krevního vzorku, ze kterého byla DNA izolována,

bylo cca 10 $\mu$ l. V případě tkáně záleží výchozí množství na jejím typu, cca 25 mg – 35 mg tkáně.

V posledním kroku izolace – eluci, kdy dochází k uvolnění již čisté DNA z mikrokolonky, byl použit poloviční (100 $\mu$ l) než doporučený objem (200 $\mu$ l) elučního pufru (pro zvýšení výsledné koncentrace DNA). Koncentrace DNA se pohybovala průměrně 50 ng/ $\mu$ l.

### **PCR**

Pomocí PCR byla amplifikována část genu CHD (CHDZ – 600 bp, CHDW - 450 bp). Použity byly primery 2550 F (5' –GTT ACT GAT TCG TCT ACG AGA -3') a 2718 R (5' –ATT GAA ATG ATC CAG TGC TTG -3') navržené Fridolfsson & Ellegren (1999) a komerčně dodávaný PCR master mix od firmy Top-Bio (Combi PPP Master Mix). PCR reakce proběhla v celkovém objemu 10 $\mu$ l ve složení: 1U Taq DNA polymerázy, 10x reakční pufr (10mM Tris-HCl, pH 8,3, 50 KCl), finální koncentrace MgCl<sub>2</sub> 1,75 mM, 200 $\mu$ M každého dNTP a 30 pmol každého primeru (2550 F, 2718 R), jako templát bylo použito 30 – 50 ng DNA.

Nastavení reakčních podmínek vycházelo z již popsaných programů (Griffiths et al. 1998; Fridolfsson & Ellegren, 1999). Teplotní profil výsledného programu: iniciální denaturace 94°C/1min 30s následovaná 32 cykly: annealing 55°C/45s, extense 72°C/45s, denaturace 94°C/30s a pokračující finálním annealingem 72°C/5min.

PCR produkty byly separovány na 3% agarózovém gelu 7-10V/cm, velikost PCR produktů byla odvozena na základě porovnání s 100 bp markerem (GibcoBRL, 0,5 $\mu$ g na jamku).

### 3.3.2. Statistické zpracování dat

Pro lepší popis variability v datech jsou vedle průměrné hodnoty ( $\bar{x}$ ) s přesností na dvě desetinná místa vždy uváděny střední chyby průměru (SE) s přesností na tři desetinná místa. Při zobrazování statistický výsledků jsou uvedeny počty stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky (F) s přesností na dvě desetinná místa a hodnota dosažené statistické významnosti (P) s přesností na dvě desetinná místa. Normalita dat pro jednotlivé proměnné byla ověřována pomocí Shapiro-Wilk testu normality.

Všechny statistické analýzy a grafy byly zpracovány v programu R. 3. 2. 2. (web free version, R Development Core Team 2008).

Pro určení tělesné kondice hnízdících samic byly použity kondiční indexy, tj. reziduály z regrese třetí odmocniny tělesné hmotnosti s přesností na dvě desetinná místa a lineárního rozměru, v našem případě délka pravého tarsu včetně obou kloubů (Tella & kol., 1997).

- **Závislost průměrného objemu vajec ve snůšce na váze a kondici samice ( $N = xx$ ):**

- závislá proměnná: průměrný objem vajec – logaritmicky transformován (nenormální rozdělní dat)
- prediktory: váha samice, kondice samice
- program R, modul LM, (lineární model)



- **Závislost variability objemu vajec vyjádřené variačním koeficientem (sm. odchylka dělená průměrem) na váze a kondici samice ( $N = xx$ ):**

- závislá proměnná: variační koeficient objemu vejce (nenormální rozdělní dat)

- prediktory: váha samice, kondice samice

- program R, modul LM, (lineární model)

- **Závislost objemu největšího vejce ve snůšce na váze a kondici samice ( $N = xx$ ):**

- závislá proměnná: objem největšího vejce ve snůšce – logaritmicky transformován (nenormální rozdělní dat)

- prediktory: váha samice, kondice samice

- program R, modul LM, (lineární model)

- Snažila jsem se zjistit vliv mezi tělesnou kondicí samice a velikostí největšího vejce ve snůšce jako možnou cennou investici do nejlepšího kuřete.

- **Závislost pohlaví embrya na váze a kondici samice, ( $N = xx$ ):**

- A) - závislá proměnná: pohlaví embrya – (samec = 0, samice = 1, proměnná s binomiálním rozdělením

- prediktory: váha samice, kondice samice

- program R, modul GLM, (zobecněné lineární modely) s binomiální distribucí a Logit link funkcí

- B) - závislá proměnná: pohlaví embrya – (samec = 0, samice = 1, proměnná s binomiálním rozdělením

- prediktory: váha samice, kondice samice a váha kuřete, interakce váhy samice a váhy kuřete

- náhodný efekt – lokalita

- program R, modul LMER, (lineární modely se smíšenými efekty)

- **Závislost váhy kuřete při líhutí na váze a kondici samice ( $N = xx$ ):**

- závislá proměnná: váha kuřete, (nenormální rozdělní dat)

- prediktory: váha samice, kondice samice

- program R, modul GLM, (zobecněné lineární modely)

- **Závislost velikosti/konstituce (velikosti tarsu) kuřete při líhutí na váze a kondici samice ( $N = xx$ ):**

- závislá proměnná: délka tarsu kuřete (nenormální rozdělní dat)

- prediktory: váha samice, kondice samice

- program R, modul GLM, (zobecněné lineární modely)

## 4. Výsledky

V roce 2014 bylo ve sledovaném území a jeho okolí nalezeno a zmapováno celkem 134 čejčích snůšek na 21 lokalitách různého biotopu. Z toho u 18 hnízd se podařilo změřit veličiny samic a následně i veličiny vajec za účelem zjištění tělesné kondice samice a vlivu tělesné kondice samice na maternální účinky (tab. č. 1). Mezi maternální

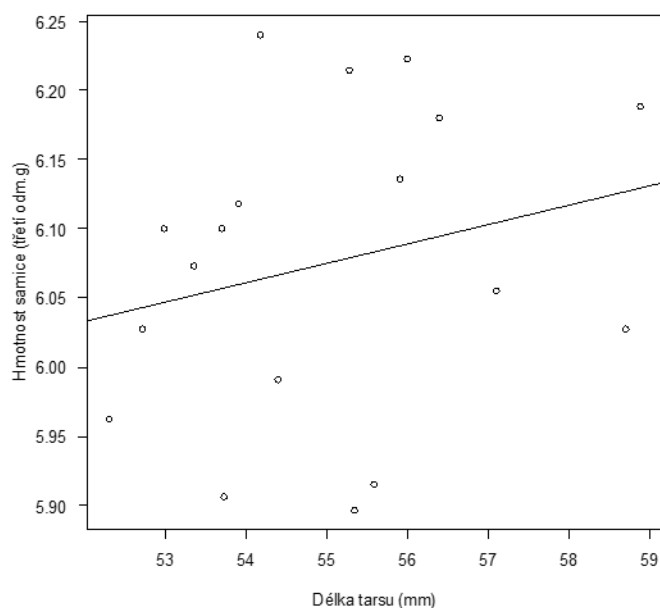
účinky, na které jsem se v mé diplomové práci zaměřila, patří: variabilita/velikost vajec, pohlaví líhnoucích se mlád'at a velikost líhnoucích se mlád'at.

**Tab. č. 1:** Seznam ID hnízd samic a lokalit, na kterých jsme odchytili samice.

| č. | lokalita         | ID nest | datum odchytu |
|----|------------------|---------|---------------|
| 1  | Jaronice S       | 2       | 12. 4. 2014   |
| 2  | Dívčice SZ       | 47      | 13. 4. 2014   |
| 3  | SHR Pastviny     | 9       | 13. 4. 2014   |
| 4  | Češňovice JZ     | 6       | 13. 4. 2014   |
| 5  | Knížecí rybník Z | 63      | 13. 4. 2014   |
| 6  | Dívčice SZ       | 51      | 20. 4. 2014   |
| 7  | Češňovice JZ     | 17      | 20. 4. 2014   |
| 8  | Olší V           | 48      | 26. 4. 2014   |
| 9  | Zbudov ŽST SV    | 27      | 26. 4. 2014   |
| 10 | SHR Pastviny     | 19      | 26. 4. 2014   |
| 11 | SHR Pastviny     | 20      | 26. 4. 2014   |
| 12 | Knížecí rybník Z | 40      | 27. 4. 2014   |
| 13 | Nové dvory       | 76      | 3. 5. 2014    |
| 14 | Čejkovice S      | 72      | 4. 5. 2014    |
| 15 | Nové dvory       | 77      | 4. 5. 2014    |
| 16 | Olší V           | 113     | 10. 5. 2014   |
| 17 | Zavadilka        | 100     | 10. 5. 2014   |
| 18 | Čejkovice S      | 71      | 11. 5. 2014   |

#### 4.1. V jaké míře působí variabilita váhy samice na tělesnou kondici samice.

Výsledky ukázaly velkou variabilitu kondice v závislosti na velikosti samice (vypočtenou z reziduálů – hmotnost samice a délka tarsu samice). Některé samice jsou ve velmi dobré kondici (ty vysoko nad čarou), (obr. č. 2).



**Obr. č. 2:** Vztah hmotnosti samice a délky tarsu samice = tělesná kondice samice.

Hodnoty u samic v dobré kondici se pohybují v rozmezí 6,05 g – 6,25 g a délka tarsu 54 mm – 59 mm. Jiné naopak v mnohem horší kondici (dole pod čárou). U těchto samic se pohybují hodnoty od 5,90 g – 6,00 g a délka tarsu se pohybuje od 53 mm – 59 mm. To může poukazovat na mnoho dalších faktorů působících na míru tělesné kondice samice.

#### 4.2. Závislost průměrného objemu vajec ve snůšce na váze a kondici samice

Z mých dostupných dat jsem žádnou závislost váhy a tělesné kondice samice na průměrný objem vajec ve snůšce neshledala.

**Tab. č. 2:** Efekt tělesné kondice samice na velikost vejce.

| <b>faktor</b>   | <b>Df</b> | <b>Sum Sq</b> | <b>Mean Sq</b> | <b>F value</b> | <b>Pr</b> |
|-----------------|-----------|---------------|----------------|----------------|-----------|
| hmotnost samice | 1         | 0.34          | 0.34           | 0.18           | 0.67      |
| kondice samice  | 1         | 0.39          | 0.39           | 0.21           | 0.65      |

F – stupeň volnosti; Sum Sq – suma efektu; Mean Sq – průměrná velikost sumy efektu; F value - hodnota testového kritéria; Pr – dosažená hladina významnosti

V tab. č. 2 jsou vidět hodnoty testového kritéria. U hmotnosti samice je hodnota 0,18 a u kondice samice je hodnota 0,21. Výsledky neukázaly vliv tělesné kondice samice s průměrnou variabilitou vajec.

#### 4.3. Závislost variability objemu vajec vyjádřené variačním koeficientem (sm. odchylka dělená průměrem) na váze a kondici samice

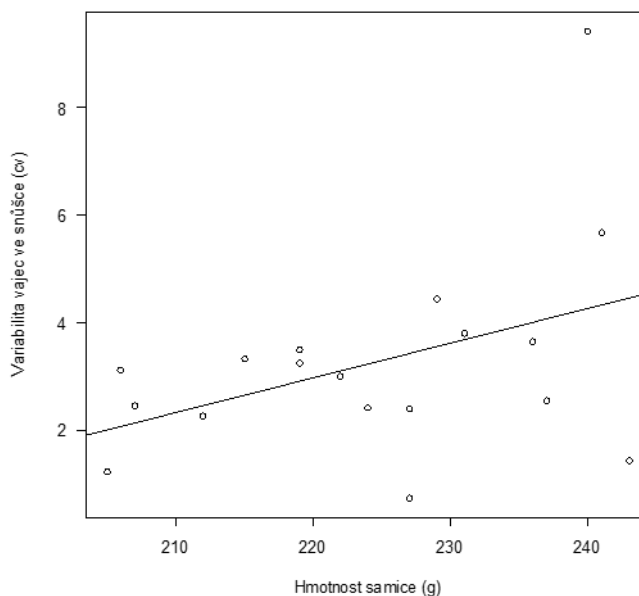
Opět žádný efekt nebyl průkazný ze sesbíraných dat. Graf ukazuje pravděpodobnost mírného růstu variability ve velikosti vajec s rostoucí hmotností samice (obr. č. 3).

**Tab. č. 3:** Efekt kondice samice na variabilitu vajec vyjádřenou variačním koeficientem.

| <b>faktor</b>   | <b>Df</b> | <b>Sum Sq</b> | <b>Mean Sq</b> | <b>F value</b> | <b>Pr</b> |
|-----------------|-----------|---------------|----------------|----------------|-----------|
| hmotnost samice | 1         | 10.67         | 10.67          | 3.04           | 0.10      |
| kondice samice  | 1         | 0.19          | 0.19           | 0.05           | 0.81      |

Z tab. č. 3 vidíme mírně stoupající hodnotu u hmotnosti samice, která ukazuje hodnotu 3,04 a u kondice samice není

zřejmý žádný vliv na variabilitu vajec, hodnota testového kritéria je 0,05.



**Obr. č. 3:** Marginální trend (pravděpodobnost) váhy samice.

Ukazuje pravděpodobnost mírného růstu variability vajec ve snůšce s rostoucí hmotností samice. To podporuje již dříve zkoumané trendy, že tělesná kondice samice ovlivňuje variabilitu vajec. Hodnoty hmotnosti samice od 210 g do 230 g ukazují variabilitu vajec do 4. hodnoty testového kritéria a hodnoty hmotnosti samice od 230 g do 240 g a výše ukazují variabilitu vajec nad 4. hodnotu testového kritéria. V některých případech samice vážící okolo 240 g dosahují 8. hodnoty testového kritéria.

#### 4.4. Závislost objemu největšího vejce ve snůšce na váze a kondici samice

Ani tady není žádný průkazný efekt největšího vejce ve snůšce v závislosti na váze a kondici samice.

Hmotnost samice, ani tělesná kondice samice neovlivňují vložení co největší energie do největšího vejce ve snůšce.

**Tab. č. 4:** Efekt kondice samice na velikost největšího vejce ve snůšce.

| faktor          | Df | Sum Sq | Mean Sq | F value | Pr   |
|-----------------|----|--------|---------|---------|------|
| hmotnost samice | 1  | 1.06   | 1.06    | 0.58    | 0.45 |
| kondice samice  | 1  | 0.28   | 0.28    | 0.15    | 0.69 |

Hodnoty testového kritéria v tab. č. 4 ukazují u hmotnosti samice 0,58 a u kondice samice ukazují hodnotu 0,15.

#### 4.5. Závislost pohlaví embrya na váze a kondici samice

A) prediktory: váha samice, kondice samice

Nebyl shledán žádný vliv tělesné kondice a váhy samice na pohlaví embrya.

**Tab. č. 5:** Výsledky efektu ovlivnění pohlaví embrya tělesnou kondicí samice a váhou samice.

| faktor          | Df | odchylka | Pr   |
|-----------------|----|----------|------|
| intercept       |    | 53.51    |      |
| kondice samice  | 1  | 54.80    | 0.25 |
| hmotnost samice | 1  | 55.42    | 0.16 |

Výsledky v tab. č. 5 ukazují hodnoty odchylky bez jakéhokoli faktoru 53,51, hodnoty odchylky zohledňující

kondici samice ukazují 54,80 a hodnoty odchylky zohledňující hmotnost samice ukazují 55,42.

B) prediktory: váha samice, kondice samice a váha kuřete, interakce váhy samice a váhy kuřete.

Výsledky ukázaly, že není žádná indikace, že by pohlaví kuřete bylo ovlivněno hmotností samice nebo souviselo s váhou čerstvého kuřete a jejich interakcí. V mé diplomové práci tedy vztah mezi tělesnou kondicí samice a pohlavím mláděte, neukazuje.

**Tab. č. 6:** Výsledky efektu ovlivnění pohlaví mláděte kondicí samice a váhou samice při zohlednění hmotnosti kuřete.

| <b>faktor</b>   | <b>Df</b> | <b>AIC</b> | <b>Pr</b> |
|-----------------|-----------|------------|-----------|
| inetrcept       |           | 66.54      |           |
| hmotnost samice | 1         | 66.02      | 0.22      |
| hmotnost kuřete | 1         | 65.93      | 0.23      |
| hm.s./hm.k.     | 1         | 65.88      | 0.24      |

hm.s. - hmotnost samice; hm.k. - hmotnost kuřete; AIC - výběr založen na kritériu úspornosti (parsimony), konkrétní AIC statistice.

Výsledky v tab. č. 6 ukazují dle kritéria úspornosti hodnoty: bez faktoru – 66,54, se zohledněním hmotnosti samice – 66,02, se zohledněním hmotnosti kuřete – 65,93 a se zohledněním interakce mezi hmotností kuřete a samice – 65,88.





## 4.7. Závislost konstituce (velikosti tarsu) kuřete při líhnutí na váze a kondici samice

Výsledky poukazují opět na mírný vliv průměrné váhy samice s pozitivní váhou líhnoucích se mládřat.

**Tab. č. 7:** Efekt vlivu kondice matky na líhnoucí se mládřata přidaný o velikost tarsu mláděte.

| <b>faktor</b>   | <b>Df</b> | <b>odchylka</b> | <b>Pr</b> |
|-----------------|-----------|-----------------|-----------|
| intercept       |           | 53.51           |           |
| kondice samice  | 1         | 54.80           | 0.25      |
| hmotnost samice | 1         | 55.42           | 0.16      |

Z výsledků v tab. č. 7 vidíme hodnoty odchylky bez faktoru 53,51, se zohledněním kondice samice 54,80 a se zohledněním hmotnosti samice 55,42.

## 5. Diskuse

Má diplomová práce je dílčím příspěvkem ke studii čejek a vlivu maternálních efektů.

Hlavním zjištěním v mé diplomové práci je skutečnost trendu, že kondice a hmotnost samice pozitivně koreluje s variabilitou/velikostí vajec, pohlaví a velikostí líhnoucích se kuřat jak říkají Galbraith, 1988; Byrkjedal et al., 2003. Uvádějí, že kondice samice má pozitivní vliv na váhu kuřat a že maternální efekty významně ovlivňují a přispívají k fitness mládřat. Bezprostřední mechanismus ovlivňující tělesnou kondici u mládřat vyžaduje další zkoumání. Byrkjedal et al.,

(2003) poukázali na dvě možná vysvětlení pro snížení tělesné hmotnosti mládřat. Jedním z nich je, že energetické náklady na embryonální vývoj se zvyšuje, pokud teplota vejce je nízká a vyčerpávají se tak zdroje energie ve vajíčku. Tato energie by byla jinak k dispozici pro mládě po vylíhnutí. Dalším možným vysvětlením pro snížení tělesné hmotnosti mládřat, je vyšší rychlost ztráty vody z vajec během inkubace (Monaghan & Nager, 1997). Rozsáhlá ztráta vody ve vejcích je škodlivé pro embrya (AR & Sidis, 2002), a pravděpodobně zvyšuje riziko selhání vylíhnutí (Reid et al., 2000). Zda dehydratace má vliv na kondici mládřat po vylíhnutí vyžaduje další studium.

Alonso-Alvarez & Velando (2003) popsali ve své studii silný vztah mezi samičí tělesnou kondicí a pohlavním poměrem líhnoucích se mládřat. Naopak úspěšnost líhnoucích se mládřat ve vztahu k úmrtnosti nekoreluje se samičí tělesnou kondicí. V mé práci jsem tento efekt potvrdit nemohla. Výsledky neukázaly žádnou korelaci mezi tělesnou kondicí samice a vlivu na poměr pohlaví líhnoucích se mládřat.

Větší pohlaví také obvykle podléhá vyšší mortalitě (Hasselquist & Kempenaers, 2002), což podporuje výsledky mé práce. Výsledky ukázaly, že průměrně vážící samice, líhnou mládřata průměrných velikostí, což je optimální vůči odolání predátorům, optimálním nárokům na potravu a jiným vedlejším činitelům.

V mé diplomové práci jsem ověřovala efekt kondice samice na velikost největšího vejce ve snůšce jako možnou cennou investici do nejlepšího kuřete ve snůšce, stejně jako to již bylo popsáno ve studii (Trivers & Willard, 1973; Charnov, 1982). V případě, že se náklady na produkci jednotlivých pohlaví liší (př. u pohlavně dimorfních druhů), teorie pohlavního určení předpokládá, že rodiče by měli více

investovat do toho pohlaví, které jim za daných podmínek (sociálních, environmentálních) přinese vyšší „fitness return“ zpětný zisk. V mé práci jsem ale žádný takový vliv neshledala.

Teorie životních historií předpovídá, že rodiče optimálně alokují zdroje mezi po sobě jdoucí etapy v rámci jedné reprodukční série s cílem maximalizovat svou kondici. Dostupnost zdrojů obecně je považován za hlavní environmentální faktor ovlivňující úroveň investic do reprodukce a následné ovlivnění potenciální budoucí rozmnožování potomků (Lessells, 1991).

Vzhledem k tomu, že získaných dat je málo, nelze vyvodit solidní závěry a však i z výsledků mé diplomové práce lze sledovat trendy již popsané mnoha vědci získané za několik let studií. Vzhledem k výsledkům, které vyšly v mé diplomové práci je zapotřebí se v dalších letech zaměřit na sběr dalších atributů, jako jsou například melaninová kresba. Ta by mohla vypovídat o zdravotní kondici samic. Dále to také může vypovídat o dalších environmentálních faktorech ovlivňující líhnoucí se mláďata jako je potravní nabídka, vliv predátorů, pozice samice na lokalitě, pozice samice v kolonii, kvalita partnera pečující o mláďata a jiné.

## 6. Závěr

V mé diplomové práci jsem se zaměřila na zhodnocení vlivu samičí tělesné kondice na velikost vajec a dále na pohlaví a velikost líhnoucích se mláďat ve snůšce Čejky chocholaté.

Při zhodnocení samičí tělesné kondice jsem nezjistila výrazný vztah mezi hmotností samice a délkou tarsu. Ze získaných reziduálů byla vypočtena velká variabilita samičí kondice v závislosti na vztahu hmotnosti samice a délky tarsu. Z toho vyplývá, že i konstitučně slabší samice mohou být v dobré kondici a naopak samice velkého vzrůstu mohou mít špatnou tělesnou kondici.

Má práce mírně podporuje hypotézu vlivu maternálního efektu přenášeného na vejce. Vypovídají o tom výsledky ukazující mírný vliv ve vztahu hmotnosti samice a hmotnosti líhnoucího mláďete. V mých výsledcích byl sledován mírný růst variability vajec ve snůšce s rostoucí hmotností samice ve vztahu samičí tělesné kondice na velikost vajec ve snůšce, což popisují i jiné předešlé studie. Stejně tak dochází k mírné korelaci hmotnosti samice na velikost líhnoucích se kuřat. Dochází k pozitivnímu efektu průměrné hmotnosti samice ve vztahu k hmotnosti líhnoucích se mláďat. Pokud samice váží příliš málo nebo naopak příliš mnoho, nekoreluje to s optimální váhou líhnoucích se mláďat pro přežití v následných rozhodujících dnech.

Oproti tomu jsem v mé diplomové práci neshledala žádnou indikaci vztahu mezi tělesnou kondicí samice a pohlaví líhnoucích se mláďat jak popisují předešlé výzkumy, které tuto hypotézu naopak podporují.

## 7. Seznam literatury a použitých zdrojů

ALONSO-ALVAREZ, C. & VELANDO, A., 2003: Female body condition and brood sex ratio in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. *Ibis* (2003), 145, 220–226.

ANDERSON, V. R., ALISAUSKAS, R. T., 2002: Composition and growth of King eider ducklings in relation to egg size. *The Auk* 119(1):62–70, 2002 Canada.

APPLEBY, B. M., PETTY, S. J., BLAKEY, J. K., RAINEY, P., MACDONALD, D. W., 1997: Does variation of sex ratio enhance reproductive success of offspring in tawny owls (*Strix aluco*)? *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1111–1116.

AR, A., & SIDIS, Y., 2002: Nest microclimate during incubation. *Avian Incubation: Behaviour, Environment, and Evolution*. ed. D.C.Deeming, 143–160. Oxford.

AVILES, L., MCCORMACK, J., CUTTER, A., BUKOWSKI, T., 2000: Precise, highly female-biased sex ratios in a social spider. *Proc Roy Soc Lond B* 267: 1445–1449.

BADYAEY, A. V., 2002: Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. (online) [http://tree.trends.com/0169-5347/02/\\$](http://tree.trends.com/0169-5347/02/$).

BURLEY, N., 1986: Sex ratio manipulation in colour-banded populations of zebra finches. *Evolution* 40, 1191–1206.

BRADBURY, R. R., BLAKEY, J. K., 1998: Diet, maternal condition, and offspring sex ratio the Zebra Finch *Poephila guttata*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:895–899.

BERG, H. C., 1993: *Random walks in biology*. Online: <https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=DjdgXGLoJY>

8C&oi=fnd&pg=PR9&dq=Berg,+1993&ots=\_y2Afb82AN&sig=fU2fg\_Vhi7ZUcKG09YMwEkuORv4&redir\_esc=y#v=onepage&q=Berg%2C%201993&f=false.

BERG, O. K., HENDRY, A. P., SVENDSEN, B., BECH, C., ARNEKLEYI, J. V., LOHRMANN, A., 2001: Maternal provisioning of offspring and the use of those resources during ontogeny: variation within and between Atlantic Salmon families. *Functional Ecology* 15, 13–23.

BEUKEBOOM, L., WERREN, J., 1992: Population genetics of a parasitic chromosome: experimental analysis of PSR in subdivided populations. *Evolution* 46: 1257–1268.

BLOMQVIST, D., JOHANSSON, O. C., GÖTMARK, F., 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. Online: <http://link.springer.com/article/10.1007/s004420050128>.

BYRKJEDAL, I., GRÖNSTÖL, G., LISLEVAND, T., PEDERSEN, K. M., SANDVIK, H., STALHEIM, S., 1997: Mating systems and territory in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 1977, Volume 139, Issue 1, 129–137.

BYRKJEDAL, I., LISLEVAND, T., LARSEN, V. A., 2003: Is clutch size limited by incubation ability in northern lapwings? *Journal of animal ecology*, Volume 72, Issue 5, 784–792.

BOGDANOVA, M. I., NAGER, R. G., MONAGHAN, P., 2006: Does parental age affect offspring performance through differences in egg quality? *Functional Ecology* 20:132–141.

BLEM, C. R., 1990: Avian energy storage. *Current Ornithology* Vol. 7 (ed. D.M.Power), pp. 59–113. Plenum Press, New York.

BLOUNT, J., BOREVITZA, J. O., XIAA, Y., RICHARD, A., LAMBA, D. & Ch., 2000: Activation Tagging Identifies

a Conserved MYB Regulator of Phenylpropanoid Biosynthesis. *The Plant Cell* December 2000 vol. 12 no. 12 2383-2393.

BONIER, F., MARTIN, P., WINGFIELD, J., 2007: Maternal corticosteroids influence primary offspring sex ratio in a free-ranging passerine bird. *Behav Ecol* 18:1045–1050.

CICHON', M., SENDECKA, J., GUSTAFFSON, L., 2005: Male-biased sex ratio among unhatched eggs in great tit *Parus major*, blue tit *P. caeruleus* and collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *J Avian Biol* 36:386–390.

CLOTFELTER, E. D., 1996: Mechanisms of facultative sex-ratio variation in zebra finches (*Taenopygia guttata*). *Auk* 113, 441-449.

COLLIAS, N. E., COLLIAS, E. C., 1996: Social organization of a red junglefowl, *Gallus gallus*, population related to evolutionary theory. *Anim. Behav.* 51, 1337–1354.

CORDERO, P. J., GRIFFITHS, S. C., APARICIO, J. M., PARKIN, D. T., 2000: Sexual dimorphism in house sparrow eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 353–357.

CORDERO, P. J., VEIGA, J. P., MORENO, J., MÍNGUEZ, E., 2001: Territory size and polygyny in the spotless starling: resource-holding potential or social inertia? *Canadian Journal of Zoology*, 2001, 79(11).

CRAMP, W. A., Georgea, A. M., Luneca, J., 1983: Effect of Membrane Fatty Acid Changes on the Radiation Sensitivity of Human Lymphoid Cells. *International Journal of Radiation Biology and Related* 363-378.

CRAMP S., 1990: *The birds of Western Palearctic*. Vol 3, Oxford University Press, Oxford.



CRAMP S. & SIMMONS K. E. L., 1983: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.

CRAWLEY, J. N., 2000: What's wrong with my mouse? Behavioral phenotyping of transgenic and knockout mice. Wiley-Liss: New York.

CUNNINGHAM, E. J. A., RUSSELL, A. F., 2000: Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404, 74–77.

CUNNINGHAM, E. J. A., RUSSELL, A. F., 2001: Maternal investment: Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature* 412, 498 (2 August 2001).

ELLEGREN, H., SHELDON, B. C., 1997: New tools for sex identification and the study of sex allocation in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 12:255-259.

ELLEGREN, H., 2000: Sex ratio and fledging success of supplementary-fed Tengmalm's owl broods. *Molecular ecology* 9, 187-192.

Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T., Steen, H., 1998: On the cost of reproduction in long-lived birds: The influence of environmental variability. *The ecological society of America*. Volume 79, Issue 5, July 1998, 1781–1788.

FISHER, R. A., 1930: The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford, UK.

FRIDOLFSSON, A. K., ELLEGREN, H., 1999: Department of animal breeding and genetics, *Journal of Avian Biology* 30:116-121.

GALBRAITH, H., 1987: Marking and visiting Lapwing *Vanellus vanellus* nests does not affect clutch survival. *Bird Study*, 34, 137–138.

GODFRAY, H., WERREN, J., 1996: Recent developments in sex ratio studies. *Trends Ecol Evol* 11: 59–63.

GRIFFITHS, R., 1992: Sex-biased mortality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus* during the nestling stage. *Ibis* 134, 237-244.

GRIFFITHS, R. & TIWARI, B., 1995: Sex of the last wild Spix's macaw. *Nature, Lond.* 375, 454.

GRIFFITHS, R., DOUBLE, M. C., ORR, K., DAWSON, R. J. G., 1998: A DNA test to sex most birds. *Molecular ecology* 7(8), 1071-1075.

GRINDSTAFF, J. L., BRODIE, E. D., KETTERSON, E. D., 2003: Immune function across generations: integrating mechanism and evolutionary process in maternal antibody transmission. *Proc. R. Soc. Lond. B* (2003).

HAFSMO, J. E., BYRKJEDAL, I., GRÖNSTÖL, G., LISLEVAND, T., 2001: Simultaneous tetragyny in Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. ISSN: 0006-3657 (Print) 1944-6705. Online: <http://www.tandfonline.com/loi/tbis20>.

HAMILTON, W., 1967: Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477–488.

HASSELQUIST, D., KEMPENAERS, B., 2002: Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. *The Royal Society Lond. B* (2002) 357, 363–372.

HEGYI, Z. & SASVÁRI, L., 1998b: Parental condition and breeding effort in waders. *Journal of Animal Ecology*, 67, 41–53.

HERRE, E., 1987: Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature* 329: 627–629.

HERRE, E., MACHADO, C., WEST, S., 2001: Selective regime and fig wasp sex ratios: towards sorting rigor from

pseudo-rigor in tests of adaptation. In: Orzack S, Sober E (eds). *Adaptationism and Optimality*, Cambridge University Press: Cambridge, pp 191–218.

HIPFNER, J. M., GASTON, A. J., 1999: The relationship between egg size and posthatching development in the Thick-billed Murre. *Ecology* 80, 1289–1297.

HIPFNER, J. M., GASTON, A. J., HERZBERG, G. R., BROSNAN, J. T., STOREY, A. E., 2003: Egg composition in relation to female age and relaying: constraints on egg production in thick-billed murre (Uria lomvia). *Auk* 120, 645–657.

HOYT, D. F., 1979: Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96, 73-77.

HÖRNFELDT, B., HIPKISS, T., FRIDOLFSSON A. K., EKLUND, U., CHARNOV, E., 1982: *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press: Princeton.

HOŘÁK, D., ALBRECHT, T., 2007: Using net sacks to examine the relationship between egg size and young size in Common Pochards. *Journal of Field Ornithology*, 2007 - Wiley Issue 3, 334–339.

HUDEC K. & ŠŤASTNÝ K., 2005: *Fauna ČR. Ptáci 2/I*. Academia, Praha.

CHARNOV, E., 1993: *Life History Invariants*. Oxford University Press: Oxford.

CHRISTIANS, J. K., 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77, 1–26.

JONES, K. S., NAKAGAWA, S., SHELDON, B. C., 2009: Environmental sensitivity in relation to size and sex in birds: meta-regression analysis. *Am Nat* 174:122–133.

- KETTERSON, E. D., NOLAN, V., WOLF, L., ZIEGENFUS, C., DUFTY, A. M., BALL, G. F., JOHNSEN, T. S., 1991: Testosterone and avian life histories: the effect of experimentally elevated testosterone on corticosterone and body mass in dark-eyed juncos. *Horm Behav* 25:489–503
- KLABNÍK L., 1984: Příspěvek k populační dynamice a hnízdní bionomii čejky chocholaté (*Vanellus vanellus* L.) ve Šluknovském výběžku. *Zpráva MOS* 42: 107 – 120.
- KOMDEUR, J. 1996: Facultative sex-ratio biases in the offspring of the Seycheles warblers. *Proc Roy Soc Lond B* 263: 661–666.
- KOMDUER, J., DAAN, S., TINBERGEN, J., MATEMAN, C., 1997: Extreme modification of sex ratio of the Seycheles Warbler's eggs. *Nature* 385: 522–525.
- KOMDEUR, J., PEN, I., 2002: Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. *Philos Trans R Soc Lond B* 357:373–380.
- KUBELKA V., 2014: Přežívání kuřat čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v zemědělské krajině – Diplomová práce. Nerepublikováno, Univerzita Karlova v Praze.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2012a: Monitoring čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v České republice v roce 2008: výsledky a efektivita práce dobrovolníků. *Sylvia* 48: 1 – 23.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2012b: Mapování hnízdišť čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2012. *Vanellus* 7: 57 – 65.
- KUBELKA, V. & PYKAL, J., 2012: Hnízdění vzácných bahňáků na Českobudějovicku v první dekádě 21. století s významným rokem 2007. *Sborn. Jihočes. Muz. v Čes. Budějovicích, Přír. vědy*, 52 (Suppl), 7–21.

KUBELKA, V. & ŠÁLEK, M., 2014: Čejka chocholátá. Ptáci jižních Čech (eds B. Kloubec & J. Hora), Karmášek, České Budějovice

KUBELKA V. & ŠÁLEK M., 2013: Vliv extrémního počasí na průběh hnízdění čejky chocholáté (*Vanellus vanellus*) v roce 2013. *Sylvia* 49: 145 – 156.

LESSELLS, C. M., 1991: The evolution of life histories. In J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: An evolutionary approach* (pp. 32-65). Oxford: Blackwell.

LEIGH, J., HERRE, E., FISCHER, E., 1985: Sex allocation in animals. *Experientia* 41: 1265–1276.

LEŽALOVÁ, R., TKADLEC, E., OBORNÍK, M., ŠIMEK, J. & H., 2005: Should males come first? The relationship between offspring hatching order and sex in the blackheaded gull *Larus ridibundus*, *J. Avian Biol.* 36: 478/483.

LIFJELD, J. T., DUNN, P. O., WESTNEAT, D. F., 1994: Sexual selection by sperm competition in birds: male–male competition or female choice? *J. Avian Biol.* 25, 244-250.

LISLEVAND, T., BYRKJEDAL, I., BORGE, T., SEATRE, G. P., 2005: Egg size in relation to sex of embryo, brood sex ratios and laying sequence in northern lapwings (*Vanellus vanellus*). *Journal of Zoology*, Volume 267, Issue 01, 81-87.

LOVE, O. P., WILLIAMS, T. D., 2008: The adaptive value of stress-induced phenotypes: effects of maternally derived corticosterone on sexbiased investment, cost of reproduction and maternal fitness. *Am Nat* 172: E135–E149.

LOVE, O. P., CHIN, E. H., WYNNE-EDWARDS, K. E., WILLIAMS, T.D., 2005: Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *Am Nat* 166:751–766.

MADSON, T., SHINE, R., 1992: Sexual competition among brothers may influence offspring sex ratios in snakes. *Evolution* 46: 1549–1552.

MAGRATH, M. J. L., BROUWER, L., KOMDEUR, J., 2003: Egg size and laying order in relation to offspring sex in the extreme sexually size dimorphic brown songlark, *Cinchorhamphus cruralis*. *Behav Ecol Sociobiol* (2003) 54:240–248.

MAINWARING, M. C., HARTLEY, I. R., 2009: Experimental evidence for state-dependent nest weight in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Behavioural Processes* 81 (2009), 144–146.

MARCHETTI, K., PRICE, T., 1989: Differences in foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biology Reviews* 64, 51–70.

MEAD, M., Benbasat I., Goldstein D.K., 1987: The case research strategy in studies of information systems. *MIS quarterly*, 1987 – JSTOR.

METCALFE, N. B., MONAGHAN, P., 2001: Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Evol Ecol* 16:254–260

MONAGHAN, P., NAGER, R. G., 1997: Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12, 270–274.

MOUSSEAU, T. A., FOX, C. W., 1998: The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 403–407.

MÜLLER, W., EISING, C. M., DIJKSTRA, C., GROOTHUIS, T. G. G., 2002: Sex differences in yolk hormones depend on maternal social status in Leghorn chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 2249–2255.

NAGER, R. G., MONAGHAN, P., GRIFFITHS, R., HOUSTON, D. C., DAWSON, R., 1999: Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:570–573.

NANGSUAY, A., RUANGPANIT, Y., MEIJERHOF, R., ATTAMANKGUNE, S., 2011: Yolk absorption and embryo development of small and large eggs originating from young and old breeder hens. Online: <http://ps.oxfordjournals.org/content/90/11/2648.full>.

PARKER, T. H., 2002: Maternal Condition, Reproductive Investment, and Offspring Sex Ratio in Captive Red Junglefowl (*Gallus gallus*). *The Auk*: July 2002, Vol. 119, No. 3, pp. 840-845.

PARISH, D. M. B., COULSON, J. C., 1998: Parental investment, reproductive success and polygyny in the lapwing, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour*, Volume 56, Issue 5, Pages 1161–1167.

PARSONS, J., 1970: Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228, 1221–1222.

PIKE, T. W., PETRIE, M., 2006: Experimental evidence that corticosterone affects offspring sex ratios in quail. *The Royal Society of London B* 2006.DOI: 10.1098/rspb.2005.3422.

R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, Online: <http://www.R-project.org>.

REID, W. V., DEE BOERSMA, P., 1990: Parental quality and selection on egg size in the magellanic penguin. *Evolution* 44, 1780–1786.

- REID, J. M., MONAGHAN, P., RUXTON, G. D., 2000: The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Functional Ecology*, 14, 560–565.
- ROBB, L. A., MARTIN, K., HANNON, S., J., 1992: Spring body condition, fecundity and survival in female Willow Ptarmigan. *Journal of Animal Ecology* 61:215–223.
- ROSKAFT, E., SLAGSVOLD, T., 2008: Differential mortality of male and female offspring in experimentally manipulated broods of the rook. *The Journal of Animal Ecology*, 54:261-266.
- ROWLAND, E., LOVE, O. P., VERSPOOR, J. J., SHELDON, L., WILLIAMS, T. D., 2007: Manipulating rearing conditions reveals developmental sensitivity in the smaller sex of a passerine bird, the European starling *Sturnus vulgaris*. *J Avian Biol* 38:612– 618.
- ROYLE, N. J., SURAI, P. F., HARTLEY, I. R., 2001: Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs: complementary but opposing effects? *Behavioural Ecology* 12, 381–385.
- RUBOLINI, D., ROMANO, M., NAVARA, K., KARADAS, F., AMROSINI, R., CAPRIOLI, M., SAINO, N., 2011: Maternal effects mediated by egg quality in the Yellow-legged Gull *Larus michahellis* in relation to laying order and embryo sex. Rubolini et al. *Frontiers in Zoology* 2011, 8:24. (Online) <http://www.frontiersinzoology.com/content/8/1/24>
- RUTKOWSKA, J., CICHON', M., 2002: Maternal investment during egg laying and offspring sex: an experimental study of zebra finches. - *Anim. Behav.* 63: 817-822.



SAPOLSKY, R. M., ROMERO, L. M., MUNCK A. U., 2000: How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions. *Endocrine Reviews*, *Endocrine Reviews* 21(1): 55–89.

SAETHER, B. E., 1990: Age-specific variation in reproductive performance in birds. *Current Ornithology*, Plenum Press, New York, 251–283.

SAINO, N., FERRARI, R., ROMANO, M., MARTINELLI, R., MÜLLER, A. P., 2003a: Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 2485–2489.

SCOTT, A. R., MADDOX, T., FISK, A. T., MARK, S., COOPER, W., COOPER, R. 2009: A precise water displacement method for estimating egg volume, *J. Field Ornithol.* 80(2):193–197.

SHARPE, F., BOLTON, M., SHELDON, R. & RATCLIFFE, N., 2009: Effects of color banding, radio tagging, and repeated handling on the condition and survival of Lapwing chicks and consequences for estimates of breeding productivity. *Journal of Field Ornithology*, 80, 101–110.

SCHWABL, H., 1993: Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA/ Vol. 90, pp. 11446-11450 December 1993. Neurobiology.*

SCHWABL, H., 1996: Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology* 114A, 271–276.

SCHWANZ, L. E., BRAGG, J. C., CHARNOW, E. L., 2006: Maternal condition and facultative sex ratios in populations with overlapping generations. *Am Nat* 168:521–530.

SMITH, H. G., OTTOSSON, U., OHLSSON, T., 1993: Interclutch variation in egg mass among starlings *Sturnus vulgaris* reflects female condition. *Ornis Scandinavica* 24:311–316.

SVENSSON, E., NILSSON, J., 1996: Mate quality affects offspring sex ratio in blue tits. *Proc R Soc Lond B* 263:357–361.

ŠÁLEK, M. 1994: Hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v jihočeských pánvích: hustota populace a výběr prostředí. *Sylvia* 30: 46-58.

ŠÁLEK, M., 2015: Frequent within-pair copulations during incubation in Northern Lapwings *Vanellus vanellus* are consistent with the sperm competition hypothesis. *Journal of Ornithology* 156: 737-742.

ŠÁLEK M. & CEPÁKOVÁ E.; 2006: Do Northern Lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation? *Folia Zoologica* 55/1: 43 – 51.

ŠŤASTNÝ, K., BEJČEK, V., HUDEC, K., 1998: Svět zvířat IV - Ptáci(1). Albatros, Praha.

TEATHER, K. L., 1992: An experimental study of competition for food between male and female nestlings of the red-winged blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31, 81-87.

TELLA J. L., FORFERO M. G., DONÁZAR J. A. & HIRALDO F., 1997: Is the expression of male traits in female Lesser Kestrels related to sexual selection? *Ethology* 103: 72 – 81.

TRIVERS, R. L., WILLARD, D. E., 1973: Natural selection of parent ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90–92.

VERBOVEN, N., MONAGHAN, P., EVANS, D. M., 2003: Maternal condition, yolk androgens and offspring performance: a supplemental feeding experiment in the lesser black-backed gull (*Larus fuscus*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 2223–2232.

WEST, S., HERRE, E., 1998: Stabilizing selection and variance in fig wasp sex ratios. *Evolution* 52: 475–485.

WEST, S., HERRE, E., SHELDON, B., 2000: The benefits of allocating sex. *Science* 290: 288–290.

WEST, S., REECE, S., READ, A., 2001: The evolution of gametocyte sex ratios of malaria and related apicomplexan (protozoan) parasites. *Trends Parasitol* 17: 525–531.

WERREN, J., 1987: Labile sex ratios in wasps and bees. *Bioscience* 37: 498–506.

WHITTINGHAM, L. A., NOOKER, J. K., DUNN, P. O., 2005: Effects reproduction in tree swallows (*Tachycineta Bicolor*). *The Auk*: October 2005, Vol. 122, No. 4, pp. 1225-1238.

WHITTINGHAM L. A., SCHWABL H., 2001: Maternal testosterone in tree swallow eggs varies with female aggression. *Animal behaviour*, 2001, 62. doi:10.1006/anbe.2001.1889. Online: <http://www.idealibrary.com>.

WILD, G., WEST, S. A., 2007: A sex allocation theory for vertebrates: combining local resource competition and condition-dependent allocation. *Am Nat* 170:E112-E128.

WILLIAMS, G., 1979: The question of adaptive variation in sex ratio in out-crossed vertebrates. *Proc R Soc Lond B* 205: 567–580.

WILLIAMS, T. D., 1994: Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biology Reviews* 68, 35–59.

WILLIAMS, T. D., 1996: Intra- and inter-individual variation in reproductive effort in captive breeding Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Canadian Journal of Zoology* 74:85–91.

YANAGI, S. I., MIYATAKE, T., 2002: Effects of maternal age on reproductive traits and fitness components of the offspring in the bruchid beetle, *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchidae). *Physiological Entomology* 27, 261–266.

ZÁMEČNÍK V., 2013: Metodická příručka pro praktickou ochranu ptáků v zemědělské krajině. Metodika AOPK ČR, Praha.

ZÁMEČNÍK V., KUBELKA V. & ŠÁLEK M., 2015: Mapování hnízdišť čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2015. Online: <http://www.cso.cz/index.php?ID=2461>, vystaveno: 27. 02. 2015.

## 8. Přílohy



**Obr. č. 5:** Čerstvě vylíhlé mládě Čejky chocholáté.



**Obr. č. 6:** Kroužkování a měření mlád'at po vylíhnutí snůšky.



**Obr. č. 7:** Zachycení líhnutí snůšky.



**Obr. č. 8:** Příprava sklopné pasti na oraništi.