

Česká zemědělská univerzita v Praze  
Fakulta životního prostředí  
Katedra ekologie



Melaninové ornamenty ptáků a jejich vztah  
k individuální kondici

Bakalářská práce

Autor práce: Barbora Stolínová

Vedoucí práce: Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

2018

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Barbora Stolínová

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Melaninové ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální kondici**

Název anglicky

**Bird melanin-based ornaments and their relationship to individual condition**

---

### Cíle práce

Melaninové ornamenty patří mezi nejběžnější zbarvení ptáků. Oproti karotenoidním ornamentům jsou však obecně považovány za méně senzitivní ukazatele kondice a zdraví, protože obratlovci dokážou melaniny syntetizovat de novo (tj. nejsou limitovány prostředím, Hill & MacGraw 2006). Navíc tvorba melaninů je pod úzkou genetickou kontrolou (McGraw et al. 2002). Několik recentních prací nicméně ukázalo, že exprese melaninových ornamentů může být do jisté míry ovlivněná environmentálními podmínkami (Fitze & Richner 2002, McGraw et al. 2003), a proto může dobře signalizovat individuální kondici (Griffith et al. 2006, Gangoso et al. 2011, Jacquin et al. 2011). Jelikož funkce ornamentů se může lišit nejen u různých druhů, ale i mezi populacemi (Griffith et al. 2006, Dunn et al. 2010), otázka vztahu melaninových ornamentů k individuální kondici ptáků je nadále aktuální.

1. Práce podá přehled o vztahu ptačích melaninových ornamentů k individuální kondici jedinců.
2. Práce se bude zabývat vztahem melaninových ornamentů ke stáří jedinců.

### Metodika

Články budou vyhledány pomocí databáze WOS. Jedním z výstupů práce bude přehledná tabulka, kde bude uvedeno, jaké typy ornamentů a kondičních parametry byly testovány, zda se jednalo o korelativní či experimentální studii, atd.

**Doporučený rozsah práce**

ca 30 stran včetně příloh

**Klíčová slova**

kondice, melaninové ornamenty, ptáci, stáří

---

**Doporučené zdroje informací**

- Dunn PO, Garvin JC, Whittingham LA, Freeman-Gallant CR, Hasselquist D 2010. Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. *Functional Ecol* 24: 149-158.
- Fitze PS, Richner H. 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behav Ecol* 13: 401-407.
- Gangoso L, Grande JM, Ducrest A-L, Figuerola J, Bortolotti GR, Andre's JA, Roulin A 2011. MC1R-dependent, melanin-based colour polymorphism is associated with cell-mediated response in the Eleonora's falcon. *J Evol Biol* 24: 2055–2063.
- Griffith SC, Parker TH, Olson, VA 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Anim Behav* 71: 749-763.
- Hill GE, MacGraw KJ (eds) 2006. *Bird Coloration, Vol II – Function and Evolution*. Harvard Univ press, Cambridge, MA.
- Jacquin L, Lenouvel P, Haussy C, Ducatez S, Gasparini J 2011. Melanin-based coloration is related to parasite intensity and cellular immune response in an urban free living bird: the feral pigeon *Columba livia*. *J Avian Biol* 42:11–15.
- McGraw KJ, Dale J, Mackillop EA 2003. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav Ecol Sociobiol* 53: 116-122.
- McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *J. Exp Biol* 205: 3747-3755.
- 

**Předběžný termín obhajoby**

2017/18 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

**doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 03. 04. 2018

---

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod odborným vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D. a uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 19. 4. 2018

---

### **Poděkování**

Ráda bych poděkovala Ing. Janě Svobodové, Ph.D. za odborné vedení mé bakalářské práce, za pomoc se zpracováním problematiky a za vstřícnost a věcné připomínky poskytnuté při konzultacích.

## **Abstrakt**

V uplynulých letech bylo publikováno mnoho studií zabývajících se souvislostí melaninových ornamentů s individuální kondicí jedince. Mezi faktory, které ovlivňují individuální kondici, může patřit výskyt parazitů či těžkých kovů, stres, ale také sociální interakce s dalšími jedinci. I přes velké množství provedených výzkumů se výsledky o kondiční závislosti pérových ornamentů na bázi melaninu značně různí a tato problematika zůstává prozatím neobjasněná. Předpokládá se, že z důvodu vnitřní syntézy neposkytují melaninové ornamenty zcela přesné informace o individuálním stavu jedince tak, jako ornamenty na bázi karotenoidů, které ptáci přijímají s potravou. Cílem této práce je provést rešerši publikovaných studií zabývajících se danou problematikou a poskytnout tak přehled zjištění v této oblasti. Jedná se o šest desítek studií, z nichž polovina se týká přímo souvislosti mezi individuálním stavem jedince a melaninovým zbarvením. Tři čtvrtiny výzkumů, u kterých byl určen typ pigmentu, zkoumají eumelaninové zbarvení. Na základě této rešerše bylo zjištěno, že exprese melaninových ornamentů v závislosti na kondičních faktorech je pravděpodobně druhově závislá. Přibližně u poloviny zkoumaných druhů se melaninové ornamenty vyskytují současně s karotenoidními. I u těchto druhů mohou melaninové ornamenty vyjadřovat stav jedince.

**Klíčová slova:** kondice, melaninové ornamenty, ptáci, stáří

## **Abstract**

In recent years, there have been many studies published on the relationship between melanin-based ornaments and individual condition. Among the factors affecting individual condition are for example: the occurrence of parasites, metals and stress, but also social interactions with other individuals. Despite the significant number of conducted studies, however, their results on the conditional dependence of melanin-based ornaments differ substantially, and this issue remains unsolved. There is a hypothesis that melanin-based ornaments do not provide as honest information about individual condition as carotenoid-based ornaments, because melanins are synthesized internally and carotenoids are only received externally with food. This work aims to conduct a literature research of studies concerning this issue, and thus provide an overview of previous findings in this topic. Between about sixty published studies, half of them deal directly with the relationship between the individual condition and the melanin-based coloration. Three quarters of the studies focus on eumelanin. As a result of this study, it has been found that the expression of melanin-based ornaments can be condition dependent, but this dependence is likely to be species specific. Approximately half of the researched species have both carotenoid, and melanin ornaments. In the case of these species, melanin-based ornaments have also been found to express the condition.

**Key words:** condition, melanin-based ornaments, birds, age

## Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce .....	10
3. Melaninové ornamenty .....	11
3.1 Melanogeneze.....	12
3.1.1 Melanokortinový systém.....	14
3.1.2 Geny pro melanogenezi .....	16
4. Funkce melaninů.....	16
4.2 Mechanická ochrana .....	17
4.3 Antimikrobiální účinky .....	18
4.4 UV protekce a termoregulace .....	18
5. Melaninové ornamenty a kondice.....	19
5.1 Měření vlastností melaninových ornamentů .....	19
5.2 Kondiční indexy .....	20
5.3 Faktory ovlivňující kondici .....	21
5.3.1 Výskyt parazitů.....	21
5.3.2 Výskyt polutantů.....	22
5.3.3 Reakce na stresové faktory .....	23
5.3.4 Přežívání .....	26
5.3.5 Testosteron.....	26
5.3.6 Agresivita a úspěšnost v soubojích.....	28
5.3.7 Reprodukční úspěšnost .....	28
5.3.8 Stárnutí.....	30
5.3.9 Pohlavní výběr .....	31
6. Výsledek práce a diskuze.....	33
7. Závěr .....	35
8. Přehled literatury a použitých zdrojů.....	37
9. Přílohy.....	44



## 1. Úvod

Barevnost ptačího peří je obecně považována za důležitý ukazatel kvality a životaschopnosti jedince (Hegyi et al. 2007). Význam zbarvení však nespočívá pouze v usnadnění komunikace mezi jedinci nebo v ochraně před predátory (Delhey et al. 2017). Díky vysoké mezidruhové i vnitrodruhové variabilitě barevných znaků (Delhey et al. 2017) se jedná také o prvek, který může mít důležitou roli v pohlavním výběru (Hegyi et al. 2007).

Podle původu se pérové ornamenty u ptáků dělí na tři skupiny. Jedná se o ornamenty karotenoidní, melaninové a strukturní (Hegyi et al. 2007). Obsah karotenoidů v peří způsobuje zbarvení do jasných barev – červená, oranžová a žlutá (Stradi et al. 2001). Ornamenty karotenoidního původu jsou považovány za nejrelevantnější poskytovatele informací o stavu jedince (Hegyi et al. 2007). Jedná se totiž o pigmenty, které si obratlovci nedokáží sami syntetizovat a musejí je přijímat v potravě (McGraw et al. 2002). Strukturní ornamenty se vytváří v důsledku fyzikální interakce mezi světlem a mikrostrukturou peří, v němž se také vyskytují melaninové pigmenty (Delhey et al. 2017). Tato interakce vyvolává zářivě modré a fialové barvy (Auber 1957 in McGraw et al. 2002). Melaniny se podílejí na tvorbě tmavého zbarvení peří (Delhey et al. 2017). Existují dva typy melaninových pigmentů. Hnědá barva je způsobena větším množstvím pheomelaninu, zatímco černé a šedé zbarvení vzniká vlivem přítomnosti eumelaninu (McGraw 2008).

Studie týkající se kondiční závislosti ornamentů se častěji zabývají karotenoidními ornamenty. Jak bylo uvedeno výše, karotenoidy ptáci přijímají v potravě, lze tedy očekávat větší závislost jejich exprese na životních podmínkách jedince. Studie kondiční závislosti melaninových ornamentů se ve svých výsledcích u různých druhů a v různých podmínkách prostředí liší. Tato práce se zabývá pouze melaninovými ornamenty a jejich vztahem k individuálnímu stavu jedince u ptáků. Nezahrnuje všechny výzkumy provedené v této oblasti, snaží se spíše poskytnout přehled kondičních faktorů, které mohou se zbarvením korelovat. Věnuje se také vlastnostem a syntéze melaninů a jejich funkcím v organismu. Blíže studuje a shromažďuje informace o závislosti exprese melaninových ornamentů na stavu jedince a jeho prostředí.

## **2. Cíle práce**

Cílem předkládané rešeršní práce je poskytnout základní úvod do tématu melaninových ornamentů na peří ptáků a sestavit přehled studií zabývajících se souvislostí melaninů a kondice. První část práce bude popisovat proces syntézy melaninů a funkce melaninů u ptáků. Druhá část literární rešerše shrne poznatky asi šesti desítek studií, které se zabývají kondičními a sociálními faktory a jejich souvislostí s melaninovými ornamenty. Tato část práce bude obsahovat také kapitulu zaměřenou na závislost exprese melaninových ornamentů na věku ptáků.

Přílohou práce bude rešeršní tabulka sestavená ze studií zabývajících se přímo korelací mezi kondicí a vlastnostmi melaninového ornamentu jako je velikost nebo sytost. Z té by mělo být možné posoudit kondiční závislost melaninových ornamentů u jednotlivých druhů ptáků.

Výsledky recentních studií zabývajících se kondiční závislostí melaninových ornamentů se liší podle druhů. Lze tedy předpokládat, že na základě rešeršní tabulky bude také zjištěna pozitivní i negativní korelace zbarvení se stavem jedince v závislosti na konkrétním druhu.

### 3. Melaninové ornamenty

Melaniny jsou pigmenty, které se podílí na tvorbě tmavých barevných odstínů, jako jsou černá, šedá a hnědá barva (Delhey et al. 2017). Jejich výskyt u obratlovců je pozorovatelný nejen v peří, ale i v dalších orgánech. Ve formě neuromelaninů se vyskytují v mozku a nervové soustavě (Wakamatsu et al. 2015) a v oku jsou zodpovědné za zvýšení optické citlivosti (Prota 1992). Hlavní význam melaninů pro tuto práci spočívá v jejich podílu na tvorbě barevných ornamentů na pokožce nebo peří (u savců srsti), které často poukazují na stav jedince a jeho prostředí (Prota 1992). Melaniny jsou jediné pigmenty, jejichž tvorba probíhá na buněčné úrovni (Galván et al. 2017) a je geneticky ovlivňována (Roulin et Dijkstra 2003). Produkce melaninů tedy probíhá endogenně, v procesu zvaném melanogeneze (Delhey et al. 2017). Dle průběhu vzniku je dělíme na dva typy – pheomelaniny a eumelaniny (Jacquin et al. 2011). Přítomnost eumelaninů způsobuje černé, tmavě hnědé nebo šedé zbarvení (obr. 1), pheomelaniny zapříčiňují vznik tmavě červené nebo béžové barvy (obr. 2) (McGraw et al. 2005). Například skvrny na svrchním opeření u sovy pálené (*Tyto alba*) mají eumelaninový původ, zatímco podkladové zbarvení těla má pheomelaninový původ (Roulin et Dijkstra 2003).



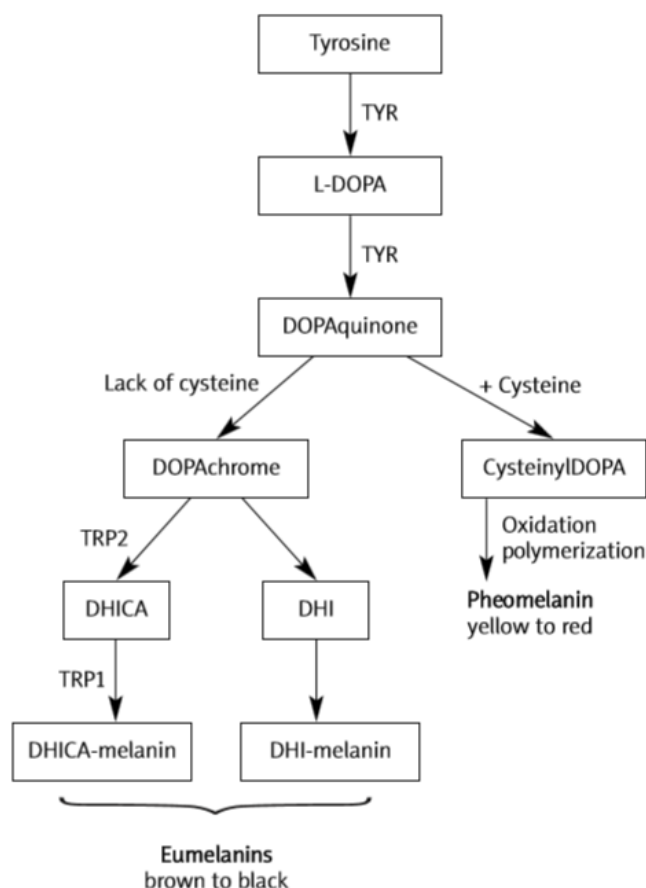
Obr 3: Eumelaninové černé zbarvení obličejové masky lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*) (Dunn et al. 2010).



*Obr 4: Sova pálená. Vlevo jedinec s pheomelaninovým podkladovým zbarvením s eumelaninovými skvrnami, vpravo bílý jedinec bez obsahu pheomelaninu v peří (Ducrest et al. 2008).*

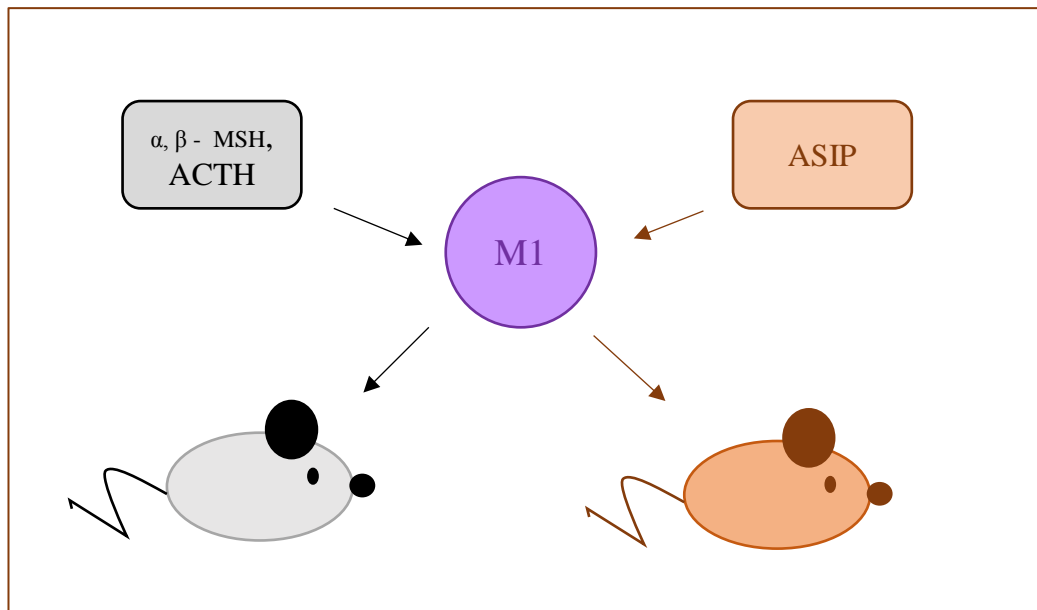
### **3.1 Melanogeneze**

Melaninové pigmenty vznikají v procesu, který se nazývá melanogeneze (obr. 3) a probíhá v buňkách zvaných melanocyty (Guindre-Parker et Love 2014). Tyto buňky se v prvních několika dnech embryonálního vývoje přesouvají z mozkové kůry do epidermis a vznikajícího opeření, kde začínají syntetizovat melanin (McGraw 2006). Samotná syntéza pigmentů probíhá v organelách zvaných melanosomy (Guindre-Parker and Love 2014). Melaniny vznikají přeměnou aminokyseliny tyrosinu. Tu mohou obratlovci přijímat buď s potravou, nebo si ji dokážou vnitřně syntetizovat z jiné aminokyseliny – fenylalaninu (McGraw 2006). Vzhledem k tomu, že jsou aminokyseliny významnými látkami v procesu melanogeneze (McGraw 2008), může jejich nedostatek v potravě vést ke snížení intenzity tohoto procesu (Grau et al. 1989 in McGraw 2008). Z tyrosinu dále vzniká látka dopachinon za přítomnosti enzymu tyrozinázy. Dopachinon se pak přeměňuje na dva konečné typy melaninových pigmentů – pheomelanin nebo eumelanin (Guindre-Parker et Love 2014). Rozdílná barva u těchto dvou typů pigmentů pochází z jejich rozdílné chemické struktury (Liu et al. 2005).



Obr. 3: Zjednodušené schéma melanogeneze

Aminokyselina tyrosin na začátku procesu vlivem působení enzymu tyrozinázy a příbuzných proteinových látek (TRP1, TRP2) prochází hydroxylací na L-3,4-dihydroxyfenylalanin (L-DOPA). Tato látka podléhá rychlé oxidaci, při níž dochází ke změně struktury a vzniká dopachinon (DOPAquinone). V této fázi melanogeneze dochází k rozdělení procesu vzniku jednotlivých druhů pigmentů (obr. 4). V případě přítomnosti aminokyseliny cysteinu dochází k jeho reakci s dopachinonem, při které vznikají cysteinyly-dopa. Ty ještě procházejí oxidací nebo polymerací a vzniká pheomelanin, tedy pigment žluto červené barvy. Pokud v procesu cystein ani jiné thiohy nejsou přítomny, probíhá cyklizace dopachinonu na dopachrom. Ten po ztrátě karboxylové kyseliny (bez přítomnosti tautomerázy TRP2/DCT) nebo naopak za vzniku DHI-2-karboxylové kyseliny (DHICA, za přítomnosti tautomerázy) tvoří tmavší nebo světlejší šedé a černé eumelaninové pigmenty (Cichorek et al. 2013).



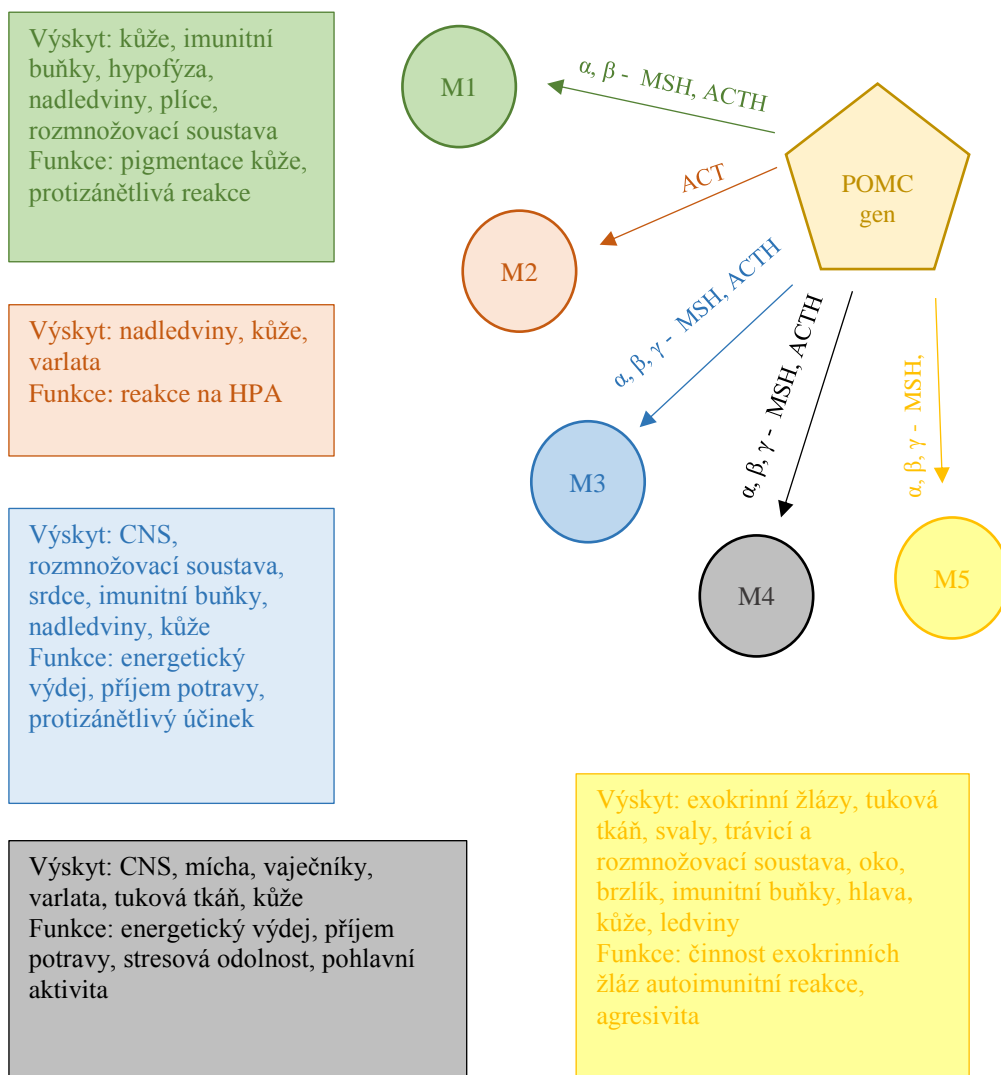
Obr 4: Produkce pigmentů – naváže-li se na M1 některý z melanokortinových hormonů  $\alpha$ ,  $\beta$  - MSH nebo ACTH, dochází k tvorbě eumelaninu. Naváže-li se ASIP protein, dochází k zablokování tvorby eumelaninu a vzniká pheomelanin (podle Ducrest et al. 2008).

### 3.1.1 Melanokortinový systém

Celý proces melanogeneze je kontrolován systémem peptidických hormonů, které se nazývají melanokortiny a jejichž produkce se řídí genem propiomelanokortinem (POMC) (Ducrest et al. 2008). Melanokortinový systém (obr. 5) se skládá z pěti receptorů (M1 – M5). Na tyto receptory v různých částech těla nasedají hormony produkované pod vlivem POMC. Receptory následně plní různé funkce. Pro tuto práci je nejvýznamnějším receptor M1 zodpovědný za kontrolu průběhu tvorby eumelaninu a pheomelaninu (Roulin et Ducrest 2011). Jeho funkci ovlivňují hormony  $\alpha$ - MSH,  $\beta$ - MSH a  $\gamma$ - MSH (Melanin Stimulating Hormones), adrenokortikotropní hormon (ACTH) a agouti-signalizační protein (ASIP) (Ducrest et al. 2008). Nejvyšší mírou ovlivňuje produkci melaninových pigmentů hormon  $\alpha$ - MSH (Galván et Alonso-Alvarez 2009). Ostatní receptory se podílí na projevech chování a dalších fenotypových vlastnostech. Jedná se například o reakci na stresové faktory, energetickou rovnováhu, protizánětlivé reakce, sexuální aktivitu, agresivitu nebo odolnost vůči oxidačnímu stresu (Roulin et Ducrest 2011).

Podle Ducrest et al. (2008) dochází v melanokortinovém systému k pleiotropii. Jedná se o jev, kdy jeden gen ovlivňuje více různých fenotypových projevů. Gen POMC řídí

vznik hormonů, které prostřednictvím receptoru M1 působí na průběh vzniku melaninových pigmentů a přes ostatní receptory (M2, M3, M4 a M5) ovlivňují další sociální a behaviorální funkce. Roulin et Ducrest (2011) ve výzkumu na sově páléné pozorovali, že se zvyšující se aktivitou melanokortinových receptorů narůstá intenzita sexuálního chování a agresivita, zlepšují se imunitní funkce a zvyšuje se odolnost proti stresu. Tmavší jedinci jsou tedy reprodukčně úspěšnější a v lepší kondici.



Obr 5: Schéma melanokortinového systému – umístění a funkce melanokortinových receptorů (podle Ducrest et al. 2008).

### 3.1.2 Geny pro melanogenezi

Jak bylo zmíněno výše, tvorba melaninů je ovlivňována působením POMC genu prostřednictvím melanokortinového systému. Tým Roulin et Dijkstra (2003) provedl experimentální výzkum na sově pálené, ve kterém přemísťoval mláďata mezi hnízdy k jiným rodičům. Z výsledků výzkumu vyplývá, že pheomelaninové podkladové zbarvení i eumelanininy způsobená skvrnitost byly ovlivněny geneticky a kondicí rodičů. Interakce se sourozenci ani podmínky prostředí na ně vliv neměly. Autoři na základě tohoto pozorování předkládají hypotézu, že se POMC gen, který ovlivňuje melanogenezi, nachází na pohlavních chromozomech. Dědičnost obou typů melaninového zbarvení se projevila silněji u samců než u samic. I ve svém předchozím výzkumu na stejném druhu tito autoři zjistili nejsilnější korelaci mezi pheomelaninovým i eumelaninovým zbarvením dcer a otců. Signifikantní korelaci lze pozorovat též u zbarvení matek a jejich synů (Roulin et Dijkstra 2001). Silnou dědičnost eumelaninového zbarvení ( $0.82 \pm 0.12$ ) našli také Jacquin et al. (2013a) u holubů domácích (*Columba livia*). I pheomelaninové zbarvení puštíka obecného (*Strix aluco*) vykazuje dědičnost až 0.93 (Parini et al. 2009 in Piau et al. 2009).

## 4. Funkce melaninů

Kromě procesu tvorby barevných ornamentů plní melaninové pigmenty funkce též v dalších oblastech a procesech probíhajících v organismu. Následující kapitoly se zabývají těmito funkcemi, mezi které patří například zvýšení antioxidační funkce nebo zvýšení mechanické odolnosti peří. Právě díky těmto vlastnostem a funkcím lze předpokládat, že melaninové ornamenty by mohly odrážet individuální kondici jedince.

### 4.1 Oxidační stres a antioxidační funkce melaninů

Pojem oxidačním stres označuje nerovnováhu mezi oxidanty a antioxidanty v organismu (Sies 1997). Funkci oxidantů plní reaktivní formy kyslíku (ROS), které v případě vzniku oxidačního stresu převažují svým množstvím nad antioxidačními látkami (Galván et Alonso-Alvarez 2009). Melaninové pigmenty mohou v organismu působit jako antioxidanty. Díky svým pevným dvojitým vazbám mohou dobře pohlcovat volné radikály a tím snižovat zátěž způsobenou oxidačním stresem



(Borovanský 1996). Kromě melaninů patří mezi antioxidanty další enzymatické i neenzymatické látky jako tokoferoly nebo karoteny (Sies 1997).

Oxidační stres může být v organismu vyvoláván různými faktory. Jedná se například o vystavení radiacnímu záření (Sies 1997) nebo přítomnost těžkých kovů (Eeva and Lehtikoinen 2011). Právě díky antioxidačním účinkům melaninů pigmentů lze předpokládat, že melaninové ornamenty mohou reflektovat míru oxidačního stresu působící na jedince (Moreno et Møller 2006). Tuto hypotézu potvrzují výzkumy Galván et Alonso-Alvarez (2008, 2009). Ve výzkumu na orebici rudé (*Alectoris rufa*) se přítomnost oxidačního stresu u jedinců projevovala poklesem hladiny endogenního antioxidantu glutationu (Galván et Alonso-Alvarez 2009). Vysoké hladiny této látky v těle snižují množství ROS v organismu a zároveň potlačují průběh melanogeneze (Galván et Alonso-Alvarez 2008). Jedinci, kteří se musejí vyrovnávat s oxidačním stresem, mají hladiny glutationu nižší, protože ho spotřebovávají v antioxidačních reakcích. Kvůli tomu u nich probíhá melanogeneze s větší intenzitou (Galván and Alonso-Alvarez 2008). Této hypotéze odpovídá i výzkum založený na měření eumelaninového břišního pruhu u sýkory koňadry (*Parus major*). Jedinci, jimž byla injekčně podána látka BSO snižující hladinu glutationu, měli melaninový pruh až dvakrát větší než kontrolní jedinci (Galván et Alonso-Alvarez 2008).

#### **4.2 Mechanická ochrana**

Jsou-li melaninové pigmenty uloženy v pokožce nebo peří, působí proti mechanickému opotřebení a abrazi. Podle týmu Sepp et al. (2017) mají tmavé melaninové ornamenty větší povrchovou odolnost než ornamenty světlé barvy. To je také důvodem, proč se černé melaninové ornamenty často vyskytují na koncích ocasních per nebo křídel (Ward et al. 2002). Například u racka bouřního (*Larus canus*) se na konci bíle zbarvených letových per nacházejí černé plošky, které zabraňují odírání (Sepp et al. 2017).

### 4.3 Antimikrobiální účinky

Další vlastností melaninového opeření je jeho vyšší odolnost vůči napadení bakteriemi, které způsobují rozpad peří (FDB – feather-degrading bacteria) (Ruiz-De-Castañeda et al. 2012). Melaniny zesilují tkáň, proto mohou rozklad peří zastavit nebo zpomalit (McGraw 2006). U lejska černošedého (*Ficedula hypoleuca*) se větší množství bakteriemi napadených částí per nacházelo na břišní části těla, která je světlejší a obsahuje menší množství melaninových pigmentů než tmavě hnědá až černá hřbetní část (Ruiz-De-Castañeda et al. 2012). Peří rozkládající bakterie se častěji vyskytují ve vlhkém prostředí. Proto mají druhy žijící v humidních oblastech tmavší peří než druhy z aridních oblastí. Tato korelace je známá jako Glogerovo pravidlo. Burt et Ichida (2004) jej ověřovali v laboratorních podmínkách: na peří strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) zkoumali schopnost bakterií rozkládat a narušovat jeho strukturu. U bakterií odebraných z peří jedinců z vlhkých oblastí vyzorovali schopnost rychlejšího a kompletnějšího rozkladu peří než u jedinců z oblastí, kde je sucho. Výsledek jejich pozorování potvrdil princip Glogerova pravidla – bakterie vyskytující se v oblastech s vysokou vlhkostí mají vyšší schopnost rozkladu peří, proto jsou ptáci v humidních oblastech přizpůsobeni tmavší barvou peří, které je odolnější proti rozkladu.

### 4.4 UV protekce a termoregulace

Výskyt melaninových pigmentů působí rovněž jako ochrana vnitřních orgánů a kůže proti UV záření (Liu et al. 2005). Ultrafialové záření je záření krátkých vlnových délek. Melaniny mají schopnost velkou část paprsků tohoto záření pohltit (Ward et al. 2002). Proto se tmavé zbarvení často vyskytuje na hřbetní straně těla, na niž působí ultrafialové záření větší měrou (Ward et al. 2002). Se schopností odrážet záření souvisí také termoregulační funkce melaninů v opeření (Riley 1997). Teplo způsobené slunečním zářením proniká skrz opeření na kůži a nadměrné působení tepla může způsobit přehřátí organismu. Bylo zjištěno, že tmavým peřím radiační záření neproniká tak hluboko jako světlým (Ward et al. 2002).

S UV protekcí a termoregulací může souviset též fenomén globálního oteplování. V regionech, které jsou globálním oteplováním zasaženy silněji, se častěji vyskytují tmavší jedinci, kteří jsou schopni lépe se s vyššími teplotami a silou slunečního záření vyrovnat. Barevný polymorfismus u některých ptačích druhů se může vyvíjet právě

v reakci na rozdílné klimatické podmínky v různých geografických pásmech (Roulin 2014).

## **5. Melaninové ornamenty a kondice**

Tato kapitola se zabývá problematikou souvislosti mezi kondicí a expresí melaninových ornamentů. Kondice zahrnuje mnoho různých aspektů. Je ji obtížné jednoznačně definovat a změřit, protože je ovlivňována velkým množstvím fyziologických, genetických i behaviorálních projevů (Rowe et Houle 1996 in Griffith et al 2006). Projevuje-li se kondice na vzhledu ptačího opeření, mluvíme o kondičně závislých ornamentech (Guindre-Parker et Love 2014). V současných výzkumech bývá zbarvení spojováno s kondičními faktory, jako jsou indexy tělesné kondice (např. Parejo et al. 2011, Piau et al. 2012, Grunst et al. 2014, Wiebe et Vitousek 2015), schopnost přežívání (např. Griffith 2000, Acker et al. 2015), míra oxidačního stresu (např. Galván et Alonso-Alvarez 2008, 2009), buněčná imunita (např. Jacquin et al. 2011), sociální postavení (např. McGraw et al. 2003, Tarof et al. 2005, Mónus et al. 2017) nebo kvalita potravy (např. McGlothlin et al. 2007, D'Alba et al. 2014). Podle Minias et al. (2014) zbarvení nemusí odrážet stav jedince pouze v době růstu peří, ale také po zbytek roku, kdy jsou s měnícím se ročním obdobím ptáci vystaveni různým podmínkám. Podle McGraw et al. (2003) melaninové ornamenty poskytují – na rozdíl od ornamentů karotenoidních – aktuální informace o individuálním stavu v průběhu roku, například s ohledem na období pelichání. Existuje hypotéza, že ptáci v dobré kondici mohou věnovat více energie do tvorby tmavších melaninových ornamentů než ptáci, kteří trpí například parazity. Zbarvení takto postižených jedinců je potom světlejší (Bortolotti et al. 2006; McGraw et al. 2005). Opačnou hypotézu předkládají Guindre-Parker et Love (2014) na základě své metaanalýzy výzkumů zabývajících se vztahem mezi kondicí a expresí melaninů na pérových ornamentech. Konstatují, že tvorba tmavého zbarvení není energeticky náročná a jedince nezatěžuje, proto mezi ní a kondičním stavem nemusí existovat korelace.

### **5.1 Měření vlastností melaninových ornamentů**

Pro výzkum kondiční závislosti melaninových ornamentů je třeba určit způsob měření jejich kvalitativních a kvantitativních vlastností, který umožní porovnávat jedince a populace mezi sebou. Nejčastěji používanými metodami jsou reflektanční

spektrometrie a vyhodnocování digitálních fotografií pomocí grafických programů (Montgomerie 2006). Mezi nejčastěji vyhodnocované vlastnosti melaninových ornamentů patří jejich rozměry, jako je plocha (např. Dunn et al. 2010, Giraudeau et al. 2015), šířka nebo délka (např. Wiebe and Vitousek 2015). U menších ornamentů, například skvrn, lze určit přímo jejich počet (např. Roulin et al. 2001). Analyzovat lze rovněž sytost barev (např. McGraw et al. 2005, Dias et al. 2016) nebo odstín, především u druhů, kde se vyskytuje více barevných variant (např. Jacquin et al. 2011, Corbel et al. 2016).

## 5.2 Kondiční indexy

Kromě faktorů, které ovlivňují kondici jedince (výskyt parazitů nebo zatížení polutanty), jsou v některých výzkumech za ukazatele kondice považovány kondiční indexy. Ty se obvykle počítají z tělesných proporcí konkrétních jedinců. Z výzkumů, které pracují s takto získanými kondičními indexy, vyplývají přímé korelace mezi kondicí a melaninovým zbarvením. Samci i samice lesňáčka žlutého (*Setophaga petechia*) s vyšším stupněm melaninového zbarvení byli v lepší kondici než čistě žlutí jedinci. V tomto případě byla kondice určena na základě tělesné hmotnosti a vlastností peří (Grunst et al. 2014). U poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) probíhal výpočet kondice z tělesné hmotnosti a délky křídla. V lepší kondici zde byly samice, které měly výraznější zbarvení na hlavě. U samců nebyla zjištěna žádná korelace (Parejo et al. 2011). Kondice mláďat poštolky se odráží též v šířce černých pruhů na konci ocasních per. Širší pruhy jsou u těchto mláďat známkou vyšší kvality jedince (Piault et al. 2012). Také samci datla černého v lepší tělesné kondici měli na konci ocasních per širší černé pruhy. U samic kondice vypočtená z váhy negativně korelovala s tmavostí zbarvení černého proužku na krku (Wiebe et Vitousek 2015). Kondice orebice rudé (výpočet z hmotnosti těla a délky tarsu) stoupá s velikostí černé skvrny na přední straně krku (Bortolotti et al. 2006). Velikost skvrny na hřbetě u sýkořice vousaté (*Panurus biamircus*) taktéž pozitivně korelovala s tělesnou kondicí (vypočítanou jako hmotnost dělená délkou tarsu) (Surmacki et al. 2014). Samci husice magelanské (*Chloephaga picta leucoptera*) s tmavším speculem (zrcátkem) a větším kontrastem mezi speculem a bílým peřím vykazovali lepší kondici než jedinci s méně výraznými ornamenty. Výpočet kondice byl proveden na základě hmotnosti a velikosti těla (Gladbach et al. 2011).

Ze studia kondičních indexů obecně vyplývá, že tmavší zbarvení a větší ornament jsou ukazateli vyšší kvality a kondice jedince. Jedinou výjimkou je terej maskový (*Sula dactylatra*), u kterého byla zjištěna lepší kondice u jedinců se světlejší obličejovou maskou (Rull et al. 2016).

### 5.3 Faktory ovlivňující kondici

Mezi faktory ovlivňující kondici lze zařadit například výskyt parazitů, působení znečišťujících látek, oxidační stres či vliv sociálních podmínek a podmínek prostředí. Následující kapitoly se věnují vlivu těchto faktorů na melaninové zbarvení.

#### 5.3.1 Výskyt parazitů

Napadení parazitem ovlivňuje jedince ve třech směrech. Parazité napadají tkáň, ubírají hostiteli živiny a vyvolávají imunitní odpověď organismu. Ta je nákladná a může ubírat jedinci energii na úkor dalších oblastí (Roberts et Janovy 1996 in Griffith et al. 2006). Je-li druh pod dlouhodobým vlivem onemocnění parazitického původu, může vytvářet ornamenty, které napadení parazity signalizují (Rodrigo et al. 2016). Jedinci káněte lesního (*Buteo buteo*) napadení ektoparazitem (*Carnus hemapterus*) měli tmavší zbarvení, naopak u jedinců napadených endoparazitem (*Leucocytozoon toddi*) bylo zbarvení světlejší (Chakarov et al. 2008). Také u holuba domácího byli tmavší jedinci vůči krevním parazitům odolnější (Jacquin et al. 2011). V mírně urbanizovaných oblastech byl u světleji zbarvených holubů zjištěn nižší výskyt parazitů než u holubů s tmavším stupněm zbarvení. Ve vysoce urbanizovaných oblastech se ale výskyt parazitů u obou barevných typů vyrovnával (Jacquin et al. 2013a). Naopak u poštolky obecné nebylo zbarvení výskytem parazita *Haemoproteus* nijak ovlivněno (Parejo et al. 2011). Ovlivnění onemocněním parazitického původu mohou být i mláďata napadených rodičů. U sovy pálené se krevní parazit *Carnus hemapterus* vyskytoval méně u mláďat matek se silnějším tečkováním na břicho, které jsou proti napadení parazity odolnější (Roulin et al. 2001).

V případě, že je jedinec napaden parazitem nebo prodělává nemoc, probíhá u něj imunitní reakce, která může ovlivňovat průběh tvorby ornamentů. U lesňáčka žlutohrdlého měli samci i samice s větší černou obličejovou maskou v krvi vyšší hladinu IgG (imunoglobulin G) – protilátky, jejíž koncentrace souvisí s humorální (látkovou) imunitou (Dunn et al. 2010). Tento výsledek odpovídá hypotéze, že tmavší

jedinci mají lepší imunitní odezvu než jedinci světlejší (Ducrest et al. 2008), což potvrzuje také výzkum Saino et al. (2013) na vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*). Jacquin et al. (2013b) se zabývali korelací mezi melaninovým zbarvením a schopností matky předat možnost imunitní reakce a protilátky mláďatům. U tmavých a světlých samic nebyl nalezen rozdíl v imunitní reakci na vakcinaci parazitickou bakterií chlamydie (*Chlamydiae*, přirozený antigen) a KHL (umělý antigen).

Dle zmíněných studií lze konstatovat, že jedinci v lepším zdravotním stavu a jedinci s lepší schopností vyrovnat se s napadením parazity nebo infekcí mají častěji tmavší zbarvení, případně větší nebo výraznější ornamenty. Tato skutečnost je pravděpodobně způsobena tím, že zdraví jedinci mají dostatek energie pro tvorbu ornamentů, zatímco nemocní a parazity napadení musejí věnovat energii právě reakci na zhoršení zdravotního stavu.

### 5.3.2 Výskyt polutantů

Kondice může odrážet stav životního prostředí jedince. Znečišťující látky mohou být organického i anorganického původu a jejich vliv způsobuje změnu fyziologických procesů v organismu. Mezi kontaminanty, které se vyskytují nejčastěji, patří kovy. Ty jsou nejen přirozenou součástí životního prostředí, ale k jejich expozici dochází také vlivem člověka a jeho aktivit. Kvůli nárůstu tohoto typu znečištění existují obavy ohledně možných škodlivých účinků kovů na volně žijící živočichy (Giraudeau et al. 2015). Kovy jsou do těla nejčastěji přijímány s potravou, některé jsou ale také přirozenou součástí metabolických procesů v organismu (Bogden et Klevay 2000 in Giraudeau et al. 2015). Mohou při nich působit jako kofaktory enzymů (McGraw 2008) nebo mohou být přímo součástí enzymů (například měď je složkou enzymu tyrozináza, který se uplatňuje v procesu melanogeneze, Leeson et Summers 2001 in Dauwe et Eens 2008). Jak bylo zmíněno v kapitole 4.1, kovy mohou vyvolávat v organismu oxidační stres. Nejčastějšími kovy, které tak mohou působit na depozici melaninu v srsti a peří obratlovců, jsou měď, zinek a železo (McGraw 2008). U sýkory koňadry závisí velikost melaninového pruhu na hrudi u divoce žijících ptáků na celkovém výskytu osmi druhů kovů, přičemž nejvyšší vliv byl prokázán u mědi, která koreluje se zbarvením pozitivně, a u chromu, kde byla nalezena korelace negativní (Giraudeau et al. 2015). Také Dauwe et Eens (2008) zjistili výskyt sýkor s větším melaninovým ornamentem v prostředí více znečištěném kovy. Působení kovů

ovlivňuje i celkové zbarvení. Peří holubů domácích s tmavším zbarvením obsahovalo více zinku než peří světlejších jedinců žijících ve stejných podmínkách (Chatelain et al. 2014). Zbarvení holubů také pozitivně korelovalo s množstvím olova (Chatelain et al. 2016). V dalším výzkumu byla zjištěna negativní korelace mezi spektrometricky změřenou reflektancí peří a množstvím olova. Tato korelace ale nebyla zjištěna při současném vystavení ptáků expozici zinku, proto autoři výzkumu dospěli k závěru, že negativní působení olova může být kompenzováno právě současným působením zinku. Kromě kovů se z látek anorganického původu v prostředí vyskytuje rtuť, která může silně ovlivňovat expresi melaninového zbarvení, jelikož její výskyt v organismu snižuje prostřednictvím fyziologických procesů množství glutationu. To vede k vyšší míře oxidačního stresu, která se může projevit na zbarvení (Marasco et Costantini 2016).

Z organických polutantů se v životním prostředí nejvíce vyskytují polychlorované bifenylly, pesticidy a dioxiny (Marasco et Costantini 2016). Výzkum působení těchto látek na organismus a zbarvení se týká především zbarvení karotenoidního původu (např. Costantini et Møller 2008). S rozvojem nových technologií se v posledních letech začínají v prostředí vyskytovat i další organické látky, například BFR (bromované zpomalovače hoření). Vliv těchto látek na zbarvení i organismus celkově není dosud zkoumán a měl by se stát předmětem budoucích výzkumů (Marasco et Costantini 2016).

Z uvedených výzkumů vyplývá, že závislost mezi množstvím kovů a množstvím melaninu v peří přímo závisí na druhu kovu. Častěji se jedná o závislost pozitivní – ptáci z prostředí s vyšší mírou znečištění mají větší ornamenty a tmavší zbarvení. To odpovídá hypotéze, že přítomnost kovů v organismu zvyšuje produkci testosteronu, který má pozitivní vliv na tvorbu ornamentů (Hoystad et Pedersen in Dauwe et Eens 2008). U ostatních znečišťujících látek bude nutné výzkum rozšířit i na melaninové ornamenty.

### **5.3.3 Reakce na stresové faktory**

Na jedince mohou působit v prostředí různé stresové faktory. Může se jednat o dlouhodobé působení, například při omezení zdrojů živin nebo rozšíření infekce, ale také o nárazové události, jakými mohou být například náhlé zvýšení predatorního tlaku nebo klimatické události (Grunst et al. 2015). Pokud jedinec čelí neočekávané nebo

ohrožující události způsobené biotickými nebo abiotickými faktory, vyvolává to v jeho těle stresovou odezvu nebo imunitní reakci, která má za cíl snížit dopady stresu na celkový stav postiženého jedince (Corbel et al. 2016).

U některých ptačích druhů bylo pozorováno, že vlivem působení stresu může dojít ke změně dominantní strany těla nebo alespoň ke změně síly dominance. Jev, kdy je jedna strana těla dominantnější než druhá, se nazývá lateralizace. Existuje hypotéza, že pravá mozková hemisféra řídí reakce na stresové faktory, zatímco levá hemisféra ovlivňuje obvyklé vzorce chování (Rogers 2010 in Gaillard et al. 2017). Vystavení stresu může způsobit změnu v přesunu informací mezi mozkovými hemisférami a dominanci pravé hemisféry. Výzkumný tým Gaillard et al. (2017) provedl pozorování souvislosti lateralizace a působení stresu na sově pálené. Na základě sledování, jak se mláďata drbou a čepýří, bylo zjištěno, že mláďata matek s větším počtem skvrn mají menší míru lateralizace než mláďata méně skvrnitých matek. To odpovídá hypotéze, že více skvrnité matky se vypořádávají s menší mírou stresu, což znamená, že ani jejich mláďata nejsou stresem tolik ovlivněna.

- **Stresové hormony**

Působení stresových faktorů vyvolává zvýšenou produkci stresových hormonů hypotalamem. Mezi tyto stresové hormony (glukokortikoidy) patří též stresový hormon kortikosteron, který koluje po takzvané HPA ose (hypotalamus – hypofýza – nadledviny) (Corbel et al. 2016). Jeho množství se zvyšuje se zhoršením fyzického stavu nebo životních podmínek a může korelovat právě s melaninovým zbarvením. Lze předpokládat, že míra působení stresu se tak může projevit na expresi melaninových ornamentů. U tmavších samic lesňáčka žlutého byla zjištěna nižší hladina kortikosteronu v krvi, jsou tedy pravděpodobně v lepší kondici a mohou investovat do zbarvení (Grunst et al. 2015). Také jedinci sovy pálené s většími eumelaninovými skvrnami mají nižší hladinu kortikosteronu a potomci tmavších matek dokážou kortikosteron rychleji odbourávat v případě, je-li jim experimentálně podán ve formě pelet (Almasi et al. 2010). Naopak tmavší jedinci holuba domácího produkují větší množství kortikosteronu než světlejší jedinci. Vyšší hladinu kortikosteronu měli v porovnání s holuby odchycenými v městské zástavbě (světlejší zbarvení) holubi odchycení ve volné přírodě (tmavší zbarvení). Podle autorů výzkumu poukazuje tento výsledek na skutečnost, že schopnost reagovat na stresové faktory je ovlivněna podmínkami prostředí (Corbel et al. 2016). U vlaštovky obecné bylo



zjištěno, že stresová reakce (měřená koncentrací kortikosteronu v krvi) a imunitní reakce (vyjádřená odezvou na vakcinaci NDV) koreluje s koncentrací pheomelaninu v peří na břicho, ale nesouvisí s ornamentem na krku. Na základě toho pozorování autoři předkládají, že melanogeneze v různých částech těla může být regulována odlišnými mechanismy (Saino et al. 2013).

Podle výsledků zmiňovaných výzkumů se produkce kortikosteronu v reakci na stres jeví jako druhově závislá, ale je ovlivněna také prostředím jedince.

- **Nutriční stres**

Díky vnitřní syntéze melaninů lze předpokládat, že míra jejich ovlivnění nutričním stresem nebude tak vysoká jako u karotenoidních ornamentů. U vrabce domácího ani vlvovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) neměly výživové podmínky vliv na melaninové zbarvení (McGraw et al. 2002). Jedinci zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), kteří byli krmeni pravidelně, měli v dospělosti zářivější pheomelaninový ornament na tváři (v porovnání s jedinci, kteří byli krmeni nepravidelně) (D'Alba et al. 2014). V této oblasti bude třeba provést další výzkumy pro zjištění projevů nutričního stresu na expresi melaninů, jedinou známou podmínkou je nutnost přítomnosti aminokyselin, které se podílí na průběhu melanogeneze, ve stravě (McGraw 2008). Při snížení množství aminokyselin v potravě vrabců domácích (*Passer domesticus*) docházelo k zesvětlení melaninového zbarvení (Poston et al. 2005).

- **Poměr heterofilů a lymfocytů**

Kromě množství kortikosteronu nebo expresi stresových genů může jako ukazatel míry dlouhodobého stresu sloužit H:L poměr. Jedná se o poměr mezi množstvím heterofilů a lymfocytů v krvi. Nízký H:L poměr značí lepší schopnost jedince vyrovnávat se stresem (Davis et al. 2008, Minias et al. 2014). Samice orebice rudé s větší černou skvrnou na přední straně krku na přední straně těla měly nižší H:L poměr (Bortolotti et al. 2006). Také u bekasiny otavní bylo zjištěno, že jedinci s tmavším zbarvením na spodní straně křídel mají nižší H:L poměr, což vypovídá o jejich lepší schopnosti vyrovnávat se stresem (Minias et al. 2014). Vyskytuje-li se u jedinců s nižším H:L poměrem tmavší zbarvení, lze předpokládat, že se dokážou lépe vyrovnávat s dlouhodobým stresem.

### 5.3.4 Přežívání

Souvislost mezi schopností přežít a zbarvením melaninového původu není příliš prozkoumána. U snovačů pospolitých (*Philetairus socius*) byla zkoumána velikost černé skvrny na hrdle. Ptáci s velkou nebo naopak malou skvrnou měli vyšší schopnost přežít než ptáci se středně velkou skvrnou (Acker et al. 2015). U vrabce domácího přežívali v období mezi dvěma hnízdními sezónami ve větší míře samci s větší tmavou skvrnou na krku (Griffith 2000). Samci vlaštovky obecné, kteří měli světleji hnědou skvrnu na hlavě (což vypovídá o větším množství eumalaninu než pheomelaninu), měli vyšší pravděpodobnost přežití do další hnízdní sezóny než samci s tmavší skvrnou, u kterých převládal pheomelanin (Saino et al. 2013). Výsledky studií na toto téma nejsou jednoznačné. Pro zjištění souvislosti mezi expresí melaninových ornamentů u ptáků a schopností přežívání bude nutné provést další výzkumy dlouhodobějšího charakteru.

### 5.3.5 Testosteron

Pohlavní hormon testosteron je považován za látku ovlivňující behaviorální i morfologické rysy, které se uplatňují v sexuálním chování a při pohlavním výběru (Ketterson et Nolan 1992 in Béziers et al. 2017). Testosteron ovlivňuje vznik sekundárních pohlavních znaků a také sexuální a teritoriální chování jedince. Jeho produkce probíhá u obou pohlaví (Lindsay et al. 2016).

Z mnoha výzkumů bylo zjištěno, že existuje vztah mezi mírou melaninového zbarvení a množstvím testosteronu (Béziers et al. 2017). Vyšší hladina testosteronu tedy nemusí vést pouze ke zvýšené sexuální aktivitě a ovlivňovat pohlavní chování jedinců, ale může mít vliv i na produkci pigmentů tvořících melaninové ornamenty (Bókony et al. 2008). Přitom se nemusí jednat pouze o ornamenty na peří, ale též na kůži nebo na dalších částech těla (Béziers et al. 2017). Komparativní studie prováděná na velkém množství taxonomických skupin ptáků, u nichž bylo možné získat informace o hladině testosteronu, došla k závěru, že vztah mezi testosteronem a melaninovým zbarvením závisí nejen na druhu a taxonomickém zařazení, ale také na typu melaninového zbarvení (jedná-li se pouze o ornamenty nebo o zbarvení celého těla). U druhů s celotělovým melaninovým zbarvením nebyl zjištěn žádný vztah mezi melaninovým zbarvením a testosteronem. Až po vyloučení těchto druhů z výzkumu byla zjištěna pozitivní korelace mezi testosteronem a melaninovými ornamenty (Bókony et al.

2008). Síla vlivu testosteronu na zbarvení pravděpodobně závisí také na období, ve kterém je závislost zkoumána (Béziars et al. 2017). U většiny ptáků lze nejvyšší hladinu testosteronu pozorovat na začátku hnízdní sezóny, především na základě vlivu sexuálních interakcí mezi jedinci (de Jong et al. 2016). Čím silnější míra pohlavní výběru probíhá uvnitř populace, tím vyšší hladiny testosteronu budou jedinci v této populaci vykazovat (Martínez-Padilla et al. 2014). Dá se proto předpokládat, že hladina testosteronu u jedinců žijících v prostředí se silněji probíhajícím pohlavním výběrem bude vyšší (Folstadt et Karter 1992 in Martínez-Padilla et al. 2014).

Po naklazení vajec začíná množství hormonu klesat (především u samic). U samců může testosteron ovlivňovat například teritoriální chování nebo agresivitu vůči predátorům po zbytek hnízdního období (de Jong et al. 2016). U sovy pálené měli samci s vyšší hladinou testosteronu v období hnízdění menší melaninové skvrny na hrudi než samci s nižší hladinou. Velikost skvrn u samic naopak s množstvím testosteronu korelovala pozitivně (Béziars et al. 2017).

Samci obecně produkují větší množství testosteronu než samice a tento hormon u nich více ovlivňuje sekundární pohlavní znaky (Lindsay et al. 2016). Například u tereje maskového byla hladina testosteronu obíhajícího v krvi průměrně 1.5 krát větší u samců než u samic (Rull et al. 2016). U perepela šupinkového (*Turnix suscitator*) ale nebyl v množství testosteronu mezi pohlavími nalezen signifikantní rozdíl. Samice s větší a tmavší skvrnou na krku však vykazovaly lepší kondici a měly i vyšší hladinu testosteronu (Muck et Goymann 2011). U vrabců domácích pozitivně korelovala velikost skvrny na hrdle s množstvím testosteronu. Hladina testosteronu pak pozitivně korelovala s množstvím stresového hormonu kortikosteronu (Evans et al. 2000). Testosteron je imunosupresivní, jeho zvyšující se množství omezuje schopnost jedince reagovat na napadení parazity nebo infekci tvorbou protilátek nebo reakcí na buněčné úrovni (Evans et al. 2000). Podle (Evans et al. 2000) má testosteron dva protichůdné účinky. Jeho zvýšené množství vede k imunosupresi, ale zároveň se – díky dominanci a lepší schopnosti vybojovat si přístup ke zdrojům – může zvýšit imunokompetence jedince. S tím souvisí míra agresivity v interakci s jinými jedinci.

### 5.3.6 Agresivita a úspěšnost v soubojích

U obou pohlaví bývají tmavší a větší (obvykle eumelaninové) ornamenty spojovány s větší agresivitou (Ducrest et al. 2008, Wiebe and Vitousek 2015) a vyšším sociálním postavením (Wiebe et Vitousek 2015). Souboje mezi jedinci nemusí probíhat výhradně pod vlivem sexuálního výběru. Jejich dalšími příčinami mohou být nedostatek zdrojů nebo nedostatek prostoru (Dale et al. 2015). Mónus et al. (2017) provedli výzkum na vrabci polním (*Passer montanus*). Samci s větší černou hrdelní skvrnou byli úspěšnější v soubojích bez ohledu na pohlaví soupeře. Ačkoliv hrdelní skvrnu mají i samice, žádná korelace u nich pozorována nebyla. Rozsáhlejší experimentální výzkum proběhl na příbuzném druhu, vrabci domácím. Vyplynulo z něj, že se samci s větším ornamentem účastnili většího množství agresivních interakcí s ostatními jedinci (McGraw et al. 2003). U samců lesňáčka žlutohrdlého byla zjištěna pozitivní korelace mezi velikostí černé obličejové masky a dominancí. Samice tohoto druhu navíc prokazatelně preferovaly samce s větší maskou (Tarof et al. 2005). U kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*) byla pozorována agresivita matek sedících na hnízdě vůči narušení. V tomto případě nebyla zjištěna žádná korelace mezi velikostí černé obličejové masky a chováním samice (Winters et Jawor 2017).

U většiny druhů byla nalezena pozitivní korelace mezi velikostí ornamentů a agresivitou a úspěšností v soubojích. Tento trend byl pozorován především u samců, což je pravděpodobně způsobeno tím, že samice se soubojů neúčastní tak často jako samci a vkládají energii spíše do péče o mláďata.

### 5.3.7 Reprodukční úspěšnost

Melaninové ornamenty mohou u některých druhů odrážet reprodukční schopnosti. Ducrest et al (2008) na základě své metaanalýzy předchozích výzkumů předkládají hypotézu, že sexuálně aktivnější jsou tmavší jedinci, kteří mají rovněž vyšší úspěšnost v rozmnožování. Tomu odpovídají výsledky několika dalších výzkumů.

Tmavší samice vlaštovky stromové kladly vejce dříve v sezóně (Bentz et Siefferman 2013), stejně jako samice poštolky obecné s vyšším počtem skvrn na hřbetě (Lopez-Idiaquez et al. 2016). Také samice datla zlatého s tmavším zbarvením černého pruhu na krku kladly vejce dříve a měly větší snůšky než samice se světlejším pruhem. Celkový počet mláďat pozitivně koreloval se šířkou černých konců ocasních per u samců (Wiebe et Vitousek 2015).

Vejce prinie světloké (*Apalis thoracica*) byly sice větší u samic s menším černým pruhem na krku, ale hmotnost těchto vajec pozitivně korelovala s velikostí pruhu u samců. Samci s větším pruhem na krku také do hnízda sedící samici nosili větší množství potravy (van Dijk et al. 2015).

Výzkum Jacquin et al. (2012) na holubech domácích se zabýval souvislostí mezi velikostí snůšky a dostupností potravy s ohledem na stupeň eumelaninového zbarvení. V podmínkách s omezeným přístupem k potravě měly tmavší samice více vajec než samice se světlejším zbarvením. V podmínkách s nadbytkem potravy se však počet vajec u obou typů zbarvení vyrovnal, protože samice investovaly méně energie do shánění potravy a mohly ji věnovat produkci vajec. Lze tedy říci, že výrazněji zbarvené samice ptáků jsou pravděpodobně v lepší kondici, proto kladou větší vejce a blíže k začátku období hnízdění.

Roulin et al. (2008) provedli výzkum reprodukčních vlastností u sovy pálené a puštíka obecného, při kterém docházelo k manipulaci s velikostí snůšky. Zjistili, že tmavě hnědí rodiče měli těžší a větší mláďata v případě, že je odchovávali v redukovaných hnízdech (kde měla mláďata lepší podmínky k přežití). Mláďata světlejších rodičů a mláďata z nerdukovaných hnízd byla menší. Ostatní reprodukční charakteristiky (počet vajec, datum kladení vajec) se zbarvením rodičů nekorelovaly (Roulin et Dijkstra 2001). Mláďata tmavě hnědých matek puštíků (krmená náhodně) dokázala přeměňovat potravu na tělesnou hmotnost účinněji než mláďata světlých matek bez ohledu na vliv parazitismu. Mláďata krmená redukovaným množstvím potravy měla nižší schopnost vyrovnat se s vnitřním i vnějším parazitismem a jejich imunitní reakce na antigen PHA (fytohemaglutinin) se také snížila a nižší úbytek hmotnosti byl zaznamenán u mláďat světle zbarvených matek (Piault et al. 2009). Souvislost s ornamentací se projevila i u období hnízdění a vyvádění mláďat. Jedinci sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) s menším množstvím skvrn na křídlech přilétali do hnízdních oblastí dříve než jedinci s vyšší skvrnitostí (Guindre-Parker et al. 2013).

Z uvedených výzkumů je patrné, že samice s výraznějšími ornamenty a tmavším zbarvením mají větší vejce, která kladou dříve a také větší mláďata, jsou tedy reprodukčně úspěšnější. Právě dřívější kladení vajec může poukazovat na větší úspěšnost výrazněji barevných samic v pohlavních výběru. Tato zjištění opět odpovídají hypotéze, že ptáci, kteří jsou schopni produkovat větší a výraznější

ornamenty jsou v lepší kondici. Reprodukční úspěšnost ale může být ovlivněna dalšími faktory prostředí.

### 5.3.8 Stárnutí

Tvorba sekundárních pohlavních znaků (mezi něž patří i ornamenty a zbarvení) neprobíhá v průběhu života jedince se stejnou intenzitou (Lopez-Idiaquez et al. 2016). Existují dvě hlavní protichůdné hypotézy, které se snaží vysvětlit souvislost mezi kondicí a ornamenty u ptáků v závislosti na věku. Podle první z nich mladší jedinci signalizují svou kondici prostřednictvím ornamentů méně spolehlivě než starší, protože více investují do vlastností souvisejících se schopností přežít než do znaků vyjadřujících konkurenceschopnost (Proulx et al. 2002, Lindström et al. 2009). Druhá hypotéza říká, že korelace mezi zbarvením a kondicí přestává během stárnutí spolehlivě signalizovat kondici jedince, neboť starší jedinci v horším stavu přestávají investovat do tvorby barevných ornamentů (Copeland et Fedorka 2012, Nielsen et Holman 2012, Hall et al. 2013, Lopez-Idiaquez et al. 2016). Pokud prostředí neposkytuje vhodné podmínky, starší jedinci musí svou energii investovat do aktuálních možností reprodukce. Ve vhodných a stabilních podmínkách všichni jedinci bez ohledu na věk mohou investovat do tvorby ornamentu (Lopez-Idiaquez et al. 2016).

Starší samice vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) měly výraznější eumelaninové zbarvení než jednoleté samice (Bentz et Siefferman 2013). Také peří starších samic lesňáčka stromového (*Setophaga petechia*) obsahovalo větší množství pheomelaninových plošek než u jednoleté samice (Grunst et al. 2014). Wiebe et Vitousek (2015) zkoumali čtyři různé melaninové ornamenty u obou pohlaví datla zlatého (*Colaptes auratus*). Starší jedinci měli širší černý ornament na koncích ocasních per, než mladší ptáci. U samců se navíc s věkem prodlužoval černý proužek na tváři. Stejně tak černý pruh na břicho jedinců obou pohlaví sýkory koňadry se podle Hegyi et al. (2007) s věkem zvětšoval. U sovy pálené byla zkoumána změna pheomelaninového zbarvení mezi prvním a druhým rokem věku individuálně i mezi jedinci. Ptáci, kteří byli tmavší než ostatní v prvním roce života, zůstali tmavší i v druhém roce. Všichni pozorovaní ptáci ale mezi prvním a druhým rokem věku zesvětlali (Roulin et Dijkstra 2003). V dalším výzkumu ale mláďata, která byla v prvním roce života zbarvena tmavě hnědě, mezi prvním a druhým rokem života ještě

patrně ztmavla (Roulin et al. 2008). Také starší samice modropláštíka rudohřbetého (*Malurus melanocephalus*) měly tmavší zbarvení než samice mladší (Lindsay et al. 2016). Starší jedinci bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*) měli naopak světlejší zbarvení na spodní straně křídel než mláďata (Minias et al. 2014). Také u obou pohlaví kardinála černohřbetého (*Paroaria capitata*) bylo zbarvení eumelaninové hrdelní skvrny méně zářivé než u mláďat (Dias et al. 2016). U poštolky obecné byla zkoumán počet a velikost černých teček na hřbetě (Lopez-Idiaquez et al. 2016) a u racka bouřního plocha černého zbarvení na koncích per (Sepp et al. 2017). Ani u jednoho z těchto druhů žádná korelace zjištěna nebyla. Některé ornamenty na peří navíc mohou s věkem zcela vymizet. Černé tečky na okrajových ocasních perech u ťuhýka menšího (*Lanius minor*) nebyly nalezeny u samců starších dvou let i přesto, že je mají mláďata obou pohlaví (Krištín et al. 2007).

Uvedené výzkumy dokládají, že u většiny druhů s přibývajícím věkem tmavne celkové zbarvení a jednotlivé ornamenty se zvětšují. To vypovídá o vzrůstající kondici jedinců v průběhu jejich dospívání. Sledováno je ale především eumelaninové zbarvení. Jediným druhem s pheomelaninovým zbarvením, u něhož byla prokázána jeho souvislost s věkem, je sova pálená (Roulin et Dijkstra 2003, Roulin et al. 2008, Roulin et Ducrest 2011).

### **5.3.9 Pohlavní výběr**

U mnoha živočišných druhů vytvářejí samci sekundární pohlavní znaky, mezi něž patří i zbarvení a ornamenty na peří. Samice naopak bývají méně výrazně zbarvené než samci (Dale et al. 2015). Tato skutečnost hraje významnou roli v pohlavním výběru (Hosken et al. 2016), při němž si samice vybírají samce s většími a výraznějšími ornamenty a zbarvením, které by mohlo ukazovat na jeho lepší stav (Hill 2006). Větší nenápadnost chrání samice proti predaci při sezení na vejcích (Hosken et al. 2016). Může být spojená s vložením větší energie do rozmnožování nebo se snahou odvrátit od sebe pozornost dalších samců (Dale et al. 2015).

Samice si samce často vybírá na základě jeho vzhledu, například velikosti nebo zářivosti ornamentů a zbarvení, které mohou poskytovat informace o jeho stavu a kondici. Například samice lesňáčka žlutohrdlého preferovaly samce s větší obličejovou maskou a zdržovaly se více v jejich blízkosti (Tarof et al. 2005). Nicméně existuje předpoklad, že melaninové ornamenty (méně energeticky náročné na výrobu)

nejsou pro pohlavní výběr tolik významné jako karotenoidní ornamenty (Dunn et al. 2010). Náklady na produkci ornamentů jako druhotných pohlavních znaků jsou ovlivňovány podmínkami prostředí. Při zhoršení podmínek může být produkce těchto znaků potlačena (Lopez-Idiaquez et al. 2016). Z tohoto sledování vyplývá, že i podmínky prostředí mohou měnit intenzitu pohlavního výběru (Lopez-Idiaquez et al. 2016).

U některých druhů ptáků bylo prokázáno, že si samice vybírají samce podle kvality jejich zbarvení. V případě, že jsou melaninové ornamenty kondičně závislé, ukazuje to na jejich významný podíl na pohlavním výběru. Tato problematika je ale velice obsáhlá a mohla by se stát námětem samostatné práce.



## 6. Výsledek práce a diskuze

Výsledky výzkumů, které se zabývaly přímo závislostí mezi individuální kondicí jedince a melaninovým zbarvením, byly shrnuty do rešeršní tabulky (příloha 1). Ta neobsahuje výzkumy zaměřené na sociální faktory, jako je reprodukční úspěšnost (například počet a velikost vajec) nebo interakce mezi jedinci (například míra agresivity).

Tabulka zahrnuje 29 výzkumů, z nichž v 17 případech se jednalo o observační studie a 12 výzkumů bylo experimentálních. U experimentálních šlo často o sledování reakce na podání nějaké látky (např. PHA) nebo manipulaci s množstvím a složením potravy. Zmiňované výzkumy se zabývaly 24 druhy ptáků. Nejčastěji zkoumaným řádem byli pěvci (11 druhů).

U 11 druhů ptáků nebyl ve výzkumu přímo určen typ pigmentu. Ze zbylých 13 druhů měla 10 zbarvení nebo ornament eumelaninového původu. Jediným druhem s pheomelaninovým zbarvením zahrnutým do tabulky byl vlhovec hnědohlavý. U dvou druhů – vlaštovky obecné a sovy pálené se vyskytovalo jak eumelaninové, tak pheomelaninové zbarvení. Eumelaninové zbarvení je u ptáků častější než pheomelaninové a probíhá na něm také více výzkumů.

Téměř u poloviny druhů (11) se současně s melaninovým zbarvením vyskytovalo i zbarvení karotenoidního původu. To by mohlo mít vliv na výpovědní hodnotu melaninových ornamentů. Ze srovnání výzkumů ale vyplývá, že k tomuto ovlivnění častěji nedochází a i při současném výskytu obou typů pigmentů melaninové zbarvení s kondicí jedince pozitivně nebo negativně koreluje.

Z tabulky lze pozorovat, že mezi kondicí (případně faktory, které ji ovlivňují) a melaninovým zbarvením se častěji vyskytuje pozitivní souvislost. Ptáci v lepší kondici, zdraví a nezatížení působením polutantů nebo stresem mají větší a tmavší ornamenty, není to ale pravidlem. Probíhající imunitní reakce v organismu negativně ovlivnila zbarvení u ostříže jižního (Gangoso et al. 2011) i u sněhule severní (Guindre-Parker et al. 2013), zatímco u kardinála černohřbetého (Dias et al. 2016) a vlaštovky obecné (Saino et al. 2013) žádný vliv nalezen nebyl. Také při zkoumání vlivu parazitismu na zbarvení se výsledky studií na jednotlivých druzích lišily. Jedinci jestřába černohřbetého napadení endoparazity byli světleji zbarvení. V případě výskytu ektoparazitů k žádnému ovlivnění zbarvení nedošlo (Lei et al. 2013). U káněte

lesního ale s výskytem ektoparazitů odstín zbarvením pozitivně koreloval (Chakarov et al. 2008).

Ve vlivu působení kovů na zbarvení se téměř všechny výzkumy shodují. Expozice kovů s velikostí ornamentů a odstínem zbarvení koreluje pozitivně. Tento vztah byl potvrzen například u holubů domácích (Chatelain et al. 2016) a také u sýkory koňadry (Dauwe et Eens 2008, Giradeau et al. 2015).

Kondiční indexy, které vyjadřují kondici jedince na základě jeho tělesných proporcí, korelují s melaninovým zbarvením pozitivně nebo negativně nejen v závislosti na druhu, ale také na pohlaví jedince. Velikost ornamentu sýkořice vousaté pozitivně korelovala s kondicí (Surmacki et al. 2014), stejně jako u samic perepela šupinkového (Muck et Goymann 2011). U samců stejného druhu ale byla tato korelace negativní (Muck et Goymann 2011). Také vztah mezi celotělovým eumelaninovým zbarvením holuba domácího a kondicí byla negativní (Jacquin et al. 2013a). U sýkory koňadry (Hegyi et al. 2007) ani kardinála černohřbetého (Dias et al. 2016) žádná korelace nalezena nebyla.

Ačkoliv je častější vztah mezi melaninovým zbarvením a kondicí pozitivní, na základě shrnutí v tabulce je možné konstatovat, že kondiční závislost melaninových ornamentů je pravděpodobně druhově závislá. U některých druhů, jako například u orebice rudé nebo perepela šupinkového, navíc může záviset na pohlaví.

## 7. Závěr

- Tato rešeršní práce měla za úkol poskytnout přehled informací o pérových ornamentech na bázi melaninových pigmentů u ptáků a o jejich souvislosti s individuální kondicí jedince.
- V první části byly shrnuty teoretické poznatky o vzniku melaninových pigmentů a jejich expresi a také o funkcích, které plní melaniny v organismu.
- V druhé části byla sestavena rešerše provedených výzkumů zabývajících se souvislostí mezi individuálním stavem jedince a melaninovými ornamenty a zahrnuta byla také kapitola o souvislosti melaninových ornamentů s věkem jedince. Z části výzkumů zahrnutých v rešeršní části práce byla sestavena tabulka (tab. 1), která shrnuje výsledky výzkumů závislosti melaninového zbarvení a kondice.
- Většina výzkumů se zabývá tmavými eumelaninovými ornamenty. O pheomelaninech existuje pouze omezené množství informací. Studují se převážně pěvci, pravděpodobně díky jejich velké barevné a ornamentální rozmanitosti. Výzkumy probíhají také na sovách, především na sově pálené kvůli obsahu obou druhů pigmentů v jejím opeření. Nejčastěji zkoumanou vlastností ornamentu je jeho velikost, popřípadě počet (například skvrn).
- Při zkoumání kondiční závislosti melaninových ornamentů byla častěji nalezena pozitivní korelace. Jedinci v lepší kondici měli větší ornamenty a výraznější zbarvení než jedinci v horší kondici ovlivnění například výskytem parazitů nebo jedinci vystavení stresu. U některých druhů s melaninovým zbarvením kondice korelovala negativně nebo zde žádná souvislost nalezena nebyla. Na základě této rešeršní práce a sestavené tabulky bylo zjištěno, že kondiční závislost melaninových ornamentů je pravděpodobně druhově závislá. Ve většině případů neměl na kondiční závislost melaninového ornamentu vliv současný výskyt zbarvení karotenoidního původu.
- U většiny zkoumaných druhů byla mezi věkem a stupněm melaninového zbarvení nalezena pozitivní korelace. Starší jedinci měli výraznější zbarvení a ornamenty než mláďata. Výzkumy v této oblasti se zabývají téměř výhradně eumelaninovými ornamenty. Jediným zkoumaným druhem s pheomelaninovým zbarvením byla sova pálená.

- Pro potvrzení zjištěných závěrů a upřesnění nalezených korelací je třeba provést další výzkumy, především pheomelaninového zbarvení a zahrnout také další taxonomické skupiny ptáků.

## 8. Přehled literatury a použitých zdrojů

- Acker P., Grégoire A., Rat M., Spottiswoode C.N., van Dijk R.E., Paquet M., Kaden J.C., Pradel R., Hatchwell B.J., Covas R., Doutrelant C., 2015: Disruptive Viability Selection on a Black Plumage Trait Associated with Dominance. *Journal of Evolutionary Biology* 28 (11):2027–41.
- Almasi B., Jenni L., Jenni-Eiermann S., Roulin A., 2010: Regulation of Stress Response Is Heritable and Functionally Linked to Melanin-Based Coloration. *Journal of Evolutionary Biology* 23 (5):987–96.
- Bentz A. B., Siefferman L., 2013: Age-Dependent Relationships between Coloration and Reproduction in a Species Exhibiting Delayed Plumage Maturation in Females. *Journal of Avian Biology* 44 (1):80–88.
- Bézières P., Ducrest A. L., Simon C., Roulin A., 2017: Circulating Testosterone and Feather-Gene Expression of Receptors and Metabolic Enzymes in Relation to Melanin-Based Colouration in the Barn Owl. *General and Comparative Endocrinology* 250:36–45.
- Bókony V., Garamszegi L.Z., Hirschenhauser K., Liker A., 2008: Testosterone and Melanin-Based Black Plumage Coloration: A Comparative Study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (8):1229–38.
- Borovanský J., 1996: Free radical activity of melanins and related substances: biochemical and pathobiochemical aspects. *Sborník lékařský* 97 (1): 49-70.
- Bortolotti G.R., Blas J., Negro J.J., Tella J.L., 2006: A Complex Plumage Pattern as an Honest Social Signal. *Animal Behaviour* 72 (2):423–30.
- Burt E. H., Ichida J. M., 2004: Gloger's Rule, Feather-Degrading Bacteria, and Color Variation Among Song Sparrows. *The Condor* 106 (3):681–686.
- Cichorek M., Wachulska M., Stasiewicz A., Tyminska A., 2013: Skin Melanocytes: Biology and Development. *Postepy Dermatologii I Alergologii* 30 (1):30–41.
- Copeland E. K., Fedorka K. M., 2012: The Influence of Male Age and Simulated Pathogenic Infection on Producing a Dishonest Sexual Signal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1748):4740–46.
- Corbel H., Legros A., Haussy C., Jacquin L., Gasparini J., Karimi B., Frantz A., 2016: Stress Response Varies with Plumage Colour and Local Habitat in Feral Pigeons. *Journal of Ornithology* 157 (3):825–37.
- Costantini D., Møller A. P., 2008: Carotenoids Are Minor Antioxidants for Birds. *Functional Ecology* 22 (2):367–70.
- D'Alba L., Van Hemert C., Spencer K. A., Heidinger B. J., Gill L., Evans N. P., Monaghan P., Handel C. M., Shawkey M. D., 2014: Melanin-Based Color of Plumage: Role of Condition and of Feathers' Microstructure. *Integrative and Comparative Biology* 54 (4):633–44.
- Dale J., Dey C. J., Delhey K., Kempenaers B., Valcu M., 2015: The Effects of Life History and Sexual Selection on Male and Female Plumage Colouration. *Nature* 527 (7578). Nature Publishing Group:367–70.
- Dauwe T., Eens M., 2008: Melanin- and Carotenoid-Dependent Signals of Great Tits (Parus Major) Relate Differently to Metal Pollution. *Naturwissenschaften* 95 (10):969–73.

- Delhey K., Szecsenyi B., Nakagawa S., Peters A., 2017: Conspicuous Plumage Colours Are Highly Variable. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 284 (1847):1–9.
- Dias R. I., Manica L.T., Gressler D., Bell J. A., Fecchio A., 2016: Plumage Coloration, Body Condition and Immunological Status in Yellow-Billed Cardinals (*Paroaria Capitata*). *Ethology Ecology and Evolution* 28 (4). Taylor & Francis:462–76.
- Diaz-Real J., Kim S. Y., Velando A., 2017: Plumage Colour and the Expression of Stress-Related Genes in Gull Chicks. *Journal of Avian Biology*, no. April:1216–25.
- van Dijk R. E., Robles R., Groothuis T. G., de Vries B., Eising C. M., 2015: Reproductive Effort of Both Male and Female Bar-Throated Apalis Apalis Thoracica Is Predicted by Ornamentation of Self and Mate. *Ibis* 157 (4):731–42.
- Ducrest A. L., Keller L., Roulin A., 2008: Pleiotropy in the Melanocortin System, Coloration and Behavioural Syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (9):502–10.
- Dunn P. O., Garvin J C., Whittingham L. A., Freeman-Gallant C. R., Hasselquist D., 2010: Carotenoid and Melanin-Based Ornaments Signal Similar Aspects of Male Quality in Two Populations of the Common Yellowthroat. *Functional Ecology* 24 (1):149–58.
- Eeva T., Lehikoinen E., 2011: Fades the Plumage of the Great Tit Air Pollution. *Society* 12 (4):607–12.
- 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 (3):156–63.
- Gaillard M., Scriba M. F., Roulin A., 2017: Melanism Is Related to Behavioural Lateralization in Nestling Barn Owls. *Behavioural Processes* 140 (May). Elsevier:139–43.
- Galván I., Alonso-Alvarez C., 2008: An Intracellular Antioxidant Determines the Expression of a Melanin-Based Signal in a Bird. *PLoS ONE* 3 (10): 1-7.
- Galván I., Alonso-Alvarez C., 2009: The Expression of Melanin-Based Plumage Is Separately Modulated by Exogenous Oxidative Stress and a Melanocortin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1670):3089–97.
- Galván I., Bijlsma R. G., Negro J. J., Jarén M., Garrido-Fernández J., 2010: Environmental Constraints for Plumage Melanization in the Northern Goshawk *Accipiter Gentilis*. *Journal of Avian Biology* 41 (5):523–31.
- Galván I., García-Campa J., Negro J. J., 2017: Complex Plumage Patterns Can Be Produced Only with the Contribution of Melanins. *Physiological and Biochemical Zoology* 90 (5):600–604.
- Giraudeau M., Mateos-Gonzalez F., Cotín J., Pagani-Nuñez E., Torné-Noguera A., Senar J. C., 2015: Metal Exposure Influences the Melanin and Carotenoid-Based Colorations in Great Tits. *Science of the Total Environment* 532 (June 2016):512–16.

- Gladbach A., Gladbach D. J., Quillfeldt P., 2011: Male Achromatic Wing Colouration Is Related to Body Condition and Female Reproductive Investment in a Dichromatic Species, the Upland Goose. *Journal of Ethology* 29 (2):243–49.
- Griffith S. C., 2000: A Trade-off between Reproduction and a Condition-Dependent Sexually Selected Ornament in the House Sparrow *Passer Domesticus*. *The Royal Society* 267 (February):1115–19.
- Griffith S. C., Parker T. H., Olson V. A., 2006: Melanin- versus Carotenoid-Based Sexual Signals: Is the Difference Really so Black and Red? *Animal Behaviour* 71 (4):749–63.
- Grunst A. S., Rotenberry J. T., Grunst M. L., 2014: Age-Dependent Relationships between Multiple Sexual Pigments and Condition in Males and Females. *Behavioral Ecology* 25 (2):276–87.
- Grunst M. L., Grunst A. S., Parker C. E., Romero L. M., Rotenberry J. T., 2015: Pigment-Specific Relationships between Feather Corticosterone Concentrations and Sexual Coloration. *Behavioral Ecology* 26 (3):706–15.
- Guindre-Parker S., Gilchrist H. G., Baldo S., Doucet S. M., Love O. P., 2013: Multiple Achromatic Plumage Ornaments Signal to Multiple Receivers. *Behavioral Ecology* 24 (3):672–82.
- Guindre-Parker S., Love O. P., 2014: Revisiting the Condition-Dependence of Melanin-Based Plumage. *Journal of Avian Biology* 45 (1):29–33.
- Hall M. L., Molles L. E., Illes A. E., 2013: Singing in the Face of Death: Male Bande Wrens *Thryophilus pleurostictus* Sing More to Playback in Their Last Breeding Season. *Journal of Avian Biology* 40 (2):217–24.
- Hegyí G., Szigeti B., Török J., Eens M., 2007: Melanin, Carotenoid and Structural Plumage Ornaments: Information Content and Role in Great Tits *Parus Major*. *Journal of Avian Biology* 38 (6):698–708.
- Hill G. E., 2006: Female Mate Choice for Ornamental Coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J., [eds]: *Bird Coloration Volume II. Function and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge: 137–200.
- Hosken D. J., Alonzo S. H., Wedell N., 2016: Why Aren't Signals of Female Quality More Common? *Animal Behaviour* 114: 199-201.
- Chakarov N., Boerner M., Krüger O., 2008: Fitness in Common Buzzards at the Cross-Point of Opposite Melanin-Parasite Interactions. *Functional Ecology* 22 (6):1062–69.
- Chatelain M., Gasparini J., Jacquin L., Frantz A., 2014: The Adaptive Function of Melanin-Based Plumage Coloration to Trace Metals. *Biology Letters* 10 (3):20140164–20140164.
- Chatelain M., Gasparini J., Frantz A., 2016: Do Trace Metals Select for Darker Birds in Urban Areas? An Experimental Exposure to Lead and Zinc. *Global Change Biology* 22 (7):2380–91.

- Jacquín L., Lenouvel P., Haussy C., Ducatez S., Gasparini J., 2011: Melanin-Based Coloration Is Related to Parasite Intensity and Cellular Immune Response in an Urban Free Living Bird: The Feral Pigeon *Columba Livia*. *Journal of Avian Biology* 42 (1):11–15.
- Jacquín L., Récapet C., Bouche P., Leboucher G., Gasparini J., 2012: Melanin-Based Coloration Reflects Alternative Strategies to Cope with Food Limitation in Pigeons. *Behavioral Ecology* 23 (4):907–15.
- Jacquín L., Récapet C., Prévot-Julliard A. C., Leboucher., Lenouvel P., Erin N., Corbel H., Frantz A., Gasparini J., 2013a: A Potential Role for Parasites in the Maintenance of Color Polymorphism in Urban Birds. *Oecologia* 173 (3):1089–99.
- Jacquín L., Haussy C., Bertin C., Laroucau K., Gasparini J., 2013b: Darker Female Pigeons Transmit More Specific Antibodies to Their Eggs than Do Paler Ones. *Biological Journal of the Linnean Society* 108 (3):647–57.
- de Jong B., Lens L., Amininasab S. M., van Oers K., Darras V. M., Eens M., Pinxten R., Komdeur J., Groothuis T.G., 2016: Effects of Experimentally Sustained Elevated Testosterone on Incubation Behaviour and Reproductive Success in Female Great Tits (*Parus Major*).” *General and Comparative Endocrinology* 230–231.
- Krištín A., Valera F., Hoi Ch., Hoi H., 2007: Do Melanin-Based Tail Patterns Predict Individual Quality and Sex in Lesser Grey Shrikes *Lanius Minor*? *Journal of Ornithology* 148 (1):1–8.
- Lindsay W. R., Barron D.G., Webster M. S., Schwabl H., 2016: Testosterone Activates Sexual Dimorphism Including Male-Typical Carotenoid but Not Melanin Plumage Pigmentation in a Female Bird. *The Journal of Experimental Biology* 219 (19):3091–99.
- Lindström J., Pike T. W., Blount J.D., Metcalfe N. B., 2009: Optimization of Resource Allocation Can Explain the Temporal Dynamics and Honesty of Sexual Signals. *The American Naturalist* 174 (4):515–25.
- Liu Y., Hong L., Wakamatsu K., Ito S., Adhyaru B., Cheng C. Y., Bowers C. R., Simon J. D., 2005: Comparison of Structural and Chemical Properties of Black and Red Human Hair Melanosomes. *Photochemistry & Photobiology* 81 (1):135–44.
- Lopez-Idiaquez D., Vergara P., Fargallo J A., Martinez-Padilla J., 2016: Old Males Reduce Melanin-Pigmented Traits and Increase Reproductive Outcome under Worse Environmental Conditions in Common Kestrels. *Ecology and Evolution* 6 (4):1224–35.
- Marasco V., Costantini D., 2016: Signaling in a Polluted World: Oxidative Stress as an Overlooked Mechanism Linking Contaminants to Animal Communication. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4 (August): 95.
- Martínez-Padilla J., Pérez-Rodríguez L., Mougeot F., Ludwig S., Redpath S. M., 2014: Intra-Sexual Competition Alters the Relationship between Testosterone and Ornament Expression in a Wild Territorial Bird. *Hormones and Behavior* 65 (5): 435–44.



- McGlothlin J. W., Duffy D. L., Henry-Freeman J. L., Ketterson E. D., 2007: Diet Quality Affects an Attractive White Plumage Pattern in Dark-Eyed Juncos (*Junco Hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61 (9):1391–99.
- McGraw K. J., Mackillop E. A., Dale J., Hauber M. E., 2002: Different Colors Reveal Different Information: How Nutritional Stress Affects the Expression of Melanin- and Structurally Based Ornamental Plumage. *Journal of Experimental Biology* 205 (23):3747–55.
- McGraw K. J., Dale J., Mackillop E.A., 2003: Social Environment during Molt and the Expression of Melanin-Based Plumage Pigmentation in Male House Sparrows (*Passer Domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53 (2):116–22.
- McGraw K. J., Safran R. J., Wakamatsu K., 2005: How Feather Colour Reflects Its Melanin Content. *Functional Ecology* 19 (5):816–21.
- McGraw K.J., 2006: Mechanics of Melanin-Based Coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 243-94.
- McGraw K. J., 2008: An Update on the Honesty of Melanin-Based Color Signals in Birds. *Pigment Cell and Melanoma Research* 21 (2):133–38.
- Minias P., Kaczmarek K., Włodarczyk R., Janiszewski T., 2014: Melanin-Based Coloration Covaries with Fluctuating Asymmetry, Nutritional State and Physiological Stress Response in Common Snipe. *Journal of Avian Biology* 45 (1):51–58.
- Montgomerie R., 2006: Analyzing Colors. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 90-147.
- Mónus F., Liker A., Péntzes Z., Barta Z., 2017: Status Signalling in Male but Not in Female Eurasian Tree Sparrows *Passer Montanus*. *Ibis* 159 (1):180–92.
- Moreno J., Møller P., 2006: Are Melanin Ornaments Signals of Antioxidant and Immune Capacity in Birds? *Current Zoology* 52 (1):202–8.
- Muck Ch., Goymann W., 2011: Throat Patch Size and Darkness Covaries with Testosterone in Females of a Sex-Role Reversed Species. *Behavioral Ecology* 22 (6):1312–19.
- Nielsen M L., Holman L., 2012: Terminal Investment in Multiple Sexual Signals: Immune-Challenged Males Produce More Attractive Pheromones. *Functional Ecology* 26 (1):20–28.
- Pagani-Núñez E., Senar J. C., 2014: Are Colorful Males of Great Tits *Parus Major* Better Parents? Parental Investment Is a Matter of Quality. *Acta Oecologica* 55: 23–28.
- Parejo D., Silva N., Danchin É., Avilés J. M., 2011: Informative Content of Melanin-Based Plumage Colour in Adult Eurasian Kestrels. *Journal of Avian Biology* 42 (1):49–60.
- Piault R., Gasparini J., Bize P., Jenni-Eiermann S., Roulin A., 2009: Pheomelanin-Based Coloration and the Ability to Cope with Variation in Food Supply and Parasitism. *The American Naturalist* 174 (4):548–56.

- Piault R., Van Den Brink V., Roulin A., 2012: Condition-Dependent Expression of Melanin-Based Coloration in the Eurasian Kestrel. *Naturwissenschaften* 99 (5):391–96.
- Poston J. P., Hasselquist D., Stewart I. R. K., Westneat D. F., 2005: Dietary Amino Acids Influence Plumage Traits and Immune Responses of Male House Sparrows, *Passer Domesticus*, but Not as Expected. *Animal Behaviour* 70 (5):1171–81.
- Prota G., 1992: An Introduction to Melanin Research. In: Prota G.: Melanins and Melanogenesis. Academic Press, New York: 1-13.
- Proulx S. R., Day T., Rowe L., 2002: Older Males Signal More Reliably. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 (1507):2291–99.
- Riley P. A., 1997: Melanin. *International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 29 (11): 1235-39.
- Rodrigo M. P., Javier M., Santiago M., 2016: Structural- and Carotenoid-Based Throat Colour Patches in Males of *Lacerta Schreiberi* Reflect Different Parasitic Diseases. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70 (12): 2017–25.
- Roulin A., Dijkstra C., 2001: Female and Male Specific Signals of Quality in the Barn Owl.” *Journal of Evolutionary Biology* 14 (2):255–66.
- Roulin A., Riols C., Dijkstra C., Ducrest A. L., 2001: Female Plumage Spottiness Signals Parasite Resistance in the Barn Owl (*Tyto Alba*). *Behavioral Ecology* 12 (1):103–10.
- Roulin A., Dijkstra C., 2003: Genetic and Environmental Components of Variation in Eumelanin and Pheomelanin Sex-Traits in the Barn Owl. *Heredity* 90 (5):359–64.
- Roulin A., Gasparini J., Bize P., Ritschard M., Richner H., 2008: Melanin-Based Colorations Signal Strategies to Cope with Poor and Rich Environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (4):507–19.
- Roulin A., Ducrest A. L., 2011: Association between Melanism, Physiology and Behaviour: A Role for the Melanocortin System. *European Journal of Pharmacology* 660 (1). Elsevier B.V.:226–33.
- Roulin A., 2014: Melanin-Based Colour Polymorphism Responding to Climate Change. *Global Change Biology* 20 (11):3344–50.
- Ruiz-De-Castañeda R., Burt E. H., González-Braojos S., Moreno J., 2012: Bacterial Degradability of an Intrafeather Unmelanized Ornament: A Role for Feather-Degrading Bacteria in Sexual Selection? *Biological Journal of the Linnean Society* 105 (2):409–19.
- Rull I. L., Nicolás L., Neri-Vera N., Argáez V., Martínez M., Torres R., 2016: Assortative Mating by Multiple Skin Color Traits in a Seabird with Cryptic Sexual Dichromatism. *Journal of Ornithology* 157 (4):1049–62.
- Saino N., Canova L., Costanzo A., Rubolini D., Roulin A., Møller A. P., 2013: Immune and Stress Responses Covary with Melanin-Based Coloration in the Barn Swallow. *Evolutionary Biology* 40 (4):521–31.

- Saino N., Romano M., Rubolini D., Ambrosini R., Caprioli M., Milzani A., Costanzo A., Colombo G., Canova L., Wakamatsu K., 2013: Viability Is Associated with Melanin-Based Coloration in the Barn Swallow (*Hirundo Rustica*). *PLoS ONE* 8 (4): e60426.
- Sepp T., Rattiste K., Saks L., Meitern R., Urvik J., Kaasik A., Hõrak P., 2017: A Small Badge of Longevity: Opposing Survival Selection on the Size of White and Black Wing Markings. *Journal of Avian Biology* 48 (4):570–80.
- Sies H., 1997: Oxidative Stress: Oxidants and Antioxidants. *Experimental Physiology* 82 (2):291–95.
- Stradi R., Pini E., Celentano G., 2001: Carotenoids in Bird Plumage: The Complement of Red Pigments in the Plumage of Wild and Captive Bullfinch (*Pyrrhula Pyrrhula*). *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* 128 (3):529–35.
- Surmacki A., Stepniewski J., Stepniewska M., 2014: Juvenile Sexual Dimorphism, Dichromatism and Condition-Dependent Signaling in a Bird Species with Early Pair Bonds. *Journal of Ornithology*, 65–73.
- Tarof S. A., Dunn P. O., Whittingham L. A., 2005: Dual Functions of a Melanin-Based Ornament in the Common Yellowthroat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1568):1121–27.
- Wakamatsu K., Tabuchi K., Ojika M., Zucca F. A., Zecca L., Ito S., 2015: Norepinephrine and Its Metabolites Are Involved in the Synthesis of Neuromelanin Derived from the Locus Coeruleus. *Journal of Neurochemistry* 135 (4):768–76.
- Ward J. M., Blount J. D., Ruxton G. D., Houston D. C., 2002: The Adaptive Significance of Dark Plumage for Birds in Desert Environments. *Ardea* 90 (2):311–24.
- Wiebe K. L., Vitousek M.N., 2015: Melanin Plumage Ornaments in Both Sexes of Northern Flicker Are Associated with Body Condition and Predict Reproductive Output Independent of Age. *The Auk* 132 (2):507–17.
- Winters C.P., Jawor J.M., 2017: Melanin Ornament Brightness and Aggression at the Nest in Female Northern Cardinals ( *Cardinalis Cardinalis* ). *The Auk* 134 (1):128–36.

## 9. Přílohy

### **Příloha 1: Rešeršní tabulka**

V rešeršní tabulce jsou uvedeny výsledky výzkumů zabývajících se závislostí melaninových ornamentů na kondičních faktorech. Výzkumy byly vyhledávány v citační databázi vědeckých prací Web of Science, pomocí klíčových slov „condition“ a „melanin“. Převážně byly ale použity výzkumy citované v metaanalytických studiích a review. Všechny uvedené studie byly publikovány mezi lety 2000 – 2018. U některých druhů nebyl určen typ zkoumaného melaninového pigmentu (v tabulce označeno jako „nerozlišen“) nebo nebyl zjištěn výskyt ornamentu karotenoidního původu („nezjištěno“). Studie byly pro potřebu rešeršní tabulky rozděleny na observační (O) a experimentální (E).

Druh	Řád	Zkoumaný kondiční faktor	Typ pigmentu	Zkoumaný typ opeření	Karotenoidní ornament	Studie	Korelace	Citace
<i>Accipiter melanoleucus</i>  (Jestřáb černohřbetý)	<i>Accipitriformes</i>	výskyt endoparazitů ( <i>Haemoproteus nisi</i> )	eumelanin	tmavost zbarvení	nezjištěno	O	-	(Lei et al. 2013)
<i>Accipiter melanoleucus</i>  (Jestřáb černohřbetý)	<i>Accipitriformes</i>	výskyt endoparazitů ( <i>Leucocytozon toddi</i> )	eumelanin	tmavost zbarvení	nezjištěno	O	0	(Lei et al. 2013)
<i>Alectoris rufa</i>  (Orebice rudá)	<i>Galliformes</i>	poměr H:L	nerozlišen	velikost černé břišní skvrny	ano (zobák)	E	samice +/- samci -	(Bortolotti et al. 2006)
<i>Apalis thoracica</i>  (Prinie světlooká)	<i>Passeriformes</i>	hmotnost	nerozlišen	velikost hrudní skvrny	nezjištěno	O	samci +	(van Dijk et al. 2015)
<i>Buteo buteo</i>  (Káně lesní)	<i>Accipitriformes</i>	výskyt ektoparazitů ( <i>Carnus haemapterus</i> )	eumelanin	tmavost zbarvení mlád'at	ano (nohy, kořen zobáku)	O	+	(Chakarov et al. 2008)
<i>Buteo buteo</i>  (Káně lesní)	<i>Accipitriformes</i>	výskyt endoparazitů ( <i>Leucocytozon toddi</i> )	eumelanin	tmavost zbarvení mlád'at	ano (nohy, kořen zobáku)	O	-	(Chakarov et al. 2008)

<i>Colaptes auratus</i>	<i>Piciformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	eumelanin	velikost skvrny na krku	ano	O	-	(Wiebe et Vitousek 2015)
<b>(Datel zlatý)</b>								
<i>Colaptes auratus</i>	<i>Piciformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	eumelanin	šířka ocasních pásů	ano	O	+	(Wiebe et Vitousek 2015)
<b>(Datel zlatý)</b>								
<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	výskyt parazitů	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	0	(Jacquin et al. 2011)
<b>(Holub domácí)</b>								
<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	počet infikovaných krvinek	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	-	(Jacquin et al. 2011)
<b>(Holub domácí)</b>								
<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	PHA reakce	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	+	(Jacquin et al. 2011)
<b>(Holub skalní)</b>								
<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	-	(Jacquin et al. 2013a)
<b>(Holub domácí)</b>								
<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	ukládání zinku v peří	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	+	(Chatelain et al. 2014)
<b>(Holub domácí)</b>								

<i>Columba livia</i> <b>(Holub domácí)</b>	<i>Columbiformes</i>	ukládání olova v peří	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	0	(Chatelain et al. 2014)
<i>Columba livia</i> <b>(Holub domácí)</b>	<i>Columbiformes</i>	ukládání zinku v peří	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	+	(Chatelain et al. 2016)
<i>Columba livia</i> <b>(Holub domácí)</b>	<i>Columbiformes</i>	ukládání olova v peří	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	+	(Chatelain et al. 2016)
<i>Columba livia</i> <b>(Holub domácí)</b>	<i>Columbiformes</i>	produkce kortikosteronu (reakce na stres)	eumelanin	tmavost zbarvení	ne	E	+	(Corbel et al. 2016)
<i>Falco eleonoare</i> <b>(Ostříž jižní)</b>	<i>Falconiformes</i>	PHA reakce	eumelanin	tmavost zbarvení	nezjištěno	E	-	(Gangoso et al. 2011)
<i>Falco tinnunculus</i> <b>(Poštolka obecná)</b>	<i>Falconiformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	eumelanin	UV chroma černého odznaku na stehně	ano	O	samice +	(Parejo et al. 2011)

<i>Gallinago gallinago</i>	<i>Charadriiformes</i>	poměr H:L	nerozlišen	tmavost zbarvení spodní plochy křídla	nezjištěno	O	-	(Minias et al. 2014)
<b>(Bekasina otavní)</b>								
<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Passeriformes</i>	hladina IgG v krevní plasmě (imunitní reakce)	nerozlišen	velikost obličejové masky	ano	O	samci +	(Dunn et al. 2010)
<b>(Lesňáček žlutohrdlý)</b>								
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Passeriformes</i>	PHA reakce	eumelanin, pheomelanin	koncentrace pigmentu	ne	E	0	(Saino et al. 2013)
<b>(Vlaštovka obecná)</b>								
<i>Chloephaga picta leucoptera</i>	<i>Anseriformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	nerozlišen	jasnost spekula (tmavý znak na křídle)	ano (nohy)	O	samci -	(Gladbach et al. 2011)
<b>(Husice magellanská)</b>								
<i>Larus michahellis</i>	<i>Charadriiformes</i>	projev ALKBH3 genu (reakce na stres)	nerozlišen	velikost skvrnitě oblasti na hlavě mláďat	ano (nohy)	O	-	(Diaz-Real et al. 2017)
<b>(Racek středomořský)</b>								



<i>Larus michahellis</i>	<i>Charadriiformes</i>	projev HSPA8 genu (reakce na stres)	nerozlišen	tmavost skvrn na hlavě mlád'at	ano (nohy)	O	+	(Diaz-Real et al. 2017)
<b>(Racek středomořský)</b>								
<i>Molothrus ater</i>	<i>Passeriformes</i>	nutriční stres	pheomelanin	hnědé zbarvení hlavy a krku	ne	E	0	(McGraw et al. 2002)
<b>(Vlhovec hnědohlavý)</b>								
<i>Panurus biamircus</i>	<i>Passeriformes</i>	kondice	eumelanin	velikost ornamentu na hřbetě	ano	O	+	(Surmacki et al. 2014)
<b>(Sýkořice vousatá)</b>								
<i>Paroaria capitata</i>	<i>Passeriformes</i>	kondice	nerozlišen	tmavost hrudní skvrny	ano	O	0	(Dias et al. 2016)
<b>(Kardinál čenohřbetý)</b>								
<i>Paroaria capitata</i>	<i>Passeriformes</i>	imunitní reakce	nerozlišen	tmavost hrudní skvrny	ano	O	0	(Dias et al. 2016)
<b>(Kardinál černořbetý)</b>								
<i>Paroaria capitata</i>	<i>Passeriformes</i>	výskyt parazitů	nerozlišen	tmavost hrudní skvrny	ano	O	0	(Dias et al. 2016)
<b>(Kardinál černořbetý)</b>								

<i>Parus major</i> (Sýkora koňadra)	<i>Passeriformes</i>	expozice kovů v peří	eumelanin	velikost břišního pruhu	ano	O	+	(Giraudeau et al. 2015)
<i>Parus major</i> (Sýkora koňadra)	<i>Passeriformes</i>	vliv kovů	eumelanin	velikost břišního pruhu	ano	O	+	(Dauwe et Eens 2008)
<i>Parus major</i> (Sýkora koňadra)	<i>Passeriformes</i>	kondice (ptilochron. výpočet)	eumelanin	velikost břišního pruhu	ano	O	0	(Hegyí et al. 2007)
<i>Passer domesticus</i> (Vrabec domácí)	<i>Passeriformes</i>	nutriční stres	nerozlišen	tmavá hrudní skvrna	ne	E	0	(McGraw et al. 2002)
<i>Plectrophenax nivalis</i> (Sněhule severní)	<i>Passeriformes</i>	imunitní reakce	eumelanin	UV chroma čených skvrn na hrudi	ne	O	-	(Guindre-Parker et al. 2013)
<i>Remiz pendulinus</i> (Moudivláček lužní)	<i>Passeriformes</i>	velikost masky	nerozlišen	hmotnost	ne	E	+	(Kingma et al. 2008)

<i>Sula dactylatra</i>	<i>Suliformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	nerozlišen	tmavost obličejové masky	nezjištěno	O	-	(Rull et al. 2016)
<b>(Terej maskový)</b>								
<i>Taeniopygia guttata</i>	<i>Passeriformes</i>	nutriční stres	eumelanin	zářivost skvrny na tváři	ano (zobák)	E	+	(D'Alba et al. 2014)
<b>(Zebříčka pestrá)</b>								
<i>Turnix suscitator</i>	<i>Gruiformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	nerozlišen	velikost skvrny na krku	nezjištěno	O	samice +	(Muck et Goymann 2011)
<b>(Perepel šupinkový)</b>								
<i>Turnix suscitator</i>	<i>Gruiformes</i>	kondice (odvozeno z měření těla)	nerozlišen	tmavost skvrny na krku	nezjištěno	O	samice -	(Muck et Goymann 2011)
<b>(Perepel šupinkový)</b>								
<i>Tyto alba</i>	<i>Strigiformes</i>	velikost srdce	eumelanin, pheomelanin	tmavost hnědého zbarvení	ne	O	+	(Roulin et Dijkstra 2001)
<b>(Sova pálená)</b>								
<i>Tyto alba</i>	<i>Strigiformes</i>	výskyt ektoparazitů (Carnus haemapterus)	eumelanin, pheomelanin	množství eumelaninových teček	ne	E	-	(Roulin et al. 2001)
<b>(Sova pálená)</b>								

Příloha 1: Rešeršní tabulka.