

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: B4106 Zemědělská specializace
Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů
Katedra: Katedra biologických disciplín
Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vliv ročního období hnízdění na poměr pohlaví mláďat
papoušků rodu *Neophema*

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.
Autor bakalářské práce: Martin Papač

České Budějovice, 2016

Zadání

Zadání

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracoval samostatně pouze s použitím literatury uvedené v seznamu citované literatury.

Dále prohlašuji, že v souladu s § 47 zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách a se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 12. dubna 2016

.....

Martin Papač

Poděkování

Poděkování patří především mému školiteli doc. RNDr. Ing. Josefu Rajchardovi, Ph.D., za vedení mé práce a neocenitelné rady, které mi poskytl. Děkuji rovněž rodině, která mi svou ohleduplností a podporou umožnila vlastní experimentální práci provést.

Abstrakt

Bakalářská práce zabývající se otázkou manipulace s poměrem pohlaví u ptáků představuje ucelený souhrn poznatků dosavadních studií věnovaných této problematice. Převratným momentem evolučního bádání bylo objevení DNA analýzy v 90. letech minulého století. DNA metoda totiž umožňovala přesně a bezchybně determinovat pohlaví. Starší práce, jež tuto metodu postrádaly a neznaly způsob, jak jinak pohlaví korektně určit, mohou být zavádějící. DNA analýza nabízí možnost stanovit poměr pohlaví v primární, sekundární a terciární fázi. Manipulace s pohlavím je velmi pravděpodobná a existuje několik hypotéz, které se ve studiích objevují. Mnoho experimentálních prací svými prezentovanými výsledky poukázalo na ultimátní příčiny a proximátní mechanismy, které jsou zodpovědné za manipulaci s pohlavím. Jejich nedostatkem však bylo malé množství dat. V literární rešerši shrnuji několik významných milníků z této problematiky. Některá z teoretických východisek byla v rámci výzkumu aplikována na vlastní soukromý chov. Cílem bakalářské práce je tedy potvrdit či vyvrátit dílčí hypotézy na příkladu chovných párů neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*). Výzkum probíhal tři roky a ze zjištěných údajů lze jednoznačně potvrdit možnost ovlivňování pohlaví u tohoto druhu papoušků, a to i přes jejich značnou domestikaci. Výsledky výzkumu ukázaly, že hlavním faktorem, který stál za manipulací pohlaví, byla rozdílná délka dne v hnízdní sezóně a pořadí hnízdění.

Klíčová slova: ptáci, manipulace s pohlavím, determinace pohlaví, DNA analýza, *Neophema splendida*

Abstract

This bachelor thesis represents complete summary of most of avian sex ratio studies. A very important moment was discovering of PCR analysis in 90's. This method enables to determine sex at molecular level. Older works which lacked PCR could not determine sex reliably and therefore their results can be misleading. PCR can determine sex ratio at primary, secondary and tertiary level. Sex ratio manipulation in birds is probable evolutionary mechanism and there are several hypothesis regarding to that. Many experimental studies have shown possible ultimate and proximate causes which are responsible for sex ratio manipulation. However, low data sample was one of the causes why they have been considered to be doubtful. I have summarized several most important points of this field within my literal review. The main goal of this study is to confirm or disprove some of the hypothesis in my breeding of Scarlet-chested Parrots (*Neophema splendida*). The research took three years and despite considerable domestication the sex ratio manipulation was proved in this species. Results show that the main factor affecting sex ratio was photoperiod during the breeding season and order of nesting.

Key words: birds, sex ratio manipulation, sex determination, DNA analysis, *Neophema splendida*

Obsah

1. Úvod	9
2. Literární přehled	10
2.1 Historie studia poměru pohlaví	10
2.2 Jak se měří poměr pohlaví (vysvětlení pojmů, proč nejsou výsledky konzistentní).....	12
2.3 Evidence k manipulaci pohlavím	15
2.3.1 Evoluční vysvětlení manipulace poměrem pohlaví	15
2.3.2 Fyziologické adaptace (preovulární manipulace)	26
3. Metodika	29
3.1 Modelový druh	29
3.2 Původ ptáků použitých v experimentu	31
3.3 Chovatelské zařízení.....	32
3.4 Krmení.....	34
3.5 Hnízdění	35
3.6 Experimentální model	37
3.7 Určování pohlaví	37
3.8 Vlastní metodika.....	39
4. Výsledky	40
5. Diskuse	43
6. Závěr	47
7. Seznam použité literatury	48
8. Seznam přílohy	52

1. Úvod

Charles Darwin a jeho evoluční teorie představují jeden z nejdůležitějších přínosů na poli přírodních věd. Teorie o přirozeném výběru partnerů jakožto hybné síle evoluce má počátky již v 19. století, přesto je dodnes podrobována celé řadě výzkumů. V současném vědeckém bádání je pozornost věnována zejména otázkám zaměřeným na manipulaci s poměrem pohlaví u různých živočišných druhů. Objevují se studie zkoumající například obojživelníky, plazy či ryby, ale pouze sporadicky nacházíme celistvé informace o možnostech ovlivňování pohlaví mláďat u ptáků.

Předkládaná bakalářská práce si proto klade za cíl vytvořit komplexní studii, jež by shrnovala a srovnávala poznatky i výsledky dosavadních badatelských prací zabývajících se touto problematikou. Dílčí teoretická východiska v další části práce aplikují na vlastní výzkum uskutečněný v soukromém chovu. Empirické poznatky budou shromažďovány z hnízdění od 24 párů neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*) s cílem zjistit, zda má, nebo nemá roční období hnízdění vliv na poměr pohlaví mláďat u zkoumaného druhu.

2. Literární přehled

2.1 Historie studia poměru pohlaví

Manipulace poměrem pohlaví je velice důležitým tématem v samotné evoluci. Příčin, které způsobují manipulaci nebo vychýlení poměru pohlaví, je několik. Teorie se liší mezi jednotlivými obratlovci. Je známo, že u některých druhů plazů je manipulace poměrem pohlaví možná například při zvýšení teploty v inkubační době. Samotná historie studia poměru pohlaví sahá až do 19. století. Podle Charlese Darwina (Darwin, 1871) je manipulace poměrem pohlaví zapříčiněna selekcí a přírodním výběrem partnerů.

Dle teorie, kterou uvádí Trivers a Willard (1973), je manipulace s pohlavím u savců možná. Pokud jsou obě pohlaví na konci reprodukčního cyklu, je zajištěna úprava poměru pohlaví potomků. V embryonálním vývoji změna proběhne tak, aby bylo zaručeno větší množství narozených samic oproti množství narozených samců. Podle Bulla a Charnova (1988) je průkopníkem v manipulaci s poměrem pohlaví Fischer. Takzvaný Fischerův model dokázal jako první frekvenční závislou selekcí objasnit vyvážený poměr pohlaví. Pokud je poměr pohlaví vychýlen v neprospěch jednoho, pro rodiče se stává výhodnějším vychýlit poměr ve prospěch druhého méně zastoupeného pohlaví. Tento proces je opakován, dokud opět nenastane rovnováha mezi oběma pohlavími.

Podle Donalda (2007) Mayr v roce 1939 zjistil, že v přírodních populacích napříč mnoha druhy a stanovišti jsou samci ve srovnání se samicemi v celkové převaze o 33 %. Tato teorie poukazuje i na výměny partnerů během života, zvláště pak u některých druhů. Takové chování je zdůvodněno tím, že oba partneři změnou získají lepší genetický protějšek či lepší teritorium. Vyšší počet samců má zapříčinit větší možnost změn partnerky a tím rozšíření genofondu a posílení vlastního druhu. Nevyváženost pohlaví byla zjištěna i u jiných druhů živočichů. Hamilton (1967) zjistil, že u parazitických vosiček je rovnovážný stav pohlaví narušen ve prospěch samic. Tato teorie byla nazvána jako local mate competition. Parazitické vosičky zůstávají od narození po celý život na jednom místě. Dospělí samci bojují o přízeň samic. Aby si tolik nekonkurovali, je pro rodiče výhodné vychýlit poměr pohlaví ve prospěch samic. Následné konflikty zmizí a nastane rovnováha. Tím je zaručen lepší průběh dalšího rozmnožování a je zvýšena jeho efektivita.

U ptáků je velmi zajímavým druhem eklektus různobarvý (*Eclectus roratus*). Heinson a kol. (1997) zkoumali vychýlený poměr pohlaví a manipulaci s ním. U tohoto druhu jako u jednoho z mála je jasný pohlavní dimorfismus již v juvenilním opeření. Čili matka dokáže v útlém věku rozpoznat pohlaví svých mládřat. Z celkového počtu 209 odchovaných mládřat převažovali samci nad samicemi o pouhých 20 jedinců. Jakmile se v budce vylíhl mladý pár, byl odchován do samostatnosti. Ne vždy tomu tak bylo v případě, kdy se vyskytli v hnízdě dva samci. Nicméně pokud se v hnízdě objevily dvě samice současně, jedna z nich byla matkou zlikvidována. Takové chování si vědci vysvětlují tím, že by mohl vznikat nerovnovážný stav ve prospěch samic, který není pro eklektu výhodný. Eklektus má výjimečnou rozmnožovací strategii v tom, že se o samici v době hnízdění stará několik samců. Zároveň se jeden samec stará o více samic. Z celé skupiny opatrovníků existuje vždy jeden alfa samec, přičemž většina narozených potomků je zplozena právě tímto super samcem. Ostatní samci mají občasné právo na páření, za to se o samici starají a nosí jí při odchovu mládřat potravu. Z počtu 27 mládřat odchovaných jednou samicí mělo 21 jedinců stejného otce. Tudíž existuje důkaz, že eklektové jsou schopni manipulace pohlavím. Pokud se vyskytne situace, že pohlaví mláděte není v embryonálním vývoji upraveno matkou, musí být stav upraven likvidací jednoho z potomků.

Teorií, kterou se zabýval Clark (1978), lze poukázat na manipulaci pohlavím mládřat z důvodu potravní konkurence. Tato práce zobrazuje kombu velkou (*Otolemur crassicaudatus*), kde je manipulace pohlavím ve prospěch samců zdůvodněna potravní konkurencí. Tento typ konkurence se nazývá local resource competition. Mladí samci na rozdíl od samic se u tohoto druhu zdržují v rodinných kruzích krátkou dobu. Proto rodiče vychýlí poměr pohlaví ve prospěch samců, čímž se zbaví potravních konkurentů v blízkém okolí.

Dalším klíčovým okamžikem ve studiu poměru pohlaví je Trivers-Willardova teorie (Trivers a Willard, 1973). Jedná se o vychýlení poměru pohlaví mládřat rodiči ve prospěch toho pohlaví, které má v dalších generacích větší možnost se rozmnožit a zajistit tak udržení populace. Tato práce v okruhu studia manipulace pohlavím je jednou ze stěžejních. Řadí se mezi tzv. fakultativní manipulace.

2.2 Jak se měří poměr pohlaví (vysvětlení pojmů, proč nejsou výsledky konzistentní)

Rozlišovat pohlaví na více kategorií je nutné ke stanovení ultimátních příčin a proximátních mechanismů. Prvním termínem u manipulace s pohlavím jsou pohlavně specifické faktory. Tyto faktory jsou nezbytné a přímo zajišťují přežití daného pohlaví v odlišném stádiu ontogenetického vývoje. Primární poměr vyjadřuje stav při početí mezi samčím a samičím pohlavím ve vejci v době, kdy je vejce sneseno. Samičky jsou u ptáků heterogametické, a proto je výsledný poměr pohlaví doslova v jejich moci. Pohlaví ptáků se může lišit v závislosti na životním prostředí, podmínkách či fyzické kondici samice. Hormony, které samice produkuje, mohou mít vliv na primární poměr pohlaví mláďat.

Práce, která byla prováděna na holubovi skalním (*Columba livia*) a příbuzném holubovi hřivnáčovi (*Columba palumbus*), prokázala manipulaci s pohlavím. Tyto dva druhy snášejí v každé snůšce dvě vejce. Pokud byla uměle vyvolána léčba pomocí kortikoidů u dospělých samic, ve snůšce se v prvním vejci objevilo samičí pohlaví. Jestliže byla tato uměle vyvolaná léčba použita u dospělých samců, první snesené vejce vždy obsahovalo samčí pohlaví (Groelich – Jansson a kol., 2013).

Sekundární poměr mezi samčím a samičím pohlavím vyjadřuje finální počet samců a samic, které se vylíhly. Podle Decoux (1997) je sekundární poměr pohlaví ovlivněn kvalitou prostředí, jeho úživností. Decoux zkoumal sekundární pohlaví u rodu myšáků (*Colius*), kde jedna z testovaných skupin pocházela z velmi chudé oblasti, co se úživnosti týče. Druhá pozorovaná skupina se nacházela v oblasti s velmi vysokou hojností potravy. V první oblasti s nízkou úživností byl produkován nadpočet samičího pohlaví. Ve druhé skupině bylo naopak produkováno zvýšené množství samců v sekundárním poměru pohlaví.

Tuto teorii Decoux vysvětluje tak, že pokud rodiče vychýlí poměr ve prospěch samic, je šance, že nebude každá samice oplodněna, čímž je zajištěno držení populace v míře únosné pro dané prostředí. Naopak v případě nadpočtu samců je prokázáno, že drtivá většina pohlavně dospělých samic má na výběr z více partnerů, čímž vzniká téměř 100% naděje, že se populace nadále rozvine. Pro prostředí, kde je nízká produkce potravy, by to mohlo mít za následek nedostatek potravy a tím strádání většiny jedinců.

Terciárním poměrem pohlaví je vyjadřován počet samců a samic, kteří byli schopni opustit hnízdo a dožít se dospělosti. Saino a kol. (2013) prováděli výzkumnou práci na vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*). Jedná se o druh, který je migrační a zároveň vysoce filopatrický. Samec vždy vybírá hnízdní lokalitu. Vrací se na místo, kde se narodil, a tím určuje, jakou šanci na přežití bude mít jeho potomstvo. Pokud je samčím rodištěm lokalita se zhoršujícími se podmínkami, odchov není početný, čímž se velmi snižuje šance na rozvoj populace. U vlaštovky obecné je větší úmrtnost přisuzována samcům. Jsou více náchylní na změnu ekologických podmínek a rovněž délka života je kratší, než je tomu u samic. Příčinou úbytku jejich stavu je právě to, že jsou vysoce fixováni na své rodiště, tudíž jestliže se během let mění ekologické podmínky na místě jejich narození k horšímu, znamená to velký problém pro jejich populaci. Pokud nastávají nepříznivé podmínky, jsou ptáci schopni vychýlit pohlaví ve prospěch samic. Taková manipulace s pohlavím má za následek, že odchované samičky jsou další rok přivedeny samci do jiného (lepšího) prostředí a do svého rodiště se nevrátí. Naopak v lokalitě, kde se ekologické podmínky zlepšovaly, byla jasná převaha mladých samců.

Velmi důležitým aspektem v měření poměru pohlaví je časový průzor našeho pozorování. Jsou známy studie, v nichž je prokázáno, že rodiče manipulují pohlavím během celého hnízdního období. Na začátku hnízdění se líhnou například samice a na konci hnízdního období naopak převažují samci.

Daan a kol. (1996) uvádí, že tyto způsoby manipulace jsou přímo závislé na době pohlavní dospělosti. Například u samic je delší věková hranice pro dosažení pohlavní dospělosti než u samců. Proto se v prvních hnízdech líhnou převážně samice. Kdybychom dali dohromady data z průběhu celého roku, vyjde takřka rovnovážný stav obou pohlaví, kdy mírně převažují samci. To znamená, že terciární poměr pohlaví je bez výjimečného vybočení jednoho z pohlaví.

Pravděpodobně nejvýznamnějším milníkem v měření poměru pohlaví bylo období 90. let minulého století. Určení pohlaví pomocí metody DNA a její uvedení v praktické používání umožnilo posunout toto odvětví do jiné úrovně. Dle Korstena a kol. (2006) je možné naprosto spolehlivě určit pohlaví narozených mláďat krátce po vylíhnutí, dokonce i u embryí ve vejcích, která se nestačila plně vyvinout a vylíhnout se. V minulosti, kdy se tyto testy neprováděly, bylo mnoho studií tímto

nedostatkem postiženo (Sheldon, 1998). Pomocí metody DNA bylo možné dokázat nevyrovnaný poměr mezi samčím a samičím pohlavím.

Podle Komdeura a Pena (2002) i přes aktuální možnosti určení pohlaví pomocí DNA je mnoho studií s nerelevantními výsledky neplatných. Dle jejich teorie se nevěnuje dostatečná míra pozornosti historii a fyziologii ptáků. Většina prací není prováděna v laboratorních podmínkách, není zajištěno, že podmínky pro všechny jedince jsou stejné. Nedávné experimentální práce, které byly prováděny v laboratořích, ukazují slibné výsledky. Pokud má být zajištěna objektivita výsledků, musí se experimenty provádět v přísných laboratorních podmínkách, ale i tak není zajištěn plnohodnotný úspěch.

Vyskytuje se velký počet faktorů, které mají schopnost manipulovat s pohlavím. Pouze zřídka bylo dokázáno, že jejich účinek je skutečně přímo zodpovědný za změnu pohlaví. Proximální mechanismy a ultimální příčiny jsou velmi variabilní. Jaká variabilita existuje u těchto faktorů, je zatím velkou neznámou. Každý faktor s sebou může nést spojitost s určitým druhem. Proto se tyto faktory mezi jednotlivými druhy ptáků liší. Z tohoto důvodu je nutností porovnávat výsledná data pouze od jednoho druhu. Tudíž byl v mé experimentální práci zvolen pouze jeden druh, aby byla co nejvíce zajištěna objektivita.

Proč nejsou výsledky konzistentní lze ukázat i na studii Badyaeva a kol. (2002). Tento experiment se zabýval pozorováním dvou populací hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*). V přírodě tento druh zasahuje až na západ USA. V roce 1935 se podařilo několika jedincům osídlit jihovýchod USA. V experimentální práci bylo zjištěno, že hýlové mexičtí jsou schopni zredukovat úmrtnost vlastních mláďat pomocí manipulace pohlavím. Bylo dokázáno, že rodiče změnili pořadí líhnutí v závislosti na životních podmínkách osídleného teritoria. Samice se líhly z prvních vajec v Alabamě, zatímco v Montaně se z většiny prvních vajec vyklubali samci. Tímto modelem bylo dokázáno, že manipulací s pohlavím ptáci umějí zvýšit svou šanci na rozvoj populace. Tato experimentální práce byla prováděna na obou populacích současně. Je naprosto zřetelné, že kdyby se prováděly dvě samostatné studie, budou výsledky rozporuplné. Dokonce by napovídaly tomu, že ptáci nejsou schopni ovlivnit pohlaví mláďat.

V této části bakalářské práce bylo poukázáno na to, že poměr pohlaví jako veličina je problematicky měřitelný. Podle Pikea a Petrieho (2003) obecné

srovnávací studie a metaanalýzy vykazují jasné nedostatky a jsou nevyhovujícím prostředkem pro sledování manipulace s pohlavím u ptáků.

2.3 Evidence k manipulaci pohlavím

Ovlivnění pohlaví mláďat je způsobováno z různých důvodů a je zapříčiněno několika faktory. Tyto faktory mohou být ovlivněny prostředím, dostupností potravy, atraktivitou samce nebo rozdílnou pohlavní dospělostí.

2.3.1 Evoluční vysvětlení manipulace poměrem pohlaví

Kvalita a dostupné množství potravy

Podle Hasselquista a Kempnaerse (2002) je jednou z příčin manipulace pohlavím dostupnost potravy. Rodiče ovlivní pohlaví ve prospěch toho, které je pro ně výhodnější k další reprodukci. U některých druhů je vývoj mláďat rozdílný mezi pohlavími, proto je pro jeho zdárné odchování zapotřebí větší množství potravy než u druhého pohlaví. Experimentální práce, která se zabývala touto problematikou, zvolila jako pozorovaný druh puštíka obecného (*Strix aluco*). Tato studie poukazuje na markantní nerovnováhu v poměru pohlaví ve prospěch samic. V červnu, kdy byla vysoká četnost hrabošů, kteří tvoří hlavní kořist puštíka obecného, rodičovské páry zmanipulovaly pohlaví ve prospěch samic. V této době přetlaku hrabošů mláďata puštíka obecného byla krátce vylíhlá. Při odchovu mláďat je kondice mladých samiček při opuštění hnízda přímo závislá na jejich velikosti. Samci však takovou závislost nevykazují a jejich velikost není ukazatelem jejich kondice. Tato práce probíhala v roce 1994 a 1995. Celkový počet pozorovaných mláďat činil 186. Pro určení pohlaví byla použita metoda DNA. Tato práce nemusí zobrazovat primární ani sekundární poměr pohlaví. Nebyla sledována úmrtnost v embryonálním vývoji. Avšak mortalita mláďat v době, kdy byla krmena rodiči v hnízdě, byla poměrně vysoká. V roce 1994 se jednalo o 14,5 % a v roce 1995 dokonce o 31,4 %.

Práce, která se zabývala podobnou problematikou, byla prováděna u vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*). Byl zkoumán vliv počasí a dostupnosti potravy na početnost odchovů a velikost odchovaných mláďat. Tato studie probíhala po dobu 25 let ve východním Ontariu. Vlhovci začali dříve hnízdit v letech, kdy bylo teplé jaro a dostupnost potravy, ale v zimním období byly velmi nízké teploty. To zapříčinilo, že hnízdní období trvalo delší dobu, čímž mohlo být vyprodukováno

větší množství mláďat. V tomto případě se jeví, že samice neupravovaly pohlaví potomků, ale snažily se odchovat co možná největší počet mláďat. Tento jev si vědci vysvětlují tím, že v předešlé tuhé zimě došlo k větším ztrátám a úhynům. Z toho důvodu se samice snažily doplnit stav populace tak, aby nebyla ohrožena. V období, kdy zima byla mírná, nebyl odchov tak početný. Pokud byly teploty v zimě příznivé, obvykle se na jaře dostavily výkyvy počasí. Tyto výkyvy měly za následek ztráty v prvních hnízdech z důvodu nedostatku potravy a tím byla snížena početnost odchovů. V dalších hnízdech bylo zřejmé, že samice manipulovaly pohlavím ve prospěch samic, čímž zvýšily šance na větší rozvoj populace v následujících letech (Weatherhead, 2005). Obě zmíněné studie přímo korespondují s Trivers-Willardovou hypotézou (Trivers a Willard, 1973).

Další studie, která poukázala na závislost výživy matky a poměru pohlaví mláďat při hnízdění, zkoumala zebřičku pestrou (*Taeniopygia guttata*). Bylo zjištěno, že dostupnost kvalitní potravy je přímo úměrná s velikostí snesených vajec. Byl zkoumán příznačný vztah mezi kvalitou krmné dávky a koncentrací dvou hormonů ve žloutku samčích a samičích vajec. V prvním případě byla předkládána vysoce kvalitní a bohatá strava. Vejce byla po snesení ihned přesunuta do umělé líhně a inkubována po dobu 72 hodin. Následně bylo determinováno pohlaví. Poté byla strava nahrazena velmi chudou směsí. A opět byla vejce odebrána a následně po 72 hodinách inkubace určeno pohlaví. Neoplozená vejce v „dietním“ programu obsahovala více testosteronu nežli vejce z prvního hnízdění s kvalitní stravou. Výsledky ukázaly, že pokud byla při hnízdění dostupná kvalitní strava, líhlo se více mladých samiček. Pokud byl nedostatek stravy a byla málo kvalitní, líhlo se větší procento samců. To dokazuje manipulaci s pohlavím u tohoto druhu, která je přímo závislá na dostupnosti a kvalitě potravy v hnízdním období (Rutstein a kol., 2005).

Studii na podobné bázi provedl Martins (2004). V době experimentu byla mláďata postupně odebírána od rodičů a následně ručně dokrmena. Cílem bylo zjistit, zda hmotnost při opuštění hnízda je závislá na kvalitě a množství potravy. Výsledky názorně ukázaly, že hmotnost při opuštění hnízda je u samiček variabilní a závislá na množství krmení. Zatímco u samců bylo prokázáno, že hmotnost samců není přímo úměrná tomu, čím a jak jsou krmeni. Samci měli stejnou hmotnost při krmení rodiči chudou dávkou a rovněž při ručním dokrmování pomocí bohaté výživy.

Experiment, který prováděli Rutkowska a Cichoń (2002), se zabýval studií, kde experimentálním druhem byla rovněž zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*). Vzhledem k tomu, že zebříčka pestrá má výrazný pohlavní dimorfismus, reprodukční hodnota obou pohlaví se může lišit v závislosti na kondici matky. U samic, kterým byla předkládána chudá potrava sedm týdnů před snesením prvních vajec a následně po snesení prvního navýšena potrava a příjem proteinů, se hmotnost dalších snesených vajec výrazně zvětšila. Avšak tato studie ukazuje, že hmotnost vejce nijak nesouvisí s pohlavím následně vylíhnutého mláděte. Dokonce bylo zjištěno, že hmotnost samců byla větší než hmotnost samic. Zároveň se potvrdila větší úmrtnost samců v embryonálním vývoji.

Další velmi zajímavá studie poukazující na manipulaci pohlavím mlád'at se zabývala ohroženým endemitem z Nového Zélandu. Papoušek kakapo soví (*Strigops habroptila*) je velký nelétavý noční pták. Pro tento druh jsou typické takzvané leky. Samci mohou vážit o 30–40 % více než samičky. V přírodě se jedná o kriticky ohrožený druh. V roce 2002 bylo monitorováno 62 kusů. Tento papoušek je zařazen v programu na záchranu druhu. Právě pro zachování druhu jsou na některých místech tyto papoušci přikrmováni, aby byla větší šance pro zdárný odchov mlád'at. Bylo potvrzeno, že samice v lepší kondici, které byly přikrmovány, jsou schopny odchovávat více potomků a zároveň vzácnější pohlaví. V oblastech, kde nedocházelo k umělému přikrmování, bylo výrazněji zastoupeno samičí pohlaví. U přikrmované populace došlo k vychýlení pohlaví ve prospěch samců. Tato studie je výjimečná tím, že jako jedna z mála byla zkoumána u polygynního druhu. Rovněž se jedná o využití evoluční teorie v praxi pro zachování druhu. Možnou nevýhodou z hlediska objektivity této teorie bylo, že uvedený experiment začal v roce 1978. Z tohoto důvodu nebylo možné určit pohlaví v embryonálním vývoji pomocí metody DNA u několika snesených vajec (Clout a kol., 2002).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti mlád'at

Faktorem, který přímo ovlivňuje složitost odchování samčího nebo samičího pohlaví, je rozdíl ve velikosti mlád'at. Hypotéza, která se nazývá Fischerova, pojednává o vychýlení pohlaví ze strany rodičů ve prospěch jednoho z nich. Pokud se stane, že jedno pohlaví u daného druhu potřebuje větší množství potravy pro zdárný růst, rodiče jsou schopni pohlaví ovlivnit ve prospěch méně náročného pohlaví. Tím

zajistí, že vývoj bude zdárně probíhat a nedojde ke strádání mlád'at nebo případnému úhynu (Hamilton, 1967).

Howe (1977) zkoumal pohlavní dimorfismus mlád'at u vlhovce nachového (*Quiscalus quiscula*). U tohoto druhu je patrný pohlavní dimorfismus ve prospěch samců, kteří jsou větší než samice. Tato práce měla poukázat na schopnost chovné samice předpovídat životní podmínky v daném prostředí v průběhu hnízdění. Vzorky pro určení pohlaví byly odebrány z celkového počtu 410 mlád'at a nevylihnutých vajec vlhovců. Na začátku hnízdní sezóny, kdy je potravní dostupnost nižší a životní podmínky rovněž nejsou ideální, bylo pohlaví vychýleno ve prospěch menších samic. V dalším hnízdění předpovídaly samice lepší životní podmínky pro odchov mlád'at, a tak upravily pohlaví ve prospěch samců, kteří jsou větší. Výsledný, tzn. terciární poměr pohlaví za jedno hnízdní období byl v rovnováze.

Jiná studie, která se zabývala pohlavním dimorfismem mlád'at, probíhala na tereji modronohém (*Sula nebouxi*). Torres a Drummond (1999) dokázali, že pokud jsou investice na odchov jednoho pohlaví větší, rodičovský pár vychýlí poměr pohlaví ve prospěch druhého, méně náročného pohlaví. Samice jsou u tohoto druhu těžší zhruba o 32 % než samci. Z tohoto důvodu jsou pravděpodobně náročnější na péči a množství potravy. Tento experiment probíhal od roku 1989, a to na celkovém počtu 751 mlád'at. Početnost samců se pohybovala od 56 do 70 % v období chudším na dostupnost potravy. Terejové jsou závislí na teplotě moře, což přímo souvisí s hojností potravy. Obvykle při snesení dvou vajec se ze 33 % mládě nevylihlo. U mlád'at, jež se nevylihla, bylo pohlaví určeno pomocí histologické analýzy gonád. Sekundární a terciární poměr pohlaví byl takřka identický, a to 56 a 57 %. Myšlenkou této práce bylo, že při nedostatku potravy je výhodnější produkovat méně náročné pohlaví, ale zdárně jej vychovat, nežli investovat do dražšího pohlaví a nedostatkem potravy o mládě přijít úplně.

Rozdílný věk pohlavní dospělosti

Daan a kol. (1996) uvádí, že jedním z důležitých a poměrně často se objevujícím faktorem, který zapříčiní manipulaci pohlavím, je rozdílný věk pohlavní dospělosti. Tato metoda se shoduje s Trivers-Willardovou hypotézou (Trivers a Willard, 1973). Většina experimentálních prací byla testována na dravcích (Falconiformes). U dravců je podle autorů nejen rozdíl ve velikosti mlád'at, ale rovněž rozdílný věk pohlavní dospělosti.

Doba, za kterou je dané pohlaví vyspělé a schopné se dále rozmnožovat, je různá a závislá například na velikosti druhu. Lewis a kol. (2004) popsali ve svém experimentu vliv délky světelného dne na dospívání u brojlerů. Ptáci byli rozříděni do několika skupin. Délky dne od vylíhnutí brojlerů činily 10, 11, 12, 13, 14 nebo 16 hodin. Tento experiment probíhal 17–20 týdnů tak, aby ptáci dosáhli hmotnosti 2 100 g. Samice, které byly udržovány v režimu 10 a 11 hodin světelného dne, byly podstatně rychleji dospělé než samice s delší světelnou délkou dne. Vědci nepotvrdili žádný významný vztah mezi délkou dne a věkem při dosažené hmotnosti 2 100 g. Rychleji rostoucí ptáci jsou pohlavně zralí přibližně o deset dnů dříve než tradičně chovaní brojleři.

Studie, která se zabývala rozdílným věkem dosažení pohlavní dospělosti, si zvolila jako modelový druh motáka pochopa (*Circus aeruginosus*). Celkový počet zkoumaných mláďat činil 2 260. Pohlaví bylo determinováno podle rozdílné morfologie běháků. Určit pohlaví touto metodou je však možné až ve stáří 20 dnů. Výsledky odhalily vychýlení ve prospěch samčího pohlaví, a to v 54,8 %. Tento poměr však vyjadřuje zejména primární poměr pohlaví. Manipulace s pohlavím byla patrná u prvních dvou snesených vajec. Je známo, že první vylíhlá mláďata, ať už se jedná o jakýkoliv druh, mají lepší předpoklady pro život a vyšší naději na přežití. Právě u těchto prvních dvou snesených vajec byla úmrtnost mláďat nejnižší (Zijlstra a kol., 1992).

Další studie zaměřená na dravé ptáky zkoumala poštolku obecnou (*Falco tinnunculus*). Výzkum probíhal po dobu 10 let a práce obsahovala vzorky ze 3 765 mláďat. Determinace pohlaví byla provedena pomocí rýdovacích per, která vědci mláďatům vytrhávali ve věku 20 dnů. Ocasní pera vykazují jasnou variabilitu ve zbarvení mezi samcem a samicí. Výsledky experimentální práce prezentují klesající trend samčího pohlaví postupem hnízdní sezóny. Samci poštolky obecné jsou pohlavně dospělí ve věku jednoho roku. Pokud rodičovský pár vychýlí pohlaví ve prospěch samců na začátku hnízdní sezóny, mají mladí samci možnost rozmnožování již v nadcházející sezóně, což může zvětšit populaci a tím zajistit dostatek potomstva pro zachování druhu (Dijkstra a kol., 1990).

Následující experimentální práce se zabývala studií ostříže jižního (*Falco eleonora*). Pro určení pohlaví byla použita metoda PCR u 95 % mláďat. Celkový počet vzorků činil 1 028 v časovém rozmezí let 1997–2001. Všechna zkoumaná mláďata se vylíhla v době mezi 11. srpnem a 12. zářím. Výsledky zobrazily celkový

poměr pohlaví 52,1 % ve prospěch samců. Samčí pohlaví je přímo spojeno s pořadím snesení vajec. Samci se vždy líhli jako první. Vědci vysvětlují tyto výsledky tak, že samci, kteří se vylíhnou dřív, jsou zdatnější a mohou dříve investovat do svých potomků než samci, kteří se líhnou později (Ristow a Wink, 2004).

Olsen a Cockburn (2004) poukázali na opačný vývoj ovlivnění pohlaví. Experimentální práce probíhala u sokola stěhovavého (*Falco peregrinus*). Počet prověřovaných ptáků byl 270. Podle této studie se na začátku hnízdního období líhnou ve větším počtu samice než samci. Finální sumarizace obou pohlaví ukazuje takřka vyrovnaný trend, avšak stále je nepatrná převaha samic. U sokola stěhovavého můžeme pozorovat rozdíl ve velikosti pohlaví, kde mladé samice jsou větší než samci. Tento experiment přímo zapadá do teorie local resource competition. Samice u sokola stěhovavého nesetrvávají v rodném teritoriu a hledají si nová území. To může vézt k myšlence, že rodiče vychýlí pohlaví ve prospěch samic, aby si nevytvářeli potravní konkurenty. Tato práce není v souladu s Fisherovou teorií, dle níž by rodiče měli podporovat vyvážený poměr pohlaví. Pokud je však jedno pohlaví náročnější na odchov, je snaha rodičů vychýlit poměr ve prospěch méně náročného (levnějšího) pohlaví. V tomto případě se může zdát, že by měl být poměr vychýlen ve prospěch menších samců, nicméně tomu tak není (viz Pohlavní dimorfismus ve velikosti mláďat).

Pokud se podíváme na studii zabývající se touto problematikou u papoušků, může nám napovědět experimentální práce na rosele Pennantově (*Platycercus elegans*). Výzkum probíhal po dobu čtyř let a celkově bylo určeno 158 vajec. Determinace pohlaví byla prováděna pomocí metody DNA. Vždy na začátku hnízdní sezóny bylo v hnízdech zjištěno větší množství samic. Podíl samců se zvyšoval postupně během hnízdní sezóny. Samice rosel Pennantových mohou získat výhodu při brzkém vylíhnutí. Tyto samice z prvních hnízd mají šanci se rozmnožit již následující hnízdní sezónu, protože pohlavní dospělost u samic činí právě jeden rok. U samců je možné rozmnožování až v pozdějším věku, a to přibližně dvou let. Proto dle této studie rodiče manipulují pohlavím ve prospěch samic, aby se mohly rozmnožit již následující rok. Samci narození v průběhu hnízdní sezóny mají čas pohlavně vyspět během následující hnízdní sezóny, kdy se jejich sestry budou již rozmnožovat. Rovněž takto rodiče zvýhodní své dcery před bratry, pokud se jedná o potravní konkurenci. Rosela Pennantova se po hnízdním období sdružuje v rodinné skupinky, anebo se spojuje ve větší hejna. Pokud by samci byli líhnuti na začátku

sezóny, měli by výhodu před svými mladšími sestrami a mohli by je utlačovat. V tomto experimentu bylo zaznamenáno i pořadí, v jakém byla snesena vajíčka. To napovídá, že manipulace probíhala rovněž pomocí prvního vajíčka (Krebs a kol., 2002).

Zmíněné studie, které se zabývaly rozdílným věkem pohlavní dospělosti, mají jednu společnou nevýhodu. U mláďat nebyla prováděna determinace pohlaví pomocí DNA analýzy. Rovněž zvýhodnění jednoho z pohlaví nebylo tak markantní, aby bylo naprosto jasné, že je výsledek spolehlivý. Pouze experimentální práce s roselou Pennantovou využila metodu DNA pro určení pohlaví. Bohužel nebyl brán zřetel na embryonální mortalitu, což může být v konečné fázi klíčové. Vzhledem k tomu, že vědci neprezentovali uspokojivé důkazy, jeví se tato ultimátní příčina manipulace s pohlavím mláďat jako neprokazatelná. Výhodou těchto prací je velké množství zpracovávaných dat, obzvláště pak v některých zmíněných studiích.

Dle prací je zřejmé, že manipulace s pohlavím probíhala převážně v prvních snesených vejcích. První vylíhlá mláďata obvykle vykazují nejnižší mortalitu, což by mohlo dokazovat, že se rodičům vyplatí investovat do manipulace pouze u prvních potomků, kteří mají větší šanci na přežití (Hasselquist a Kempenaers, 2002). Pokud by se tyto studie zopakovaly s pomocí DNA metody, mohlo by se dojít k jasnějšímu závěru.

Atraktivita samce

Trivers a Willard (1973) uvádějí, že pro rodičovský pár je výhodnější zmanipulovat pohlaví ve prospěch toho pohlaví, které má větší pravděpodobnost reprodukce. Do této kategorie patří právě atraktivita samce. Ta je přímo odpovědná za vznik dalších generací při výběru partnera samicí. Zbarvení peří, tvar těla a další znaky potomci dědí. Z tohoto důvodu je pro samici velmi důležitý výběr kvalitního partnera, aby zvýšila šanci svého potomstva na rozmnožování (Darwin, 1871).

Jedna z nejvýznamnějších studií, která se zabývala vlivem atraktivity samce na pohlaví mláďat, byla vypracována na lejsku bělokřídlém (*Ficedula albicollis*). Samci u tohoto druhu mají dimorfní velikost bílé skvrny na čele. Tímto znakem se řídí samičky při výběru potenciálního partnera. Ve zmíněné experimentální práci vědci studovali vliv velikosti této skvrny na čele samců na manipulaci s pohlavím mláďat ve prospěch samců. Výsledky ukázaly, že tento znak je dědičný v dalších generacích a přímo odpovědný za počet narozených mladých samců. Naopak

manipulace ze strany samice byla vyvrácena a bylo potvrzeno, že samice u tohoto druhu nemá žádný vliv na vychýlení poměru pohlaví. Determinace pohlaví mládřat i dospělých ptáků byla prováděna pomocí analýzy DNA. U tohoto lejska bělokřídlého byla pozorována převážně monogamie. Nicméně se vědci setkali také s polygynií, kde bylo zvýhodnění samčího pohlaví ještě výraznější (Ellegren a kol., 1996).

U některých druhů ptáků jsou pro samici nejdůležitějším kritériem při výběru partnera strukturální znaky u samců, které slouží jako ozdoba. Pro člověka jsou tyto znaky neviditelné, jelikož je možné je pozorovat pouze pod ultrafialovým zářením o vlnové délce 320–400 nm. Ptáci mají schopnost tyto znaky pozorovat a rozlišují jejich výraznost. Sytost a kvalita těchto znaků přímo zobrazuje, v jaké kondici se samec nachází. Jedna z experimentálních prací se zabývala studiem sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), kde samci vykazovali jasný dimorfismus v intenzitě ultrafialové oblasti. Prokázalo se, že pohlaví mládřat bylo vychýleno ve prospěch samců u těch párů, kde chovný sameček měl velmi intenzivní ultrafialové znaky. Vysoká odrazivost ultrafialového záření tak byla předána co největšímu počtu mladých samečků a tím zvýšena jejich šance na jejich vlastní rozmnožování. Tato studie poukázala na neočekávané množství kontroly primárního pohlaví u sýkory modřinky (Sheldon a kol., 1999).

Druhá studie, která se zabývala sýkorou modřinkou (*Parus caeruleus*), zkoumala rovněž závislost odrazivosti ultrafialového záření u samců na počet odchovaných samců. Tato studie sbírala vzorky po dobu dvou let. U tohoto druhu panuje silná teritoriální agrese mezi hnízdícími páry, z čehož vyplývá, že se jedná o striktně monogamní druh. Počet mládřat, u nichž bylo determinováno pohlaví, činil 389 kusů. Určení pohlaví probíhalo od 9. dne věku mládřat. Díky metodě DNA měli autoři možnost determinovat pohlaví také u nevyvinutých embryí, kde nebyla zjištěna žádná významná odchylka od rovnovážného stavu. Výsledky experimentu dokázaly, že pohlaví mladých samců je závislé na fenotypové atraktivitě a kondici otce, jak uvádí ve své teorii Sheldon a kol. (1999). Nicméně v této experimentální práci na rozdíl od předešlé studie vědci upozorňují, že samice jsou schopny manipulovat primárním poměrem pohlaví na úrovni meiózy (Svensson a Nilsson, 1996).

Studie, která zkoumala lejska bělokřídlého (*Ficedula albicollis*), brala jako hlavní znak bílou skvrnu na čele samců. Ta neodráží ultrafialové záření, ale

rozhodující je pro samičky její velikost. Naopak u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) je hlavním znakem korunka samců, která ultrafialové záření odráží. Sheldon a kol. (1999) se pokusili potvrdit nebo vyvrátit tuto teorii na svém vlastním pokusu. Celkový počet mláďat činil 590, přičemž primární pohlaví bylo určeno u 63 % embryí. Pomocí těchto dat byla teorie testována. Na korunku samců byla nanesena chemická látka, která rozdílným způsobem odrážela ultrafialové záření. Experiment potvrdil, že výběr samic a následné vychýlení v poměru pohlaví ve prospěch samců je přímo závislé na odrazivosti UV záření u samců.

Všechny tyto práce přinášejí totožné výsledky, jež potvrzují manipulaci pohlavím ve prospěch samců, která je přímo závislá na atraktivitě chovného samce. Pouze teorie Svenssona a Nilssona (1996) poukazuje na schopnost samice vychýlit poměr pohlaví v období meiózy.

Zavádějící může být studie, kterou prezentoval Sheldon a kol. (1999). Pokud byla samcům nabarvena korunka chemickou látkou, mohli se tito jedinci chovat nepřírozeně. Rovněž samičky mohly tyto samce vnímat jako nestandardně zbarvené a pochybovat o jejich zdatnosti. Tím mohli samci získat větší nebo menší obdiv a ochotu samic se s nimi pářit, čímž by výsledný poměr pohlaví mohl být narušen.

Přítomnost helperů

Jedním z faktorů, který může ovlivnit poměr pohlaví mláďat, je přítomnost tzv. pomocníků (helperů). Těmito jedinci jsou zpravidla první odchovaná mláďata v hnízdní sezóně, která setrvávají u rodičů. Následně hlavně mladé samičky pomáhají rodičům s krmením svých mladších sourozenců. Tito starší jedinci jsou schopni svou pomocí ušetřit rodičům až 1/3 v krmení mláďat (Hasselquist a Kempnaers, 2002). Pro rodiče může být výhodné vychýlit pohlaví ve prospěch toho, které je jim nápomocné v dalším odchovu mláďat. Tento faktor však může zapříčinit zároveň potravního konkurenta, který setrvává v rodičovském teritoriu. Proto takové přizpůsobení v podobě pomocníků může narazit na rozpor s teorií local resource competition a local mate competition.

Legge a kol. (2001) prováděli studii chovu ledňáka obrovského (*Dacelo novaeguineae*) a vliv sociální skupiny na plodnost a pohlaví potomstva. V chovných skupinách, kde pomáhaly s odchovem mláďat samičky, byl poměr pohlaví mláďat ovlivněn v jejich prospěch. Ve skupinách, kde byly páry bez helperů nebo pouze s pomocníky v podobě samců, k vychýlení pohlaví nedošlo. Chovné samice

reagovaly na zvýšení počtu samic v kolonii tak, že okamžitě začaly snášet vejce, ze kterých se líhli samci. Pokud by snášely vejce, ze kterých se vylíhnou samice, může vznikat konkurence a ohrožení hnízdění z důvodu přetlaku samic. Napříč všemi hnízděními se v prvních hnízdech líhly dvě třetiny samců. V druhých hnízdech se vylíhly dvě třetiny samic a ve třetím hnízdění byl poměr pohlaví vyrovnaný. Všechny sledované skupiny zabránily líhnutí nejprve samic a poté samců. Samice jsou přibližně o 15 % větší než samci, tudíž pokud by se samice líhly před samci, vznikal by sourozenecký boj. Tyto boje by mohly mít fatální následky a u samců by mohlo dojít k velkým ztrátám. Rozbory ukázaly, že přežití samců je ohroženo, pokud se nejdříve vylíhnou jejich sestry. K ovlivnění pohlaví nedocházelo při málo početných snůškách.

Komdeur a kol. (1997) představili jednu z aktuálně nejvíce uznávaných studií, týkajících se této problematiky. Experimentálním druhem se stal rákosník seychelský (*Acrocephalus sechellensis*). Výzkum byl prováděn v letech 1985–1996 na Seychelách. U tohoto druhu bylo potvrzeno, že rodiče jsou schopni ovlivnit pohlaví mláďat podle dostupnosti potravy a zároveň toho, jak velkou pomoc potřebují při odchovu mladých. Vědci zjistili, že rákosník seychelský je závislý na pomoci helperů, které v 88 % případů představují samice. V práci bylo pozorováno celkem 115 párů. Jedna skupina představovala rodičovské páry bez pomocníků s nízkou a vysokou dostupností potravy. V lokalitách s nedostatkem potravy bylo pohlaví vychýleno ve prospěch samců, a to v 77 %. Samci u tohoto druhu opouštějí po osamostatnění rodné stanoviště a tím nevytvářejí potravní konkurenty pro své rodiče. V lokalitách s dostatkem potravy bylo pohlaví utlumeno v neprospěch samců, kteří se vyskytovali pouze ve 13 %, a samiček bylo odchováno 87 %. Samičky se tak mohly podílet na dalším odchovu mláďat a pomáhat svým rodičům. Při dostatku potravy nebyly brané jako potravní konkurentky. Pro ověření této teorie vědci přemístili ptáky z chudých do bohatých oblastí. Po přesunu začali ptáci z původně chudé oblasti produkovat vajíčka, ze kterých se líhly samice. Tímto byla teorie Komdeura a kol. (1997) potvrzena. Determinace pohlaví probíhala pomocí DNA analýzy.

Tato studie, až na malé nedostatky, přinesla velmi důvěryhodné výsledky. Malým nedostatkem může být fakt, že determinaci pohlaví pomocí DNA analýzy byly podrobeny pouze exempláře v roce 1993–1995. Nicméně převaha v jednom

z pohlaví byla vždy tak výrazná, že jakékoliv pochyby nejsou na místě. Právě díky objektivním výsledkům je tato práce často citována v odborné literatuře.

Studie, která se zabývala rovněž přítomností pomocníků, si zvolila jako modelový druh strakapouda kokardového (*Picoides borealis*). U tohoto druhu s odchovem mlád'at pomáhají převážně samci z prvních hnízd. Celkový počet testovaných mlád'at byl 168. Ovlivnění poměru pohlaví ve prospěch samců bylo markantní. V rodinných skupinách, v nichž byli pomocníci přítomni, bylo vychýlené pohlaví ve prospěch samců v 65 %. K determinaci pohlaví sloužil pohlavní dimorfismus, který je znatelný od 15. dne stáří mlád'at (Gowaty a Lennartz, 1985).

Studie, která ověřovala předchozí práci, její výsledky zpochybnila. V rozsáhlé práci bylo determinováno celkem 984 mlád'at. Určení pohlaví mlád'at bylo prováděno rovněž pomocí pohlavního dimorfismu. Výrazný vliv helperů na poměr pohlaví mlád'at nebyl prokázán (Freed, 1990). V obou zmíněných teoriích se objevuje několik nedostatků. Prvním z nich je determinace pohlaví, která neprobíhala DNA analýzou. Druhým nedostatkem je neurčení pohlaví v embryonálním vývoji a neuvedení mortality zárodků. U první studie je nedostatkem poměrně malé množství dat.

Další experimentální práce, která zkoumala vliv helperů na poměr pohlaví, byla prováděna po dobu 27 let ve střední Kalifornii. Modelovým druhem byl datel sběrač (*Melanerpes formicivorus*). V této studii bylo pozorováno, že obě pohlaví byla zastoupena vyrovnaným počtem v roli pomocníků. V primárním pohlaví byl pozorován větší počet samic. Důvodem může být menší velikost oproti samcům a tím jejich větší mortalita, protože terciární poměr pohlaví byl 54 % ve prospěch samců. Nebyla pozorována žádná závislost dostupnosti potravy na poměr pohlaví mlád'at. Vědci spekulují o tom, že za převahou samců v terciárním poměru pohlaví může být to, že mladí samci setrvávají v rodném teritoriu. Rodiče tak investují do pohlaví, aby v dospělosti převažovali samci a mohli po svých rodičích území přebrat. Jedná se však o pouhou spekulaci. Eventuálně by datlové nemuseli být schopni plně vykompenzovat odchylku poměru pohlaví, způsobenou rozdílnou pravděpodobností přežití mlád'at. To by vedlo k odlišným rodičovským investicím do pohlaví mlád'at a tato teorie by byla v rozporu s predikcí Fisherovy hypotézy (Koenig a kol., 2001).

Poslední studií, kterou bych rád zmínil, je experimentální práce s vlhou běločelou (*Merops bullockoides*). Studie probíhala po dobu pěti let. Vědci zjistili, že přítomnost helperů neměla významný vliv na pohlaví mlád'at. V tomto případě se však prokázalo, že pokud byli pomocníci přítomni, byla zvýšena produktivita v odchovu o 0,5–0,6 mláděte na pár. Činnost helperů neměla vliv na počet hnízdění, která proběhla v jednom roce. Mlád'ata, která byla příkrmována těmito pomocníky, opouštěla hnízdo dříve a v lepší fyzické kondici než u párů, které neměly přítomny u svého hnízdění pomocníky (Emlen a Wrege, 1991).

2.3.2 Fyziologické adaptace (preovulární manipulace)

Preovulární manipulaci ovlivňují všechny fyziologické děje, které jsou schopny ovlivnit poměr pohlaví před ovulací.

Rodičovská péče

Rozdílná péče rodičů může ovlivnit poměr pohlaví u mlád'at. Svou roli může sehrát pohlavní dimorfismus ve velikosti vajec. U druhů, kde jsou v dospělosti větší například samice, je možné, že větší snesené vajíčko bude obsahovat samičí embryo. V takovém případě by rodiče mohli rozpoznat pohlaví podle velikosti vejce a zvýhodnit jedno pohlaví tím, že druhé vejce zlikvidují (Pike a Petrie, 2003). Ligon a Ligon (1990) tuto selekci pozorovali u dudkovce stromového (*Phoeniculus purpureus*).

Faktor rodičovské péče je velmi obtížně pozorovatelný a měřitelný jev. Pokud bychom pouze vážili mlád'ata, nemůže být náš experiment objektivní. Roli ve velikosti mlád'at hraje z velké části genetický předpoklad ze strany rodičů. Rovněž tuto roli může hrát pořadí líhnutí, kdy například u papoušků při postupném líhnutí mlád'at je první zvýhodněno. Takové mládě má výhodu před svými sourozenci, a proto ve stejném věku může mít váhu odlišnou od svých stejně starých sourozenců. Vzhledem k těmto těžkostem a složitostem spojených s daným faktorem je málo prací, které by se touto problematikou zabývaly. Rovněž zbarvení opeření mlád'at v hnízdě je u obou pohlaví totožné.

Výjimečné chování rodičů lze pozorovat například u eklektů různobarvého (*Eclactus roratus*). Samice, které jsou slabší, musejí na hnízdění obvykle obsadit dutinu, která na ně zbude. Takové dutiny se často vyskytují na nevýhodných místech, jako jsou záplavové oblasti. Hnízdiště tohoto typu neposkytují ani dobré potravní

podmínky a výchova mládřat je pro rodiče náročnější. Pro rodiče je výhodnější vychovat levnějšího potomka, s nímž je méně práce. U eklektů jsou mladé samičky dříve vyspělé než samci a dutinu opouštějí přibližně o týden dříve. Z tohoto důvodu je výhodnější odchovat samičku. V této studii bylo pozorováno celkem 281 mládřat. Zajímavé bylo, že v dané záplavové oblasti docházelo k zabití mladých samců ihned po vylíhnutí. Důvodem by mohlo být, že samci jsou náročnější na odchov než mladé samičky. Zajímavé je, že se samicím vyplatilo zabít mladé samce, na kterých je závislý celý rozmnožovací cyklus, kdy se více samců stará o jednu hnízdící samici. Otázkou je, jak rodiče, respektive matka dokázala rozpoznat pohlaví mládřat v tak útlém věku, kdy mládřata ještě nemají peří rozlišující jejich pohlaví (Heinsohn a kol., 2011).

Selektivní resorpce vajíčka

Dle nových studií je vysoká pravděpodobnost, že po stanovení pohlaví embrya dochází ke vstřebání vajíčka matkou. Meióza probíhá u ptáků v řádu půl hodiny až několika hodin před ovulací. Poté je o pohlaví rozhodnuto a pro rodiče, respektive pro samici by toto pohlaví mohlo být nevýhodné. Několik studií ukázalo, že u matek může v případě nechtěného pohlaví dojít k resorpci vajíčka nebo samice snese další neoplozená vejce, aby došlo ke zvýšení šancí na nevyvinutí nežádoucího mláděte (Pike a Petrie, 2003). Resorpce vajíčka je pro samici velmi nákladný čin. Pro samici to znamená, že vytvoří pauzu ve snášení, čímž se může narušit cyklus snášky. U druhů, kde je přestávka mezi snesením jednotlivých vajec například 48 hodin, může tento čin způsobit velké komplikace. Při snášení je samička oslabená a vysílená, což zvyšuje riziko chycení predátorem, proto je jakékoliv prodlužování snášky riskantní.

Experimentální práce, která se zabývala resorpcí vajíčka, zkoumala tuto problematiku u holuba domácího (*Columba livia domestica*). Samice byly složením potravy vyprovokovány k velké frekvenci snášení vajec. Vejce byla po několika dnech inkubace odebrána, což vedlo k dalšímu snášení v krátkém časovém úseku. U samic docházelo k úbytku hmotnosti. Výsledky ukázaly, že v dalších opakovaných snůškách, kdy samice byly již značně vysíleny, bylo pohlaví u prvních snesených vajíček zmanipulováno ve prospěch samic. Část vajíček, která byla odebrána, měla menší velikost žloutku, než bývá standardně. Aby samice zvětšily šanci na zachování svého druhu, snášejí druhé vajíčko bez obvyklé pauzy. V tomto případě často není vyvinuta skořápka a především je vytvořen nedozrálý folikul, který zapříčiní menší velikost

žloutku. Existuje velmi malá pravděpodobnost, že samice dokáže pohlaví ve vejci zmanipulovat. Nutno dodat, že tato manipulace se nemusí ptákům vyplatit vůbec. Pro přežití embrya je velikost a složení žloutku klíčové. Tato změna by mohla zapříčinit nedovyvinutí nebo smrt embrya, což by byla zbytečná investice energie ze strany rodičů. Počet pohlaví byl u prvního sneseného vajíčka vychýlen ve prospěch samic 15:1. Při resorpci vajíčka samice část látek z něj resorbuje, avšak je zde velké riziko zánětu podbřišnice (Alonso-Alvarez 2006).

Asynchronní vývin folikulů

Dozrávání folikulů probíhá v časovém horizontu 24 hodin. Existuje přísné řazení jejich pořadí, které odpovídá jejich velikosti (Pike a Petrie, 2003). Podle Alonso-Alvarez (2006) jednotlivé folikuly dozrávají za rozdílnou dobu. Ty, které dozrávají rychleji, mohou zapříčinit vznik jednoho pohlaví a ty, které dozrávají pomaleji, pohlaví druhého. Pokud by taková situace byla možná, jednalo by se o vysvětlení manipulace s pohlavím u prvního sneseného vejce. Otázkou zůstává, jestli je samice schopna rozpoznat samčí nebo samičí folikuly před meiotickým dělením. Pokud by samice byla schopna toto odhalit, je možné, že by rovněž byla schopna řídit mortalitu embryí.

3. Metodika

3.1 Modelový druh

Neoféma modrohlavá (*Neophema splendida*) patří do řádu papoušků (*Psittaciformes*). Poprvé byla popsána roku 1841 Johnem Gouldem. Její domovinou je Jižní Austrálie. První vývoz se uskutečnil roku 1871 do zoologické zahrady v Londýně. Žije převážně nomádkým způsobem života v malých skupinách čítajících 10–20 jedinců. Důvodem migrace je střídání ročních období, s čímž je spojen nedostatek potravy. Hlavní složku v potravě tvoří travní semena rodu *Spinifex*. V zajetí se jedná o oblíbeného a hojně chovaného papouška (Campagne, 2008). Vzhledem k zákazu vývozu původní fauny z Austrálie z roku 1960 (Roe a kol., 2002) se za více než 50 let stala neoféma modrohlavá v Evropě silně domestikovaným druhem.

Neoféma modrohlavá je jedním z nejpočetnějších zástupců rodu *Neophema*. Tento rod se skládá celkem ze šesti druhů. Ve své domovině obývá suché oblasti od jihozápadu Queenslandu až po jihovýchod Západní Austrálie. Dokáže přežít s minimálním přísunem vody. Potřebnou denní dávku vody získává z ranní rosy a některých částí sukulentů. Špatně snáší vysokou vzdušnou vlhkost, zejména za nízkých teplot. Teplotní výkyvy nepředstavují za určitých podmínek problém. V přírodě denní teploty atakují hranici 50 °C, noční se přibližují 5 °C. Na větším množství vody je závislá pouze v době rozmnožování, které přichází s obdobím dešťů. Začátek hnízdního období probíhá v srpnu, končí v prosinci. Hnízda se nacházejí ve výšce dvou až osmi metrů nad zemí v dutinách blahovičníků (*Eucalyptus*). Vytvořené páry se na období hnízdění separují od větších skupin (Campagne, 2008).

Modelový druh byl zvolen vzhledem k mým vlastním zkušenostem, kromě toho chov není příliš náročný na prostor ani krmení. Výhodou tohoto druhu je krátký hnízdní cyklus a poměrně početné snůšky. Samice klade 4–6 vajec a na druhé snesené pevně zasedá. Inkubace trvá 19 dní a podílí se na ní pouze samice. Mláďata jsou krmena v budce oběma rodiči po dobu 26–28 dní. Následně po opuštění budky je rodiče zhruba tři týdny přikrmují, než se mláďata osamostatní. Další snůška nastává zpravidla okamžitě po opuštění budky mláďaty. Výzkum byl prováděn na celkovém počtu 24 párů po dobu tří let. Reprodukční cyklus trvá zhruba 60 dní, z čehož vyplývá, že ve venkovních voliérách jsou ptáci schopni úspěšně zahnídit dvakrát až třikrát za rok. Počet hnízdění je závislý na úspěšnosti prvního hnízdění.

Při takové produkci mláďat a počtu párů bylo možno za tři roky nashromáždit dostatečné množství dat.

Pro experiment bylo stěžejní snadné rozpoznání pohlaví již v útlém věku mláďat. Neoféma modrohlavá disponuje výrazným pohlavním dimorfismem. Samci mají v dospělosti hrud' šarlatově červenou, samice pouze zelenou. Rovněž obličejová maska je u samců výraznější a zasahuje do větší oblasti (Silva a kol., 2015). Právě obličejová maska je pro rozlišení pohlaví důležitým znakem již v útlém věku mláďat.

Obrázek č. 1: Samec neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*)



Foto: Martin Papač

Obrázek č. 2: Samice neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*)



Foto: Martin Papač

3.2 Původ ptáků použitých v experimentu

Do experimentu bylo zahrnuto celkem 24 párů neofémy modrohlavé. Ptáci pocházeli od soukromých chovatelů z několika států Evropy, aby byla zajištěna vzájemná nepříbuznost jedinců. Podle Greenwooda (1987) je v přírodě u nomádsky žijících druhů zajištěna nepříbuznost díky migrování rodinných skupin. Příbuzní jedinci se při migraci setkávají s jinými skupinami stejného druhu, kde dochází k párování nepříbuzných jedinců. Tím je inbreeding omezen.

Od dvanácti tuzemských a deseti zahraničních chovatelů bylo vybráno celkem 50 jedinců. Všichni jedinci byli pořízeni v juvenilním opeření a označeni nesnímatelným uzavřeným kroužkem. Žádný pták nebyl starší pěti měsíců. Jednalo se o přírodně zbarvené i mutační jedince. Z vlastního chovu bylo poskytnuto deset jedinců. V roce 2013 bylo z této skupiny šedesáti ptáků sestaveno 24 experimentálních párů.

3.3 Chovatelské zařízení

Jelikož se nejedná o ptáky hnízdící v koloniích, je lepší páry chovat odděleně v klecích (Campagne, 2008). Varianta párového chovu je vhodnější i z hlediska kontroly. Pokud by byl výzkum prováděn v hejnovém chovu, bylo by nezbytné provést testy paternity (Griffith a kol., 2002). Rovněž by mohlo být ovlivněno pohlaví tím, že by samice měla možnost přirozeného výběru partnera. Ultrafialové znaky v masce samce jsou pro samici důležitým ukazatelem při výběru vhodného protějšku. V separovaném chovu musejí všechny páry přijmout přiděleného partnera (Sheldon a kol., 1999).

Z výsledků několika prací, které se zabývají poměrem pohlaví mláďat, je patrné, že vliv na pohlaví mláďat může mít i kondice samice. Dominantnější jedinci ve skupině mají vždy lepší přístup ke krmení. Část populace v hejnovém chovu by mohla prezentovat matoucí výsledky z důsledku nedostatku potravy. Samice v lepší fyzické kondici produkují větší množství samců. Pokud je samec v horší fyzické kondici než samice, existuje předpoklad, že uhyne dřív. Pro zajištění dalších generací musí být dostatek samců, kteří oplodní samice, čímž bude rozvoj populace pokračovat (Bradbury a Blakey, 1998).

Ačkoliv byly páry separovány jednotlivě do klecí, nebyly absolutně odloučeny od okolního dění. Mezi jednotlivými páry byla průsvitná, ale neprůhledná stěna. Ptáci byli v neustálém zvukovém kontaktu s jedinci svého druhu. Žádný pár neměl možnost přímého vizuálního kontaktu s ostatními jedinci. Pokud by existovala možnost přímého kontaktu se sousedními páry, byla by pravděpodobně narušena harmonie párů. Mohlo by docházet k přirozenému výběru v rámci sousedních klecí. Přirozeným výběrem pouze u některých párů by byl narušen záměr pro vytvoření totožných podmínek pro všechny experimentální páry (vlastní pozorování). Podle Prykea a Griffitha (2009) může být nepřirozeně spárovaný pár nekompatibilní, čímž je ovlivněna produktivita mláďat.

Neoféma je malý ploskoocasý papoušek o velikosti 20 cm a váze 40–50 g. Jedná se o obyvatele australské otevřené krajiny. Z tohoto důvodu musí mít dostatečně dlouhou klec, aby se mohla proletět (Campagne, 2008). Rozměry každé klece pro jeden chovný pár byly následující: 160 x 65 x 70 cm. U tohoto druhu je důležitý zvukový kontakt s jedinci svého nebo příbuzného druhu. Samci se navzájem stimulují v období toku svatebním zpěvem. Nezbytné je, aby na sebe hnízdící páry

neviděly. Pokud by tomu tak nebylo, hnízdění by bylo narušeno neustálými šarvátkami agresivních samců o teritorium v okolí budky (Silva a kol., 2015). Každá klec měla boky zhotoveny z průsvitného polykarbonátu, aby byl zajištěn dostatečný průchod světla. Zadní stěna byla zhotovena z palubek, přičemž po celé délce klece se nacházelo otevíratelné okno na východní nebo západní stranu. Tímto oknem byl zajištěn přísun čerstvého vzduchu a slunečního záření. Čelní stěna byla vyrobena z pletiva.

Dno klece bylo zhotoveno z dřevotřískové desky. Na dně byly navrstveny pro snadnější údržbu a lepší hygienu bukové štěpky. Všechny klece byly opatřeny budkou na totožném místě o rozměrech 14 x 14 x 25 cm, s vletovým otvorem o průměru 6 cm. Vletový otvor byl nasměrován tak, aby v žádné kleci neústil na severní stranu (v takovém případě ptáci nikdy nejevili zájem o hnízdění). Pro snadnou možnost kontroly byly budky přizpůsobeny kontrole ze zadní strany. Snadno a rychle tak bylo možno provádět kontroly u všech párů současně. Tento způsob se osvědčil z hlediska lepšího přístupu do budky a menšího rušení páru při hnízdění. Jako krmné nádoby byly použity dvě plastové koupelničky a jedna na vodu.

Celá sestava klecí byla umístěna v zahradě rodinného domu v nadmořské výšce 463 m. Klece byly rozmístěny do dvou zařízení, přičemž každé mělo velikost 3,8 x 2,8 x 2,5 m. Zařízení tvořily nezateplené dřevostavby situované podélnou osou ve směru sever – jih. Uvnitř zařízení nebylo používáno žádné umělé osvětlení, které by ovlivnilo přirozenou délku dne. V každém zařízení byla použita pouze noční orientační světla. Klece byly umístěny ve dvou patrech. Aby byla zajištěna objektivita experimentu, každý rok byl chovný pár přesunut do jiné klece.

Obrázek č. 3: Část chovatelského zařízení



Foto:Martin Papač

3.4 Krmení

Základním krmivem pro chov neofém byla směs semen. V experimentu byla zvolena průmyslově vyráběná směs vysoké kvality od Deli Nature. Směs zrnin byla namíchána v následujícím poměru: lesknice kanárská 36,5 %, bílé proso 22 %, lněné semínko 2,5 %, červené proso 3 %, žluté proso 19 %, konopné semínko 6 %, niger 5 % a japonské proso 6 %. Do vody byl přidáván podle návodu doplňkový přípravek Acidomid E. Tento přípravek působí proti množení patogenních bakterií a tlumí

rozvoj kokcií. Zároveň slouží jako doplněk stravy obsahující důležité organické kyseliny.

Neofémy modrohlavé pocházejí z nehostinných australských podmínek, kde je dostatek potravy pouze sezónně a krátkou dobu. Ptáci jsou stimulováni k hnízdění vždy příchodem období dešťů (Campagne, 2008). Abychom v zajetí navodili podobnou atmosféru a přinutili ptáky hnízdit, je třeba kromě přirozeného střídání ročních období rovněž upravit stravu. Mimo hnízdní období bylo nutné krmit tak, aby ptáci měli k dispozici nutnou denní dávku, ale nikoliv nadbytek potravy (Silva a kol., 2015). V období hnízdění a péče o mláďata měli ptáci k dispozici neomezené množství suché směsi zrnin. Při péči o mláďata měl každý pár stravu obohacenou o dvě polévkové lžíce vaječné směsi denně. Vaječná směs byla míchána v tomto poměru: strouhanka z bílého pečiva 10 %, vařená rýže parboiled 45 %, průmyslově vyráběná vaječná směs Witte Molen 30 %, směs pro hmyzožravé ptáky Cédé universal 10 % a drcené vaječné skořápky 5 %. Nepravidelně jsem podával nezralé klasy béru vlašského (*Setaria italica*).

V každé kleci byla umístěna přírodní sėpiová kost, která zajišťuje obrušování zobáku, a zároveň z ní ptáci získávají určité množství vápníku. Všechny páry měly pravidelně doplňovanou směs gritu a vaječných skořápek.

Směs zrnin byla dávkována obden tak, že zbytek krmiva byl vyhozen a nahrazen novým. Vaječnou směs měli ptáci čerstvou vždy ráno a odpoledne. Grit a vaječné skořápky byly doplňovány podle potřeby. Misky byly jedenkrát týdně umyty a vydezinfikovány přípravkem Virkon S. Podestýlka na dně klecí v podobě bukových štěpek byla měněna podle potřeby, současně došlo při výměně k dezinfekci klece přípravkem Virkon S.

3.5 Hnízdění

Začátkem hnízdění a signálem pro neofémy, že přichází období rozmnožování, je v přírodních podmínkách změna počasí a množství dostupné potravy. Pro přiblížení se těmto podmínkám bylo provedeno několik kroků. Ptáci byli separováni do klecí po párech a tím byl eliminován proces zimování v menších skupinách. Druhým impulsem byla změna krmení, kdy bylo podáváno neomezené množství zrnin a jednou denně vaječná směs. Po deseti dnech od sestavení párů byly do klecí umístěny dřevěné budky. Budky byly každoročně předkládány 15. března všem

párům současně. Důvod pro předložení budek v tomto datu byl, aby délka dne v období rozmnožování činila minimálně 12 hodin světla.

Neofémy měly k hnízdění předloženu budku zhotovenou z masivu. Na dně budek byla umístěna podložka s vysoustruženým hnízdním důlkem. Podložka sloužila jako imitace přirozené hnízdní dutiny, tvarem měla připomínat přírodní vykotlanou dutinu. Z praktického hlediska toto řešení velmi přispělo k eliminaci prochladnutí a rozbití vajíček ze strany samice. Výstelku tvořily bukové štěpky o velikosti 1–3 mm, kterými byla na dně vytvořena dvoucentimetrová vrstva.

Kontrola budek byla prováděna denně od prvního dne zavěšení budek. Při každé kontrole bylo nové vejce označeno číslem za pomoci nesmazatelného fixu. V mém výzkumu nebylo nutno zapisovat pořadí snesení vajec. Účel, proč byla vejce označována, byl, aby při poškození nebo rozbití některého z nich bylo patrné, zda se jednalo o vejce oplozené, neoplozené nebo doposud neurčené. Na každé budce byla vyvěšena tabulka, do níž byly po každé kontrole zaznamenávány údaje. Následně byly tyto údaje zadány do programu Microsoft Excel.

U každého páru bylo zaznamenáno stáří hnízdící samice, pořadí hnízdění v aktuálním roce, počet nakladených vajec, počet oplozených vajec a počet vylíhlých mlád'at. Následně bylo zdokumentováno množství uhynulých mlád'at, u kterých nebylo možno určit pohlaví pomocí juvenilního opeření ve věku čtyř týdnů.

Každé mládě bylo označeno ve věku 12–14 dní nesnímatelným uzavřeným hliníkovým kroužkem o vnitřním průměru 4 mm. Pro každé mládě byl vyhotoven originální kroužek s jedinečným číselným označením. Při kroužkování mlád'at bylo číslo kroužku zaznamenáno a přiřazeno k hnízdícímu páru. Tento způsob označení zamezil pozdější záměně mezi jednotlivými mlád'aty. Po opuštění budky bylo u každého mláděte určeno a zaznamenáno pohlaví.

Při opuštění budky všemi mlád'aty byla budka vydezinfikována přípravkem Virkon S a Ardap. Mlád'ata byla po třech týdnech odstavena od chovného páru do proletovací voliéry. Páry zpravidla opětovně zahnízdily krátce po vylétnutí mlád'at z budky. Většina párů zahnízdila dvakrát za rok. Chovné páry starší jednoho roku dokázaly zahnízdit i třikrát. V několika málo případech došlo ke zdárnému hnízdění pouze jednou za rok. Celá skupina byla používána po celou dobu výzkumu ve stejném počtu a složení. Pouze pokud došlo k úhynu, byl jedinec nahrazen novým.

3.6 Experimentální model

Experimentální skupina 24 párů byla rozdělena na polovinu do dvou zařízení. V obou zařízeních byly nastaveny stejné životní podmínky. Pro tento experiment byl důležitým faktorem přirozený světelný režim, proto bylo zařízení navrženo tak, aby všichni ptáci měli téměř shodné světelné podmínky. Aby byly eliminovány možné rozdíly v úspěšnosti hnízdění mezi horním a spodním patrem klecí, byl každý pár následujícího roku přesunut na jiné místo a do jiného patra klecí.

Sestava byla nasměrována otevíratelnými okny na východní nebo západní stranu. Díky tomuto řešení měl každý jedinec možnost přímého kontaktu se slunečním zářením. Pokud by ptáci v době experimentu tuto možnost neměli, mohlo by dojít ke zkreslení výsledků.

3.7 Určování pohlaví

U neofémy modrohlavé je v dospělosti výrazný pohlavní dimorfismus. Samec má šarlatově červenou hrud', samice ji má zelenou. V případě mutačních ptáků může být barva hrudi různorodá, ale vždy je odlišná od zbarvení většiny těla. Tuto odlišnost lze pozorovat pouze u samců. Samice mají oblast prsou vždy stejně zbarvenu jako většinu těla. Obličejová maska na hlavě samce tvoří větší plochu než u samice. Rovněž fialové znaky v okolí zobáku náleží pouze samcům. V experimentální práci však bylo důležité určit pohlaví v nižším věku, aby bylo zajištěno co nejvíce údajů a nedošlo k případnému úhynu ptáka v juvenilním opeření bez určení pohlaví.

U mláďat lze určit pohlaví vizuálně. Samec má obličejovou masku větší a protaženou zhruba 10 mm za oko. Samičce tato oblast v mladistvém opeření končí zároveň s polohou oka. Podle tohoto znaku je možné spolehlivě určit pohlaví ve věku 28 dní. Takové určení by nebylo možné pouze u albinotické formy. Tato mutační forma v experimentu přímo zahrnuta nebyla. Za celou dobu výzkumu se v odchovu náhodně vyskytli dva jedinci albinotické formy. U těchto ptáků bylo pohlaví určeno po odebrání krve pomocí metody DNA.

Obrázek č. 4: Detail hlavy samce v juvenilním opeření



Foto: Martin Papač

Obrázek č. 5: Detail hlavy samice v juvenilním opeření



Foto: Martin Papač

3.8 Vlastní metodika

Experimentální skupina byla rozdělena do dvou zařízení. V každém bylo umístěno dvanáct párů. Párování bylo prováděno každoročně 5. března. Jednotlivé páry byly umístěny do klecí a každému jedinci bylo přiřazeno identifikační číslo. Identifikační čísla byla vepsána do tabulky na zadní straně budky. U každého ptáka bylo uvedeno stáří a pořadí hnízdění v daném roce. Od otevření hnízdních budek byla každý den prováděna kontrola v 10:00 a 18:00 hodin. Kontrola ptákům příliš nevadila.

Během kontroly bylo zapsáno do tabulky datum a aktuální stav v budce. Nové vejce bylo vždy označeno lihovým fixem podle pořadí snesení. Samice kladly vejce obden, tudíž v rámci snůšky byly pravidelné intervaly. Kontroly oplozenosti byly prováděny pomocí malé diodové baterky uzpůsobené speciálně k tomuto účelu. Oplozenost bylo možno pozorovat pouhým okem pátý den inkubace. V každé tabulce bylo vždy zaznamenáno datum snůšky vajec, počet snesených vajec, počet oplozených vajec, počet vylíhlých mlád'at a následně čísla kroužků jednotlivých mlád'at.

Častým počtem bylo pět snesených vajec. Líhnutí probíhalo 19. den od začátku inkubace. Samice pevně zasedly na snůšku od druhého sneseného vejce. Někdy mohou být údaje matoucí, jelikož část samic (zejména pak ty s početnější snůškou) nezasedá na vejce ihned. Tento jev je ovlivněn samicí z důvodu eliminace věkového rozdílu mlád'at.

Ptáci byli kroužkováni hliníkovým uzavřeným kroužkem o vnitřním průměru 4 mm. Kroužkování bylo prováděno 12.–14. den věku mlád'at. Záviselo na péči rodičů a počtu mlád'at. Po okroužkování bylo do tabulky zapsáno datum a číslo kroužku.

V časovém rozmezí 24.–30. dne života mlád'at bylo určeno pohlaví pomocí vizuální metody (viz kapitola 3.7 Určování pohlaví). Pohlaví bylo zaznamenáno k číslu kroužku. Následně byly údaje zadány do programu Microsoft Excel. U každého mláděte bylo zaznamenáno datum snesení vejce, datum vylíhnutí, pořadí hnízdění a věk rodičů.

4. Výsledky

Vstupní jednotkou pro analýzy byl jeden pokus o zahníždění. Celkem byly provedeny tři modely (podle vysvětlovaných proměnných) pomocí zobecněných lineárních smíšených modelů (GLMM). V programu R. Faktor hnízdění pár vstupoval do analýz jako náhodný faktor. Vysvětlované proměnné pro jednotlivé analýzy byly následující: podíl samců ve snůšce ($n = 116$), velikost snůšky ($n = 124$) a poměr neoplozených vajec ve snůšce ($n = 124$).

U podílu samců ve snůšce se distribuce dat nelišila od normálního rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test, $P > 0,05$), proto byla v modelu použita identity link funkce. U zbývajících modelů byla použita quasi link funkce, protože se distribuce dat signifikantně lišila od normálního rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test, $P < 0,05$). Do každého modelu vstupovaly tyto vysvětlující proměnné: zařízení, umístění klece, pořadí hníždění, stáří samice a den v sezóně. K výběru faktorů do modelu jsem používal forward selection dle AIC hodnot (Mallows, 1973). Ve výsledcích uvádím pouze statisticky průkazné výsledky pro nejlepší model. Porovnání jednotlivých pořadí hníždění jsem prováděl pomocí Tukey HSD testu v programu Statistika v. 12 (Statsoft, Inc. 2013).

Vliv ročního období hníždění na poměr pohlaví mlád'at

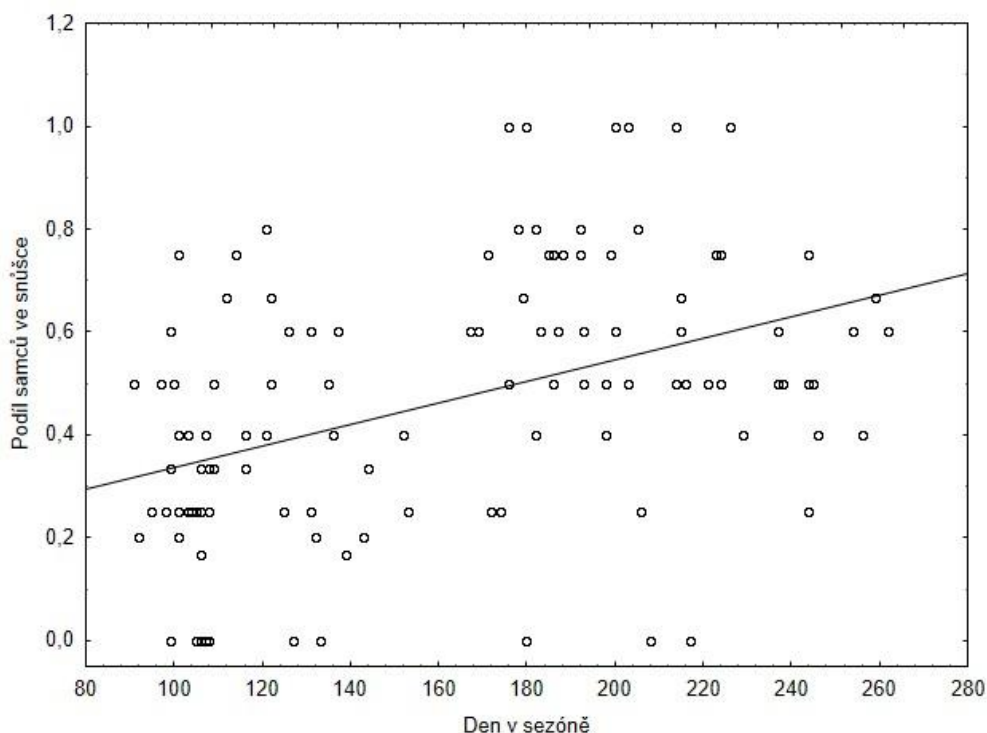
Experimentální práce byla zahájena 10. 3. 2013 s počtem 24 párů neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*). Studie probíhala po dobu tří hnízděních sezón a ukončena byla 1. 10. 2015. U všech párů bylo docíleno alespoň jednoho úspěšného hníždění. Celkový počet odchovaných mlád'at činil 457 kusů. U těchto mlád'at bylo určeno pohlaví pomocí dimorfismu ve zbarvení. Pohlaví nebylo determinováno u 47 mlád'at nebo embryí, která se začala vyvíjet. Jelikož nebylo pohlaví určeno molekulární metodou, determinace pohlaví neproběhla u odumřelých zárodků, jež se nevylíhly. Z počtu 457 mlád'at bylo určeno 235 samců a 222 samic.

Předmětem této studie bylo zjistit, zda má vliv roční období hníždění, potažmo délka dne na pohlaví mlád'at. Výsledky byly rozděleny do dvou skupin. První skupina zahrnovala mlád'ata, kde faktorem byl den v hnízdění sezóně. Zde bylo prokázáno, že postupem hnízdění sezóny stoupá trend vyššího zastoupení samců. Druhá skupina zahrnovala pořadí hníždění v daném roce. V prvních hnízděních byla převaha samic v počtu 151 oproti 94 samcům. V druhých hnízděních převažovali

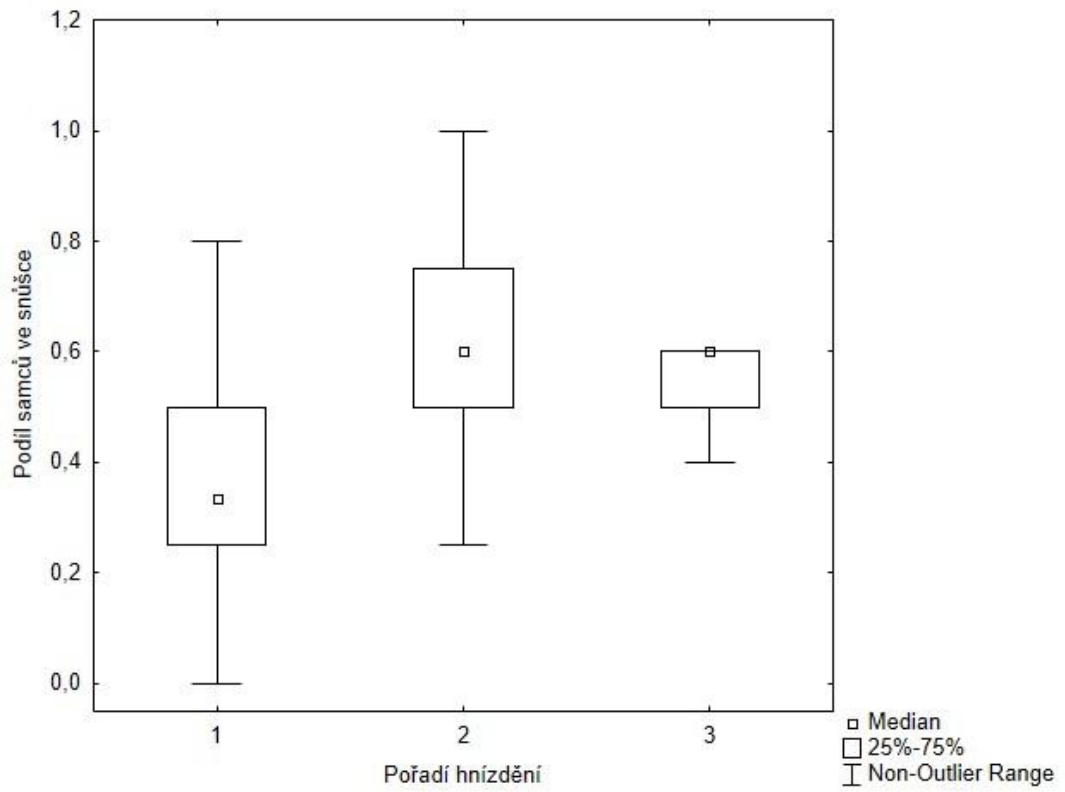
samci v poměru 128 : 61 samicím. Třetí hnízdění bylo umožněno spíše výjimečně, a to především z ohleduplnosti k chovným ptákům. Ve třetích hnízdech bylo odchováno 13 samců a 10 samic.

U velikosti snůšky a poměru neoplozených vajec nebylo na základě AIC hodnot doporučeno přidat k nulovému modelu žádný z testovaných faktorů. Poměr samců ve snůšce byl signifikantně pozitivně korelován s rostoucím dnem v sezóně (GLMM, Chi = 23,0; beta = 0,95; 15,7 % vysvětlené variability, $P < 0,0001$). Poměr samců byl dále ovlivněn pořadím hnízdění (GLMM, Chi = 8,2; 12,4 % vysvětlené variability, $P = 0,0168$). U prvních snůšek byl podíl samců nižší než u snůšek následujících (Tukey HSD test, první vs. druhá a třetí snůška, v obou případech $P < 0,036$). Rozdíl mezi druhou a třetí snůškou nebyl statisticky signifikantní ($P = 0,982$).

Obrázek č. 6: Vztah mezi podílem samců ve snůšce a postupující sezónou (den od 1.1.) GLMM analýza ($n = 116$, $P < 0,0001$).



Obrázek č. 7: Poměr pohlaví v závislosti na pořadí snůšky. GLMM analýza (n = 116, P = 0,0168).



5. Diskuze

Vliv ročního období hnízdění na poměr pohlaví mláďat

Modelovým druhem byla zvolena neoféma modrohlová (*Neophema splendida*) z důvodu předchozích zkušeností s chovem a v různých ohledech i nenáročností druhu. V této práci bylo rovněž důležité, aby ptáci byli schopni zahrnout a úspěšně odchovat mláďata alespoň jedenkrát za rok.

Cílem této bakalářské práce bylo zjistit, zda roční období má vliv na poměr pohlaví mláďat. V kratších dnech jsou chovné páry méně aktivní, pokud jde o rozmnožování, a v závislosti na tom vydají do reprodukce méně energie. V těchto případech je větší předpoklad manipulace s pohlavím, což se v této studii podařilo potvrdit. Počet samců byl významně zvyšován s rostoucí délkou dne v sezóně a tento trend přímo korespondoval s pořadím hnízdění.

Přirozené světlo je důležitým faktorem pro období rozmnožování. Období toku řídí podvěsek mozkový, který zaznamenává změny délky dne a intenzitu slunečního záření. Proměna počasí a prodlužování dne vyvolává u ptáků sexuální aktivitu. Změny slunečního záření rovněž řídí fáze přepeřování. Ptáci registrují i polohu slunce. Když se začne prodlužovat délka dne, jsou ptáci přirozeně stimulováni k hnízdění. Takových podmínek nelze za žádných okolností v uzavřeném prostoru docílit. Tento jev se snažíme simulovat různou délkou dne pomocí stmívačů a světél s UV zářením (Campagne, 2008).

V období hnízdění by měla být délka dne minimálně 12 hodin. Období, kdy je délka dne alespoň 12 hodin, probíhá od 15. března do 25. září, což je ideální pro hnízdění ptáků. Doba denního světla s délkou alespoň 12 hodin je nezbytná pro dostatečné krmení mláďat rodiči a jejich zdárný vývoj.

Nedostatky v experimentální práci

Jako jeden z možných nedostatků tohoto experimentu lze vnímat fakt, že práce nebyla prováděna v laboratorních podmínkách. Pokud by byla studie prováděna v akreditovaném chovu, přinesla by patrně objektivnější výsledky (Werren, 1981). V současné době by pomocí svítidel s UV zářením bylo možno simulovat přirozené světelné podmínky. Zároveň by byla možnost řídit teplotu, která mohla hrát roli v poměru pohlaví mláďat. Vzhledem k zaměření práce na sledování vlivu ročního

období hnízdění na pohlaví mlád'at by laboratorní podmínky mohly interpretovat matoucí výsledky.

Determinace pohlaví probíhala určením podle opeření mlád'at od 28. dne stáří. V této práci nebyla použita metoda DNA, proto nebylo možno určit vzorky vajec, které se nevylíhly nebo se nezačaly vyvíjet. Tyto nedostatky se často objevovaly i v minulosti u jiných prací zabývajících se poměrem pohlaví. Ve většině studií nejsou tyto nedeterminované vzorky nijak zohledněny a ani zaneseny. Až do 90. let minulého století nebylo možno vyhodnotit všechna data, což má za následek zpochybňování výsledků (Sheldon, 1998).

Páry v mém experimentu byly sestaveny nepřirozeně, tudíž u nich nedošlo k přirozenému výběru partnera, jako je tomu v přírodě. Kompatibilita párů tak mohla být rozdílná. Některé páry harmonizují více než jiné. Pravděpodobně z tohoto důvodu u některých párů nebylo dosaženo početných odchovů. Pokud je nesoulad mezi partnery, může docházet k manipulaci s pohlavím (Pryke a Griffith 2009). Aby se tento nedostatek odstranil, muselo by dojít k párování v rámci velkého hejna, kde by se přirozeně vybralo 24 párů a ty by následně byly separovány. Takové řešení nebylo možné z důvodu omezených prostorů a financí.

Množství dat

Obvyklým nešvarem u experimentálních prací je nedostatečné množství získaných dat. V hodnoceném případě je množství dat uspokojivé. Jiné studie zabývající se ovlivněním pohlaví nelze brát za směrodatné.

Práce, která zkoumala poměr pohlaví u kakapa soviho (*Strigops habrotilus*), prezentovala jasnou manipulaci s pohlavím v počtu 62 jedinců (Clout a kol., 2002). Poměr pohlaví byl 33 oproti 29 jedincům, což jistě není uspokojivý výsledek. Aby bylo v této práci zamezeno nedůvěryhodnému výsledku, výzkum probíhal po dobu tří hnízdních sezón. Celkový počet, v němž bylo určeno pohlaví, činil 457 mlád'at.

Obsáhlejší studií se zabýval Ristow a Wink (2004). Cílem výzkumu byla manipulace s pohlavím u ostříže jižního (*Falco eleonora*). Počet mlád'at činil 1 028, zde bylo určeno pohlaví pomocí PCR metody. Prezentované výsledky nejsou příliš jednoznačné, a to i v takto obsáhlém množství dat. Pohlaví bylo vychýleno ve prospěch samců v 52,1 % oproti samicím.

Studie, která se řadí mezi ty, jež oplývají největším počtem dat, se zabývala poštolkou obecnou (*Falco tinnunculus*). Vzorky byly shromážděny po dobu deseti let. Celkový počet činil 3 765 mlád'at. K rozlišení pohlaví bylo využíváno dimorfismu ve zbarvení peří jako u našeho vlastního experimentu. Tato práce prezentovala pokles samčího pohlaví během hnízdní sezóny. Samci dospívají později než samice, a proto se jich více líhne na počátku roku, aby byla zajištěna větší šance na reprodukci v následujícím roce (Dijkstra a kol., 1990).

Oplozenost vajec

V předkládaném experimentu bylo zaznamenáno poměrně velké množství oplozených vajec. Neoféma modrohlová (*Neophema splendida*) klade v průměru 4–6 vajec. Je zřejmé, že v této studii byla většina párů průměrně produktivní. Počet všech nakladených vajec za tři roky od 24 párů činil 564 kusů. Neoplozenost však nebyla zanedbatelná, činila 60 vajec z celého souboru dat. Neoplozená vejce zaujímala 10,6 % ze všech, která byla během studie zaznamenána. Při přihlédnutí k těmto skutečnostem nelze výsledky prezentovat jako primární poměr pohlaví.

Jestliže prezentované výsledky mají být objektivní, měly by zahrnovat i neoplozená vejce a mortalitu mlád'at. V drtivé většině experimentálních prací se s takovými údaji nesetkáme. Autoři prezentují své výsledky jako jednoznačně průkazné, přestože neoplozenost vajec a mortalita mlád'at by sehrála v jejich konečném výsledku významnou roli (Pryke a Griffith 2009).

Neoplozenost je běžná i v přírodě, a to například z důvodu nevýhodných podmínek nebo nedostatku potravy v daném roce (Clement, 1999). Je pravděpodobné, že část vajec, která se v mém experimentu jevila jako neoplozená, mohla být oplozená, ale nezačala se vyvíjet. Tyto případy bylo možno odhalit pomocí PCR metody, která v našem experimentu nebyla použita. Konečné výsledky by mohly prezentovat jiný závěr.

Pohlavní dospělost mlád'at

Jedním z faktorů, který se objevuje v souvislosti s manipulací pohlavím je rozdílná pohlavní dospělost mezi samci a samicemi jednoho druhu. U druhu neoféma modrohlová (*Neophema splendida*) jsou samci pohlavně dospělí dříve než samice. Kompletně vybarvení jsou ve věku 18–20 měsíců, přičemž během této doby několikrát přepeří. V tomto věku dostává jejich fenotyp konečný vzhled. Pohlavně

dospělí jsou samci ve věku přibližně osmi měsíců a samičky ve věku 10–12 měsíců (Campagne, 2008).

V mém experimentu bylo prokázáno, že v prvních hnížděních převažují v hnízdech samičky, a to v počtu 151 jedinců oproti 94 samcům. Postupně během sezóny narůstá trend samečků. Ve druhém hníždění bylo celkem 128 samců a 61 samic. Ve třetím hníždění, které podstoupily páry minimálně, bylo 13 samců a 10 samic. Tyto výsledky přímo korespondují s tím, že samičky dospívají později, a proto potřebují mít náskok před svými bratry, aby se v následující hnízdňí sezóně mohly úspěšně rozmnožovat. Statistické výpočty to dokázaly s vysokou průkazností. V celkovém počtu 457 mlád'at, kde bylo determinováno pohlaví, bylo 235 samců a 222 samic.

Výsledky mé experimentální práce se shodují s Trivers-Willardovou hypotézou, která poukazuje na manipulaci pohlavím ve prospěch toho, které pohlavně dospívá později (Trivers a Willard, 1973). Nejvíce studií, které potvrzují tuto hypotézu, je zaměřeno na dravce (Falconiformes), u nichž je pohlavní dimorfismus nejen ve velikosti, ale rovněž v délce dospívání.

Experimentální práce zabývající se rozdílným věkem pohlavní dospělosti zkoumala motáka pochopa (*Circus aeruginosus*). Výsledky zobrazují vychýlení pohlaví ve prospěch samců v 54,8 % oproti 45,2 % samic. Samci u tohoto druhu dospívají později a z tohoto důvodu bylo pohlaví v prvních dvou vejcích vychýleno k jejich prospěchu (Zijlstra a kol., 1992). V našem experimentu nebylo značeno pořadí snesených vajec, tudíž není možné přesně odhalit, zda manipulace probíhala prostřednictvím prvních vajec.

6. Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zjistit, jaké faktory hrají roli v poměru pohlaví mlád'at u vybraného druhu papouška. Výsledky vlastní studie u neofémy modrohlavé (*Neophema splendida*) prokázaly, že roční období má vliv na poměr pohlaví mlád'at. Na počátku hnízdní sezóny, kdy se délka dne prodlužovala, převažovaly v hnízdech samice. S postupem hnízdní sezóny vzrůstal na hnízdě podíl samců. Rovněž byla testována Trivers-Willardova hypotéza, která předpokládá u časných snůšek vyšší podíl „dražšího“ pohlaví, které později dospívá. Získané výsledky jsou v souladu s touto hypotézou. V experimentu byly zjištěny následující skutečnosti:

1. Poměr neoplozených vajíček ve snůšce neovlivňoval žádný z testovaných faktorů (zařízení, umístění klece, pořadí hnízdění, stáří samice a den v sezóně).
2. Velikost snůšky nebyla ovlivněna žádným z testovaných faktorů (zařízení, umístění klece, pořadí hnízdění, stáří samice, den v sezóně a délka dne).
3. Poměr samců ve snůšce byl signifikantně pozitivně korelován s rostoucím dnem v sezóně. Rozhodujícím testovaným faktorem byla délka dne.
4. U prvních snůšek byl podíl samců nižší než u snůšek následujících. Rozdíl mezi druhou a třetí snůškou nebyl statisticky signifikantní.
5. Vliv ostatních faktorů (zařízení, umístění klece a stáří samice) na poměr samců na hnízdě nebyl signifikantní.

7. Seznam použité literatury

- Alonso-Alvarez, C. (2006): Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 17(1), 1-20.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E., Beck, M. L., Dervan, A. A., Duckworth, R. A., McGraw, K. J., Nolan, P. M., Whittingham, L. A. (2002): Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. *Science*, 295(5553), 316-318.
- Bradbury, R. R., Blakey, J. K. (1998): Diet, maternal condition, and offspring sex ratio the zebra finch, *Poephila guttata*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1399), 895-899.
- Bull, J. J., Charnov, E. (1988): How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, (5), 96-135.
- Campagne, A. (2008): *A Guide to Neophema & Neopsephotus Genera & Their Mutations*. ABK Publications, New South Wales.
- Clark, A. B. (1978): Sex-ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, 201(4351), 163-165.
- Clement, P. (1999): *Finches & sparrows*. Princeton University Press, New Jersey.
- Clout, M. N., Elliott, G.P., Robertson, B.C. (2002): Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biological Conservation*, 107(1), 13-18.
- Daan, S., Dijkstra, C., Weissing, F. J. (1996): An evolutionary explanation for seasonal trends in avian sex ratios. *Behavioral Ecology*, 7(4), 426-430.
- Darwin, C. (1871): *The Descent of Man*, John Murray, London.
- Decoux, J. P. (1997): Variation of secondary sex-ratio in birds and other tetrapodes. The case of *Colius striatus nigricollis (Coliiformes)*. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie*, 52(1), 37-68.
- Dijkstra, C., Daan, S., Buker, J. B. (1990): Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Functional Ecology*, 4(2), 143-147.
- Donald, P. F. (2007): Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149(4), 671-692.
- Ellegren, H., Gustafsson, L., Sheldon, B. C. (1996): Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(21), 11723-11728.
- Emlen, S. T., Wrege, P. H. (1991): Breeding biology of white-fronted bee-eaters at nakuru – the influence of helpers on breeder fitness. *Journal of Animal Ecology*, 60(1), 309-326.

- Freed, L. A. (1990): Cooperative breeding in birds: long term studies of ecology and behaviour - Stacey, P. B., Koenig, W. D., Science, 250(4985), 1282-1283.
- Gowaty, P. A., Lennartz, M. R. (1985): Sex ratios of nestling and fledgling red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) favor males. American Naturalist, 126(3), 347-353.
- Greenwood, P. J. (1987): Inbreeding, Philopatry and Optimal outbreeding in Birds. Department of Adult and Continuing Education. University of Durham, 207-220.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F., Thuman, K. A. (2002): Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. Molecular Ecology, 11(11), 2195-2212.
- Goerlich-Jansson, V. C., Müller, M. S., Groothuis, T. G. G. (2013): Manipulation of primary sex ratio in birds: Lessons from the homing pigeon (*Columba livia domestica*). Integrative and Comparative Biology, 53(6), 902-912.
- Hamilton, W. D. (1967): Extraordinary sex ratios. Science, 156(3774), 477-488.
- Hasselquist, D., Kempenaers, B. (2002): Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 357(1419), 363-372.
- Heinsohn, R., Langmore, N. E., Cockburn, A., Kokko, H. (2011): Adaptive secondary sex ratio adjustments via sex-specific infanticide in a bird. Current Biology, 21(20), 1744-1747.
- Heinsohn, R., Legge, S., Barry, S. (1997): Extreme bias in sex allocation in Eclectus parrots. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 264(1386), 1325-1329.
- Howe, H. F. (1977): Sex-ratio adjustment in the common grackle. Science, 198(4318), 744-746.
- Koenig, W. D., Stanback, M. T., Haydock, J., Kraaijeveld-Smit, F. (2001): Nestling sex ratio variation in the cooperatively breeding acorn woodpecker (*Melanerpes formicivorus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 49(5), 357-365.
- Komdeur, J., Pen, I. (2002): Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological sciences, 357(1419), 373-380.
- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J., Mateman, C. (1997): Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. Nature, 385(6616), 522-525.

- Korsten, P., Lessells, C. K. M., Mateman, A. C., Van der Velde, M., Komdeur, J. (2006): Primary sex ratio adjustment to experimentally reduced male UV attractiveness in blue tits. *Behavioral Ecology*, 17(4), 539-546.
- Krebs, E. A., Green, D. J., Double, M. C., Griffiths, R. (2002): Laying date and laying sequence influence the sex ratio of crimson rosella broods. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(5), 447-454.
- Legge S., Heinsohn, R., Double, M. C., Griffiths R., Cockburn A. (2001): Complex sex allocation in the laughing kookaburra. *Behavioral Ecology*, 12(5), 524-533.
- Lewis, P. D., Backhouse, D., Gous, R. M. (2004): Constant photoperiods and sexual maturity in broiler breeder pullets. *British poultry science*, 45(4), 557-560.
- Ligon, J. D., Ligon, S. H. (1990): Female-biased sex ratio at hatching in the green woodhoopoe. *The Auk*, 107(4), 765-771.
- Mallows, C. L. (1973): Some comments on Cp. *Technometrics*, 15, 661-667.
- Martins, T. L. F (2004): Sex-specific growth rates in zebra finch nestlings: a possible mechanism for sex ratio adjustment. *Behavioral Ecology*, 15(1), 174-180.
- Olsen, P. D., Cockburn, A. (2004): Female-biased sex allocation in peregrine falcons and other raptors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(6), 417-423.
- Pike, T. W., Petrie, M. (2003): Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological Reviews*, 78(4), 553-574.
- Pryke, S. R., Griffith, S. C. (2009): Genetic incompatibility drives sex allocation and maternal investment in a polymorphic finch. *Science*, 323(5921), 1605-1607.
- Ristow, D., Wink, M. (2004): Seasonal variation in sex ratio of nestling Eleonora's Falcons. *Journal of raptor research*, 38(4), 320-325.
- Roe, D., Mulliken, T., Milledge, S., Mremi, J., Mosha, S., Greig-Gran, M. (2002): *Making a Killing or Making a Living: Wildlife trade, trade controls, and rural livelihoods*, IIED, London.
- Rutkowska, J., Cichoń, M. (2002): Maternal investment during egg laying and offspring sex: an experimental study of zebra finches. *Animal behaviour*, 64, 817-822.
- Rutstein, A. N., Gilbert, L., Slater, P. J. B., Graves, J. A. (2005): Sex-specific patterns of yolk androgen allocation depend on maternal diet in the zebra finch. *Behavioral Ecology*, 16(1), 62-69.

Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Caprioli, M., Ambrosini, R., Boncoraglio, G., Canova, L. (2013): Population and Colony-Level Determinants of Tertiary Sex Ratio in the Declining Barn Swallow. *Plos one. Biological Reviews* 8(2).

Sheldon, B. C. (1998): Recent studies of avian sex ratios. *Heredity*, 80(4), 397-402.

Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J., Sendecka, J. (1999): Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402(6764), 874-877.

Silva, T., Sojka, J., Tomiška, L., Leimerová, J., Papač, M. (2015): Průvodce chovem papoušků: Kompletní průvodce chovem všech druhů papoušků. Jan Sojka – Nová Exota, Horka nad Moravou.

StatSoft, Inc. (2013): STATISTICA (data analysis software system), version 12. www.statsoft.com.

Svensson, E., Nilsson, J. A. (1996): Mate quality affects offspring sex ratio in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 263(1368), 357-361.

Torres, R., Drummond, H. (1999): Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia*, 118(1), 16-22.

Trivers, R. L., Willard, D. E. (1973): Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179, 90-92.

Weatherhead, P. J. (2005): Effects of climate variation on timing of nesting, reproductive success, and offspring sex ratios of red-winged blackbirds. *Oecologia. Biological Sciences*, 144(1), 168-175.

Werren, J. H. (1981): Sex ratio evolution under local mate competition in a parasitic wasp. *Biology Department, University of Utah, Salt Lake City*, 37(1), 116-124.

Zijlstra, M., Daan, S., Bruinenberg-Rinsma, J. (1992): Seasonal variation in the sex ratio of marsh harrier (*Circus aeruginosus*) broods. *Functional Ecology*, 6(5), 553-559.

8. Seznam příloh

Příloha č. 1

Přehled dat získaných při experimentální práci. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

Příloha č. 1: Přehled dat získaných při experimentální práci. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

id	rok	zařízení	klec	spodní/horní klec	pár	stáří samice	pořadí hnízdění	datum	oplozená vejce	samci	samice	neoplozená vejce
1	2013	1	1	horní	1	1	1	20.4.2013	4	2	2	0
2	2013	1	2	horní	2	1	1	17.9.2013	3	2	1	1
3	2013	1	3	horní	3	1	1	19.4.2013	4	0	4	0
4	2013	1	4	horní	4	1	1	12.5.2013	5	3	2	0
5	2013	1	5	horní	5	1	1	16.5.2013	4	2	2	1
6	2013	1	6	horní	6	1	1	24.5.2013	5	1	3	0
7	2013	1	7	spodní	7	1	1	17.4.2013	0	0	0	4
8	2013	1	8	spodní	8	1	1	3.5.2013	4	2	2	0
9	2013	1	9	spodní	9	1	1	2.4.2013	4	2	2	0
10	2013	1	11	spodní	11	1	1	18.4.2013	5	2	3	0
11	2013	1	12	spodní	12	1	1	12.5.2013	4	1	3	0
12	2013	2	1	horní	13	1	1	25.5.2013	3	1	2	1
13	2013	2	2	horní	14	1	1	10.4.2013	3	1	2	1
14	2013	2	3	horní	15	1	1	12.4.2013	4	1	3	0
15	2013	2	4	horní	16	1	1	22.6.2013	4	1	2	0
16	2013	2	5	horní	17	1	1	8.4.2013	2	1	1	2
17	2013	2	6	horní	18	1	1	3.4.2013	5	1	4	0
18	2013	2	8	spodní	20	1	1	3.6.2013	4	1	3	0
19	2013	2	9	spodní	21	1	1	18.4.2013	5	0	4	0
20	2013	2	10	spodní	22	1	1	6.4.2013	4	1	3	0
21	2013	2	11	spodní	23	1	1	6.7.2013	4	2	2	1
22	2013	2	12	spodní	24	1	1	12.4.2013	5	2	2	0
23	2013	1	1	horní	1	1	2	29.6.2013	3	2	1	1
24	2013	1	2	horní	2	1	2	12.8.2013	4	3	1	0
25	2013	1	3	horní	3	1	2	30.6.2013	4	4	0	0
26	2013	1	4	horní	4	1	2	2.9.2013	4	3	1	0

Příloha č. 1: Přehled dat získaných během experimentální práce. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

id	rok	zařízení	klec	spodní/horní klec	pár	stáří samice	pořadí hnízdění	datum	oplozená vejce	samci	samice	neoplozená vejce
27	2013	1	5	horní	5	1	2	12.7.2013	4	3	0	0
28	2013	1	6	horní	6	1	2	18.7.2013	4	2	2	0
29	2013	1	7	spodní	7	1	2	8.7.2013	4	3	1	0
30	2013	1	9	spodní	9	1	2	12.7.2013	5	4	1	0
31	2013	1	11	spodní	11	1	2	5.8.2013	4	2	2	0
32	2013	1	12	spodní	12	1	2	26.8.2013	5	3	2	0
33	2013	2	1	horní	13	1	2	18.7.2013	5	2	2	0
34	2013	2	2	horní	14	1	2	17.6.2013	5	3	2	0
35	2013	2	5	horní	17	1	2	4.8.2013	6	4	2	0
36	2013	2	6	horní	18	1	2	26.7.2013	4	1	1	0
37	2013	2	9	spodní	21	1	2	2.9.2013	4	2	2	0
38	2013	2	10	spodní	22	1	2	3.7.2013	5	3	1	0
39	2013	2	12	spodní	24	1	2	23.7.2013	3	3	0	1
40	2013	1	3	horní	3	1	3	4.9.2013	5	2	3	0
41	2013	1	7	spodní	7	1	3	20.9.2013	5	3	1	0
42	2014	1	1	horní	7	2	1	16.4.2014	4	1	2	0
43	2014	1	2	horní	8	2	1	18.4.2014	5	2	3	0
44	2014	1	3	horní	9	2	1	19.4.2014	4	1	3	0
45	2014	1	4	horní	10	2	1	23.4.2014	3	2	1	1
46	2014	1	5	horní	11	2	1	20.4.2014	3	1	2	1
47	2014	1	6	horní	12	2	1	18.4.2014	5	2	3	0
48	2014	1	7	spodní	1	2	1	9.4.2014	0	0	0	4
49	2014	1	8	spodní	2	2	1	2.5.2014	5	2	3	0
50	2014	1	9	spodní	3	2	1	8.5.2014	4	0	4	0
51	2014	1	10	spodní	4	2	1	12.4.2014	5	2	3	0
52	2014	1	11	spodní	5	2	1	5.7.2014	4	3	1	0

Příloha č. 1: Přehled dat získaných během experimentální práce. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

id	rok	zařízení	klec	spodní/horní klec	pár	stáří samice	pořadí hnízdění	datum	oplozená vejce	samci	samice	neoplozená vejce
53	2014	1	12	spodní	6	2	1	18.5.2014	5	3	2	0
54	2014	2	1	horní	20	2	1	6.5.2014	4	1	3	1
55	2014	2	2	horní	21	2	1	12.4.2014	4	3	0	0
56	2014	2	3	horní	22	2	1	16.4.2014	0	0	0	4
57	2014	2	4	horní	23	2	1	9.4.2014	4	1	3	0
58	2014	2	5	horní	24	2	1	10.4.2014	5	3	2	0
59	2014	2	7	spodní	13	2	1	7.5.2014	5	3	2	0
60	2014	2	8	spodní	14	2	1	12.4.2014	5	1	3	0
61	2014	2	9	spodní	15	2	1	11.4.2014	4	2	2	0
62	2014	2	10	spodní	16	2	1	18.5.2014	0	0	0	4
63	2014	2	11	spodní	17	2	1	14.5.2014	3	0	1	1
64	2014	2	12	spodní	18	2	1	10.4.2014	2	0	0	2
65	2014	1	1	horní	7	2	2	26.6.2014	4	2	2	0
66	2014	1	2	horní	8	2	2	7.7.2014	5	3	2	0
67	2014	1	3	horní	9	2	2	28.7.2014	4	0	0	1
68	2014	1	4	horní	10	2	2	19.7.2014	4	3	1	1
69	2014	1	5	horní	11	2	2	13.8.2014	4	2	1	0
70	2014	1	6	horní	12	2	2	20.7.2014	5	3	2	0
71	2014	1	7	spodní	1	2	2	13.7.2014	4	2	2	0
72	2014	1	8	spodní	2	2	2	3.8.2014	4	4	0	0
73	2014	1	10	spodní	4	2	2	18.7.2014	4	2	2	0
74	2014	1	12	spodní	6	2	2	4.8.2014	5	3	1	0
75	2014	2	1	horní	20	2	2	2.7.2014	5	2	3	0
76	2014	2	2	horní	21	2	2	26.6.2014	4	4	0	0
77	2014	2	3	horní	22	2	2	10.8.2014	4	2	2	1
78	2014	2	5	horní	24	2	2	23.7.2014	4	2	1	0

Příloha č. 1: Přehled dat získaných během experimentální práce. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

id	rok	zařízení	klec	spodní/horní klec	pár	stáří samice	pořadí hnízdění	datum	oplozená vejce	samci	samice	neoplozená vejce
79	2014	2	7	spodní	13	2	2	18.8.2014	5	2	3	0
80	2014	2	8	spodní	14	2	2	11.8.2014	0	0	0	4
81	2014	2	9	spodní	15	2	2	6.7.2014	4	3	1	1
82	2014	2	11	spodní	17	2	2	15.8.2014	5	5	0	0
83	2014	1	1	horní	7	2	3	12.9.2014	5	3	2	0
84	2015	1	1	horní	1	3	1	17.4.2015	6	1	4	0
85	2015	1	2	horní	2	3	1	3.5.2015	3	2	1	1
86	2015	1	3	horní	3	3	1	19.4.2015	6	2	3	0
87	2015	1	4	horní	4	3	1	2.6.2015	5	2	3	0
88	2015	1	5	horní	5	3	1	14.4.2015	5	2	2	0
89	2015	1	6	horní	6	3	1	15.4.2015	4	1	3	1
90	2015	1	7	spodní	7	3	1	27.4.2015	5	2	2	0
91	2015	1	8	spodní	8	3	1	16.4.2015	4	0	0	1
92	2015	1	9	spodní	9	3	1	17.5.2015	5	2	3	0
93	2015	1	11	spodní	11	3	1	25.4.2015	4	3	1	0
94	2015	1	12	spodní	12	3	1	13.5.2015	5	1	4	0
95	2015	2	1	horní	13	3	1	19.6.2015	5	3	1	0
96	2015	2	2	horní	14	3	1	12.5.2015	0	0	0	4
97	2015	2	2	horní	15	3	1	24.6.2015	4	1	3	0
98	2015	2	2	horní	16	3	1	20.5.2015	6	1	5	0
99	2015	2	2	horní	17	3	1	17.4.2015	5	0	4	0
100	2015	2	2	horní	18	3	1	14.4.2015	4	1	3	0
101	2015	2	2	spodní	20	3	1	19.4.2015	0	0	0	4
102	2015	2	2	spodní	26	1	1	17.4.2015	3	1	2	1
103	2015	2	2	spodní	22	3	1	27.4.2015	6	2	4	0
104	2015	2	2	spodní	23	3	1	2.5.2015	5	4	1	0

Příloha č. 1: Přehled dat získaných během experimentální práce. Data byla následně vyhodnocena pomocí Statistika v. 12 a R. Faktor.

id	rok	zařízení	klec	spodní/horní klec	pár	stáří samice	pořadí hnízdění	datum	oplozená vejce	samci	samice	neoplozená vejce
105	2015	2	2	spodní	24	3	1	17.4.2015	4	1	3	0
106	2015	2	2	spodní	25	2	1	19.4.2015	5	0	4	0
107	2015	1	1	horní	1	3	2	28.6.2015	5	4	1	0
108	2015	1	3	horní	3	3	2	21.6.2015	4	3	1	0
109	2015	1	4	horní	4	3	2	27.8.2015	4	2	2	0
110	2015	1	5	horní	5	3	2	5.7.2015	0	0	0	5
111	2015	1	6	horní	6	3	2	30.6.2015	5	0	0	0
112	2015	1	8	spodní	8	3	2	25.7.2015	5	4	1	0
113	2015	1	9	spodní	9	3	2	6.8.2015	4	0	0	0
114	2015	1	11	spodní	11	3	2	13.7.2015	5	3	2	0
115	2015	2	1	horní	13	3	2	2.9.2015	4	1	3	1
116	2015	2	2	horní	14	3	2	20.7.2015	4	4	0	0
117	2015	2	2	horní	15	3	2	14.9.2015	5	2	1	0
118	2015	2	2	horní	17	3	2	3.8.2015	4	2	2	1
119	2015	2	2	spodní	20	3	2	2.7.2015	5	4	1	0
120	2015	2	2	spodní	22	3	2	13.8.2015	4	3	1	0
121	2015	2	2	spodní	23	3	2	26.8.2015	4	2	1	1
122	2015	2	2	spodní	25	2	2	6.7.2015	4	3	1	0
123	2015	1	1	horní	1	3	3	3.9.2015	4	2	2	1
124	2015	1	6	horní	6	3	3	12.9.2015	5	3	2	0