

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Závisí rodičovská péče na atraktivitě u
lejska bělokrkého *Ficedula albicollis*?

Diplomová práce

Martin Janča

2011

Autor:	Martin Janča
Studijní program:	Biologie B1501
Studijní obor:	Zoologie
Forma studia:	Prezenční
Vedoucí bakalářské práce:	Miloš Krist
Termín odevzdání práce:	Letní semestr 2011

Prohlašuji, že tato práce byla napsána mou vlastní rukou a všechny prameny, které jsem v této práci použil, jsem uvedl v části Použitá literatura.

V Olomouci dne 19. 8. 2011

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Martin Janča

Název práce: Závísí rodičovská péče na atraktivitě u lejska bělokrkého *Ficedula albicollis*?

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Miloš Krist

Rok obhajoby práce: 2011

Abstrakt (český)

Rodičovská investice jedince je závislá na mnoha faktorech včetně atraktivity vlastní a atraktivity jeho partnera. Mnoho empirických studií hledalo tyto vztahy, ale v mnoha případech žádné nenašlo. Nicméně tyto negativní výsledky mohou být způsobeny pouze nedostatečně podchycenou rodičovskou investicí. Negativní výsledky ve vztahu mezi atraktivitou a rodičovskou investicí tak mohou být pouze statistickým artefaktem způsobeným špatným odhadem rodičovské investice. V této práci jsem se pokusil zlepšit odhad rodičovské investice pomocí vysoké frekvence jejího měření na lejskovi bělokrkém (*Ficedula albicollis*). Má měření rodičovské investice skutečně dobře vysvětlovala morfologické znaky mláďat, nicméně neukázala žádný vztah s atraktivitou podobně jako v předchozích studiích. Na závěr diskutuji možnost, že důvody pro pozitivní či negativní vztah se mohou uplatňovat zároveň, a výsledný vztah tak balancuje mezi oběma vztahy. Je možné, že informační obsah ornament rozhoduje o tom, který vztah je adaptivní.

Klíčová slova: hypotéza dobrého rodiče, diferenciální alokace, reprodukční kompenzace, informační obsah ornamentu

Počet stran: 34

Počet příloh: 0

Jazyk: Čeština

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author's first name and surname: Martin Janča

Title: Does parental care depend on ornament size in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*?

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of zoology

Supervisor: Miloš Krist

The year of presentation: 2011

Abstract

Parental investment may vary according to many factors including own attractiveness and attractiveness of partner. Many studies investigating these relationships were conducted. Authors very often did not find any relationship between ornaments and parental investment. However, their negative conclusions are not very strong since the chosen measure of parental investment might not be suitable for this purpose in many cases. Consequently, the failure to find relationship may be only statistic artifact caused by bad chosen measure of parental investment. I tried to improve estimate of parental investment by more frequent measuring of parental feeding visits. Measure of parental investment that I chose explain characters of young well. But relationship between ornament and parental investment absent in my data on collared flycatcher too. I discuss, that both reasons for positive and negative relationship can show in the same case and balance again each other. In result, we can see no relationship between ornament and parental investment. I discuss possibility that decision, if positive or negative relationship between ornament and parental investment is adaptive, depends on information content of ornament.

Keywords: good parent process, differential allocation, reproductive compensation, information content of ornament

Number of pages: 34

Number of appendices: 0

Language: Czech language

Cíle této práce:

1. Zvolit dostatečně přesnou míru rodičovské investice při sběru dat a její přesnost otestovat
2. Vyšetřit vztah mezi rodičovskou investicí a velikostí ornamentu daného jedince pro samce i samice lejska bělokrkého
3. Vyšetřit vliv velikosti ornamentu na rodičovskou investici mezi partnery u lejska bělokrkého

Abstrakt (český)	4
Abstract	5
Úvod	8
Metodika	11
Lokalita	11
Modelový druh	11
Terénní práce.....	11
Analýza záznamu rodičovské péče.....	13
Data a jejich analýza.....	13
Výsledky:	18
Test vlivu atraktivity na rodičovskou investici	19
Diskuse	24
Použitá literatura	33

Úvod

Teorie sexuální selekce pojednává o partnerském výběru jako o prostředku k získání lepší fitness (Andersson, 1994; Andersson a Simmons, 2006). Tento zisk je v zásadě dvojího typu podle toho, jak k ní přispívá. Buďto se jedná o přímý negenetický zisk (Møller a Jennions, 2001), nebo o nepřímý zisk genetický (Jennions a Petrie, 2000). Genetickým ziskem z výběru partnera je myšlen přenos genů, které zvyšují fitness, z vybraného partnera na společné potomky (Jennions a Petrie, 2000). Pokud však hovoříme o přímém negenetickém zisku, jedná se o zdroje poskytované partnerem v souvislosti s reprodukcí (Hoelzer, 1989; Møller a Jennions, 2001). Tedy zdroje investované do reprodukce jsou určeny společným mláďatům nebo partnerovi. Takové rodičovské investice jsou např. rodičovská péče (Møller a Jennions, 2001) nebo kvalita teritoria (Keyser a Hill, 2000).

Jak některé přímé, tak hlavně nepřímé zisky jsou však pro jedince těžko postřehnutelné a projevují se v době, kdy reprodukce už započala nebo ještě mnohem později. Při partnerském výběru je výhodné zaměřit se na znaky „viditelné“, které o potenciálních ziscích čestně vypovídají (Hill a McGraw, 2006). Ty se tak často stávají atraktivními (Kokko, 1998).

Z teorie životních historií vyplývá, že mezi life-history znaky (jako je přežívání nebo reprodukce) jsou trade-offy (Stearns, 1992). Je tomu tak proto, že jakmile dva nebo více činností/znaků využívá stejný omezený zdroj, nemohou jedinci maximalizovat všechny tyto znaky najednou (Stearns, 1992). Mezdruhově se takový trade-off mezi dvěma znaky často projeví jako negativní korelace (Stearns, 1992). Je tomu tak proto, že různé druhy přidělují různé relativní množství získaného zdroje oběma činnostem (van Noordwijk a de Jong, 1986). Podle toho, jak jednotlivým druhům velí přírodní výběr. Ovšem u jedinců stejného druhu pozorujeme naopak často pozitivní korelaci mezi těmito znaky, protože uvnitř jednoho druhu platí obvykle jednotná strategie v rozdělení zdrojů (van Noordwijk a de Jong, 1986). Zato variabilita v získávání nebo v efektivitě zpracování tohoto zdroje je i uvnitř druhu velká a vypovídá o kvalitě jedinců. Tedy jedinec, který získal malé množství zdrojů, přidělí oběma znakům absolutně málo zdrojů oproti jedinci, který získal množství velké (van Noordwijk a de Jong, 1986). Kvůli trade-offům na sebe navzájem ukazují různé znaky, činnosti a struktury na těle (např. ornamenty u ptáků; McGraw, 2005), z nichž některé jsou dobře viditelné pro druhé pohlaví, a tedy mohou být využity jako čestný signál těch špatně rozeznatelných ale důležitých znaků zvyšujících fitness potomstva (Kokko, 1998).

U ptáků nacházíme mnoho dobře viditelných ornamentů, které by snad mohly fungovat jako čestné signály. V případě ornamentů, které jsou dány obsahem pigmentů v kůži nebo peří, může být právě barvivo tím společným omezeným zdrojem jak pro ornament tak i kondici jedince. Je známo, že živočichové si neumí vyrobit karoteny ve svém těle a musí je získávat s potravou (Griffith et al., 2006). Jsou to látky důležité pro tělo (McGraw, 2005) a jejich uložení v peří je pro metabolismus trvale a nevratně imobilizuje. Ukládání karotenoidního zbarvení v peří a využití karotenů v metabolismu tedy soupeří o limitovaný zdroj, což je hlavním předpokladem pro a závislost karotenoidních ornamentů na kondici. Další barvivo používané k tvorbě ornamentů je melanin (Veselovský Z, 2001). Těla živočichů si jej umí syntetizovat sama a melanin byl tradičně pokládán za méně důležitý pro tvorbu čestných signálů vypovídajících o kondici (McGraw, 2005). Nicméně melanin má v těle antioxidační funkce v boji proti volným radikálům a oxidativnímu stresu (McGraw, 2005) a jeho imobilizace do peří k tvorbě ornamentů by tak také mohla být závislá na kondici. A skutečně z metaanalýzy Griffitha et al. (2006) vyplývá, že ptačí melaninové ornamenty jsou na kondici závislé stejně jako ornamenty karotenoidní. Mnoho ornamentů založených jak na melaninu, tak i na karotenoidech je selektováno

pohlavním výběrem (Hill a McGraw, 2006). Celá logika o ornamentu jako čestném signálu stojí na předpokladu, že tělesná kondice během reprodukce odráží kondici při pelichání na zimovištích, kdy ornamenti společně s peřím vznikaly. Tento předpoklad částečně potvrzují Hegyi et al. (2008), když prokázali, že klimatické podmínky během pelichání mají vliv na mezisezónní změnu ve velikosti atraktivních znaků a zároveň podporují negativní vliv předcházející rodičovské investice na tuto změnu.

Nápadné zbarvení a skvrny na peří ptáků nemusí být vždy podmíněny obsahem pigmentů. U některých druhů ptáků můžeme pozorovat nápadné bílé skvrny, které jsou naopak způsobené tím, že zde peří žádný pigment neobsahuje. Otázka pak je, zda i takové ornamenti mohou něco vypovídat o kondici svých nositelů. Je těžko představitelné, že by absence jakéhokoli pigmentu byla dražší než jeho přítomnost. Nicméně cena ornamentu se nemusí projevit pouze při jeho tvorbě, ornament může být drahý až během jeho nošení. U vrabce domácího (*Passer domesticus*) je melaninový ornament na hrdle čestným signálem (VOLTURA et al., 2002), jeho cena však nevyplývá z metabolické tvorby melaninu, ale z kompetičních interakcí mezi samci s velkým ornamentem (Møller, 1988). Qvarnström (1997) experimentálně zvětšila bílou čelní skvrnu samců u švédské populace lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) a zvýšila tak samčí kompetici. Mezisezónní změny v délce bílých křídelních skvrn u samce střeoevropské populace tohoto druhu odrážejí tělesnou kondici v uplynulé sezóně (Török et al., 2003). Jejich délky jsou při tom vysoce opakovatelné i dědivé, což ukazuje na čestný signál kondice ač determinován geneticky (Török et al., 2003). Hegyi et al. (2002) našli mezipopulační rozdíly v determinaci velikosti bílé čelní skvrny u lejska bělokrkého, když srovnal opakovatelnost, dědivost a vliv kondice na čelní skvrnu mezi populacemi. Švédská populace ukázala na rozdíl od střeoevropské závislost velikosti čelní skvrny na tělesné kondici (Hegyi et al., 2002). Krist (nepublikovaný manuskript) v souladu s předchozími studiemi našel závislost délky bílých křídelních, nikoli však čelních skvrn na kondici u jiné střeoevropské populace. Je tedy pravděpodobné, že nemelanizované skvrny lejsků jsou stejně tak čestnými signály kondice jako ornamenti založené na barvivo drahém ve smyslu syntézy nebo získávání.

V této práci se zabývám vztahem mezi ornamenti a rodičovskou péčí samců i samic lejska bělokrkého. Teoreticky jsou zde možné čtyři druhy vztahů.

1. Pozitivní závislost mezi ním a investicí do reprodukce. Jedná se o **hypotézu dobrého rodiče** (Hoelzer, 1989). Pro nositele dobrého ornamentu, který je závislý na kondici, je výhodné přidělit do reprodukce vysoké absolutní množství zdrojů stejně jako do tvorby ornamentu (Hoelzer, 1989). Ornament tak čestně vypovídá o schopnosti nositele poskytovat přímý zisk (Kokko, 1998).

2. Naopak negativní vztah mezi ornamentem a rodičovskou investicí může existovat zejména u samců a to v případě, když velikost ornamentu zvyšuje šance na získání mimopárových kopulací (Stiver a Alonzo, 2009). I v tomto případě atraktivnější jedinec investuje nejspíš více do reprodukce, ovšem ne se svým sociálním partnerem. To je výsledkem **trade-offu mezi získáváním partnera a rodičovskou investicí** (Stiver a Alonzo, 2009). Můžeme tedy pozorovat naopak zdánlivě negativní závislost mezi velikostí ornamentu a investicí do reprodukce (jestliže tuto investici měříme jako investici do potomků společných se sociálním partnerem). Ornament zde již nevypovídá o schopnosti poskytovat přímý genetický zisk, ale o ochotě jej poskytovat.

Vztah mezi ornamentem a krmením nemusí být pozorovatelný jen na úrovni jednoho jedince, ale i mezi partnery navzájem.

3. Podle hypotézy **diferenciální alokace** je jedinec ochotný přidělit z trade-offu mezi reprodukcí a kondicí do reprodukce více zdrojů, jestliže je jeho partner atraktivní (Sheldon, 2000). Pokud s velikostí ornamentu stoupá poskytovaný zisk do mláďat, je efektivní pro partnera do takto

obdařených mláďat také více investovat.

4. Naopak hypotéza **reprodukční kompenzace** předpokládá přesně opačnou situaci, tedy negativní vztah mezi rodičovskou investicí a atraktivitou partnera (Gowaty, 2008). Reprodukční kompenzace vychází z logiky, že mláďata už budou kvalitní díky poskytovanému zisku a partner si může dovolit svoji investici snížit a místo toho investovat třeba do své vlastní kondice.

Mnoho empirických studií, které hledaly vztahy mezi rodičovskými investicemi a atraktivitou rodičů, měřilo rodičovské investice coby počet zakrmení mláďat v čase (Sundberg a Larsson, 1994; Smiseth a Amundsen, 2000; Riden et al., 2000; Jawor a Breitwisch, 2004; Kujima et al., 2009; Maguire a Safran, 2010). Tyto práce často explicitně předpokládaly, že jimi zvolená míra rodičovského krmení skutečné krmení dobře popisuje. To by se dalo částečně testovat pomocí lineární regrese znaků mláďat na dané míře rodičovského krmení. Takový test v těchto studiích však většinou chybí. To je nedostatek většiny předešlých studií. Pokud totiž v daném případě závislost mezi investicí a traktivitou rodičů, výsledky lze interpretovat dvojím způsobem. Buďto tento vztah reálně neplatí, nebo jen zvolená míra rodičovského krmení o skutečném krmení dostatečně pravdivě nevypovídá. Většina studií na toto téma odhaduje rodičovské krmení ze dvou pozorování trvajících pouze hodinu. Je nutné si uvědomit, že počet návštěv na hnízdě při krmení závisí na mnoha faktorech, jako jsou denní doba, datum, teplota ovzduší a podobně. Přitom i studie popisujících přímo rodičovské krmení zmíněný vztah neprokázaly nebo se o to ani nepokoušeli (Royama, 1966; Best, 1977; Martin, 1987; Bédard a Meunier, 1983; Bryant A Gardiner, 1979). Tato práce si klade za cíl zjistit vztahy mezi ornamenty a rodičovskými investicemi u lejska bělokrkého. Rodičovské krmení jsem odhadl na základě šesti dvouhodinových videonahrávek, které jsem pořizoval pravidelně během krmení mláďat na hnízdě. Následně jsem ověřil, zda tato míra rodičovské investice koreluje se znaky mláďat. Protože tomu tak skutečně bylo, je možné nalezené vztahy mezi ornamenty a rodičovskými investicemi interpretovat biologicky nikoli statisticky .

Metodika

Lokalita

Terénní práce probíhaly na jihozápadních svazích Velkého Kosíře (49°32'41.401"N, 17°3'6.822"E) na třech studijních plochách. Plochy Sluka a Zmola jsou si velmi podobné. Obě jsou porostlé pařezinovou doubravou dubu zimního (*Quercus petraea*). Je to les velmi nízký a prosvětlený prakticky bez keřového patra. Bylinné patro je zastoupeno hlavně několika málo druhy trav. Lokálně hojně jsou xerothermní druhy jako pryšec chvojka (*Euphorbia syriaca*) nebo třeba tolita lékařská (*Vincetoxicum hirundinaria*). Obě plochy od sebe odděluje hluboká zmola, kterou při vydatných deštích teče potok. Zde se nacházejí i velké buky (*Fagus sylvatica*), menší habry (*Carpinus betulus*) a několik olší (*Alnus* sp.). Na horní straně Sluky je menší porost invazního (*Robinia pseudoacacia*; Mlíkovský a Stýblo, 2006). Plochu Zmolu téměř přetíná úzký pás sekundárního bezlesí. Ve své horní polovině zarůstá několika břízami bělokorými (*Betula pendula*) a mladým porostem invazního pajasanu žlaznatého (*Ailanthus altissima*; Mlíkovský a Stýblo, 2006). V případě obou ploch se jedná o velmi jednoduše strukturovaný les. Třetí plocha Karel je od obou prve zmíněných vzdálená asi 1 km a od obou ploch se výrazně liší především v druhovém složení porostu. Na polovině rozlohy Karla roste pařezinová doubrava dubu zimního podobná jako v případě dříve jmenovaných ploch. Druhá polovina Karla je pokryta druhovou i věkovou monokulturou smrku. Na všech třech studijních plochách jsou vyvěšeny hnízdní budky pravidelně obsazované nejen lejskem bělokrkým ale i dalšími pěvci, z nichž jsou nejpočetnější sýkora koňadra (*Parus major*) a modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

Modelový druh

Lejsk bělokrký je malý lesní pěvec, transsaharský migrant ochotně obsazující jak přirozené dutiny, tak i hnízdní budky (Hudec et al., 1983). Je to druh nížin a středních poloh, kterého ve vyšších polohách střídá blízce příbuzný lejsk černohlavý (*Ficedula hypoleuca*; Hudec et al., 1983). Hnízdění lejska bělokrkého probíhá jednou do roka za přispění obou rodičů v péči o mláďata. Samci přilétají o několik dní dříve a zakládají hnízdní teritoria (Hudec et al., 1983). Samice přiletí později a vybírají si samce s jejich teritorií (Hudec et al., 1983). Samice staví uvnitř budky poměrně vysoké hnízdo z trav, lýka nebo podobného materiálu. Potom samice klade po jednom jasně modrém vejci každý den. Velikost snůšky se u lejska typicky pohybuje od pěti do sedmi (Hudec et al., 1983). Zřídka je možné najít osm vajec ve snůšce a pozdější hnízda mohou obsahovat jen čtyři vejce. Inkubace vajec samicí začíná zpravidla den před naklazením posledního vejce. Mláďata se tedy líhnou asynchronně (Szöllösi et al., 2007) třeba i po dobu dvou dnů. Samec vůbec neinkubuje, pouze inkubující samici přikrmuje (Hudec et al., 1983). Mláďata v prvních dnech života jsou zahřívána opět pouze samicí, ale na jejich krmení se podílejí oba rodiče téměř stejnou měrou. Do zhruba patnáctého dne života mláďat probíhá krmení na hnízdě a po jejich vyvedení jsou ještě asi dva týdny krmena, než se úplně osamostatní (Hudec et al., 1983). U dospělců začíná v této době úplné pelichání a poté ptáci odlétají do zimovišť (Jenni a Winkler, 1994).

Terénní práce

Na všech studijních plochách dohromady je vyvěšeno celkem asi 300 budek. V roce 2009 probíhali terénní práce na všech plochách, v roce 2010 jsem využíval pouze ploch Sluka a Zmola. V roce 2009 probíhal souběžně experiment, při němž bylo s vejci manipulováno. Každý den byla vejce sbírána a nahrazována atrapami. Vejce byla do hnízd vrácena až po naklazení celé snůšky a tedy i

začátku inkubace. Z těchto důvodů líhnutí probíhalo synchronně. V roce 2010 žádný experiment neprobíhal a líhnutí bylo přirozeně asynchronní (Szöllösi et al., 2007).

Na začátku hnízdní sezóny jsem kontroloval budky po čtyřech dnech, abych odhadl, kdy bude hnízdo dostavěno. Od toho dne jsem kontroloval denně, abych mohl stanovit přesné datum prvního vejce. Tyto kontroly pokračovaly až do dokončení snůšky. Další denní kontroly jsem znovu zavedl od jedenáctého dne ode dne dokončení snůšky kvůli líhnutí mláďat. Den, kdy se vylíhla většina mláďat ve hnízdě, jsem považoval za nultý. Alespoň jeden den před druhým dnem života mláďat jsem do hnízdní budky montoval napodobeniny kamer, které jsem použil pro nahrávání rodičovské péče.

Mírou samičí investice do vajec jsem zvolil velikost snůšky a průměrný objem vajec. Vejce jsem měřil digitální šuplerou ($\pm 0.01\text{mm}$) na délku (D) a na šířku (Š). Šířku jsem měřili 2 krát ve dvou na sebe kolmých směrech a obě měření zprůměroval. Objem každého vejce jsem vypočítal podle vzorce $V = 0,507 \times D \times \text{Š}^2$ (Michl et al., 2004).

Rodičovskou péči jsem nahrával na video za použití mikrokamer citlivých na světlo namontovaných přímo do hnízdní budky. Pořizoval jsem tak záběry o délce dvou hodin. Mikrokamery jsou sestaveny do podoby 8 x 10 cm velké ploché krabičky černé barvy. Na jedné ploché straně krabičky je před objektiv vlastní mikrokamery připojena jednoduchá čočka o ohniskové vzdálenosti 15 cm, která zajišťuje fixní zaostření na tuto vzdálenost. Druhou plochou stranu mikrokamery jsem šrouboval ke stříšce z vnitřní strany, aby mířila shora na mláďata. Propojovací kabel vedoucí z mikrokamery jsem přivírali do škvíry dvířek. Napodobenina mikrokamery je z vnějšku tvořena stejnou krabičkou, úchyty i propojovacím kabelem, pouze zaostřovací čočka chybí. Propojovací kabel vedl do mini DV kamery Sony DCR-HC 96 a ke zdroji napětí, 12 V olovenému akumulátoru. Mini DV kameru jsem napájel lithiovým akumulátorem se zvětšenou kapacitou. Tyto součásti jsem při natáčení schovával v igelitovém sáčku, zamaskované listím nebo jiným opadem. Při natáčení rodičovské péče jsem pouze vyměnil napodobeninu za kameru a po natočení záběru naopak. Rodičovskou péči jsem nahrával každý druhý den od 2. do 12. dne života mláďat včetně. Pořizoval jsem tak šest nahrávek pro každé hnízdo. Při natáčení rodičovské péče jsem zaznamenával momentální stav počasí na jednoduché škále: jasno, polojasno, oblačno, zataženo a déšť. Teploty ovzduší ($\pm 0,1 \text{ }^\circ\text{C}$) v době nahrávání jsem získal z teplotního dataloggeru umístěného na ploše Zmola. Několik málo chybějících datových bodů pro teploty ovzduší ze začátku sezóny 2009 a z konce 2010 jsem doplnil z jiné lokality na Moravě. V těchto datech se objevovala konzistentně odlišnost asi tří stupňů oproti těm mým z Velkého Kosíře, kterou jsem při doplnění dopočítal. Nahrávky pořízené na miny DV kazety jsem vypálil na DVD pomocí DVD recorderu, na němž jsem je i po sezóně analyzoval.

Na mláďatech jsem sbíral data vypovídající o jejich kondici. Mláďata jsem kroužkoval 6. den a v tomto věku i individuálně vážil na elektronických vahách Pesola ($\pm 0,01 \text{ g}$). Stejnou metodou jsem je vážil znovu 13. den, kdy jsem dále měřil tarsus (digitální šuplerou, $\pm 0,01 \text{ mm}$) a délku křídla (měřítkem se zarážkou, $\pm 0,5 \text{ mm}$). Z těchto měření jsem vypočetl kondici mláďat 6. a 13. den jako průměrné reziduály od lineární regrese, kde nezávislá proměnná byla délka tarsu a závislá hmotnost pro daný den. Podobně jsem spočítal normalizovanou délku křídla s délkou tarsu jako nezávislou proměnnou a délkou křídla jako závislou.

V době krmení mláďat jsem také chytil dospělé pomocí pastí uvnitř hnízdní budky. Dospělé jsem vážil pomocí pružinových vah Pesola ($\pm 0,25 \text{ g}$) a měřil jsem na nich tarsus pomocí digitální šuplery ($\pm 0,01 \text{ mm}$) a délku křídla měřítkem se zarážkou ($\pm 0,5 \text{ mm}$). Pro odhad atraktivity jsem měřil délku bílých křidelních skvrn samce i samice obyčejným pravítkem ($\pm 0,5 \text{ mm}$) a pořizoval dvě fotografie bílé čelní skvrny samce s pravítkem. V programu ImageJ jsem bílou skvrnu manuálně obkroužil a vypočítal její plochu ($\pm 0,1 \text{ mm}^2$).

Analýza záznamu rodičovské péče

Prvních 15 minut jsem při analýze záběrů vynechal, protože v této době se mohli ptáci ovlivněni manipulací s hnízdem cítit vyrušení. Od 15 minut dále jsem zaznamenával počet zakrmení oběma rodiči a dobu strávenou při zahřívání mláďat samicí ($\pm 0,5$ s). Zajímalo mne také, jakým způsobem si samice časově rozvrhly zahřívání mláďat, abych byl schopen rozlišit mezi delšími, ale méně početnými zahřívacími akcemi oproti kratšímu, ale početnějšímu zahříváním mláďat. Proto jsem hodnotil nejen celkovou délku ale i počet zahřívacích akcí. Všechny hodnoty jsem standardizoval na hodinu záznamu.

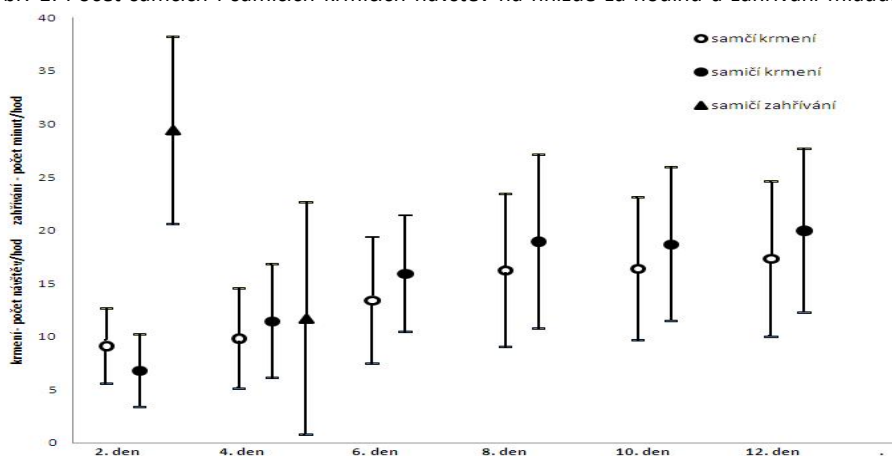
Data a jejich analýza

Data jsem analyzoval pomocí obecných lineárních modelů v programu Portable JMP 8. Krmení jsem vyjádřil jako průměrné reziduály počtu krmicích návštěv za hodinu jako závislá proměnná, kdy rok, počet mláďat ve hnízdě, čas natáčení a teplota ovzduší při natáčení byly nezávislými proměnnými (Tab. 1). Pro tvorbu těchto reziduálů jsem schválně nepoužil datum natáčení nebo datum prvního vejce, protože to může korelovat s kvalitou jedinců, kterou jsem chtěl v dalších analýzách podchytit, nikoli odfiltrovat. Také jsem nepoužil jako prediktor oblačnost při krmení, protože stejnou část variability jsem již dobře odfiltroval vložením teploty ovzduší při natáčení. Ordinální proměnná oblačnost při natáčení sice navíc obsahovala informaci o případném mírném dešti při natáčení, nicméně v dešti jsem natáčel pouze dvacetkrát z celkového počtu 380 nahrávek. V dřívější studii (Krist, 2009) na stejné populaci tohoto druhu byla oblačnost v takovém modelu, nevýznamným prediktorem. Takto jsem získal reziduály krmení pro samce i samice. Reziduály pro oba rodiče dohromady jsem získal stejným postupem po sečtení počtu krmicích návštěv obou rodičů v jednotlivých dnech (Tab. 1).

Zahřívání mláďat

Další měrou rodičovské investice mi byla doba zahřívání mláďat jako reziduály doby ztrávené samicí zahříváním mláďat za hodinu. Jako nezávislé proměnné jsem použil opět rok, počet mláďat ve hnízdě, čas natáčení a teplotu ovzduší při natáčení. Výsledné průměrné reziduály jsem sestavil pouze z reziduálů pro 2. a 4. den života mláďat (Tab. 2), protože v následujících dnech už samice příliš nezahřívaly. Naprosto stejný postup jsem dodržel při výpočtu proměnné počet zahřívacích akcí. Těž se jedná o průměrné reziduály počtu zahřívacích akcí za hodinu (Tab. 2). Krmení mláďat oběma rodiči / h konzistentně stoupalo se stářím mláďat a bylo variabilní (Obrázek: 1). Doba strávená zahříváním z 2. na 4. den naopak poklesla (Obrázek: 1).

Obr. 1: Počet samčích i samicích krmicích návštěv na hnízdě za hodinu a zahřívání mláďat samicí v minutách za hodinu.



Tabulka 1: Reziduály zakrmení za hodinu ve věku 2, 4, 6, 8, 10 a 12 dnů pro samce, samice a oba rodiče dohromady. Jako nezávislé proměnné jsou vloženy rok, počet mláďat ve hnízdě, čas při natáčení a teplotu ovzduší při natáčení.

	Věk 2				Věk 4				Věk 6			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Samec												
Model	(0,3353)	(61)	7,063	0,0001	(0,3553)	(60)	7,578	<0,0001	(0,3009)	(68)	6,780	0,0001
Rok[9]	0,5	0,517	0,936	0,3376	0,167	0,654	0,066	0,7988	0,59	0,779	0,574	0,4516
Poč. mláďat	1,49	0,376	15,685	0,0002	2,06	0,502	16,852	0,0001	1,96	0,59	10,993	0,0015
Čas	0,149	0,191	0,614	0,4366	-0,39	0,202	3,736	0,0584	-0,69	0,362	3,631	0,0613
Teplota	-0,281	0,119	5,538	0,0221	-0,196	0,13	2,263	0,1382	-0,203	0,143	2,032	0,1590
Samice												
Model	(0,2350)	(61)	4,301	0,0042	(0,1516)	(60)	2,456	0,0563	(0,1817)	(68)	3,497	0,0121
Rok[9]	-0,755	0,509	2,199	0,1437	0,383	0,854	0,201	0,6558	-0,594	0,774	0,588	0,4459
Poč. mláďat	0,626	0,37	2,852	0,0968	1,17	0,655	3,213	0,0786	2,12	0,586	13,095	0,0006
Čas	-0,254	0,188	1,833	0,1813	-0,097	0,263	0,135	0,7147	-0,248	0,36	0,473	0,4941
Teplota	0,359	0,118	9,332	0,0034	0,412	0,17	5,863	0,0188	0,149	0,142	1,110	0,2962
Oba rodiče												
Model	(0,2822)	(61)	5,503	0,0008	(0,3075)	(60)	6,105	0,0004	(0,1817)	(68)	7,644	<0,0001
Rok[9]	-0,255	0,657	0,151	0,6994	0,55	1,06	0,267	0,6072	-0,004	1,16	0,000	0,9973
Poč. mláďat	2,12	0,478	19,574	<0,0001	3,23	0,816	15,690	0,0002	4,08	0,878	21,556	<0,0001
Čas	-0,105	0,242	0,187	0,6671	-0,487	0,328	2,198	0,1439	-0,938	0,539	3,025	0,0869
Teplota	0,078	0,152	0,266	0,6082	0,216	0,212	1,037	0,3129	-0,054	0,212	0,065	0,8001

Tabulka 2: Reziduály doby zahřívání a počtu zahřívacích akcí ve věku 2 a 4 dnů. Jako nezávislé proměnné jsou vloženy rok, počet mláďat ve hnízdě, čas při natáčení a teplotu ovzduší při natáčení.

	Věk 2				Věk 4			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Doba zahřívání								
Model	(0,2521)	(61)	4,718	0,0024	(0,5408)	(60)	16,191	<0,0001
Rok[9]	-0,437	1,29	0,114	0,7367	-0,183	1,29	0,020	0,8876
Poč. mláďat	-2,1	0,941	4,984	0,0296	-2,99	0,987	9,181	0,0037
Čas	-0,268	0,477	0,314	0,5773	-0,529	0,397	1,782	0,1875
Teplota	-1,04	0,299	12,198	0,0009	-1,93	0,256	57,017	<0,0001
Počet zahřívání								
Model	(0,0096)	(61)	0,136	0,9682	(0,4230)	(60)	10,081	<0,0001
Rok[9]	-0,134	0,241	0,307	0,5819	-0,567	0,28	4,090	0,0480
Poč. mláďat	0,00306	0,176	0,000	0,9862	-0,582	0,215	7,332	0,0090
Čas	0,000344	0,089	0,000	0,9969	-0,159	0,0864	3,398	0,0707
Teplota	0,0206	0,0557	0,136	0,7135	-0,304	0,0559	29,596	<0,0001

Tabulka 1: (pokračování)

Věk 8				Věk 10				Věk 12			
(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
(0,5046)	(66)	15,535	<0,0001	(0,1689)	(63)	2,948	0,0275	(0,1204)	(62)	1,951	0,1144
0,216	0,896	0,058	0,8102	0,694	1,09	0,408	0,5255	0,998	1,28	0,610	0,4380
2,75	0,537	26,266	<0,0001	2,04	0,728	7,829	0,0070	1,87	0,772	5,885	0,0185
-0,838	0,272	9,515	0,0031	-0,086	0,335	0,066	0,7984	-0,181	0,505	0,128	0,7214
-0,488	0,141	11,909	0,0010	-0,16	0,143	1,257	0,2668	-0,039	0,202	0,037	0,8477
(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
(0,2014)	(66)	3,845	0,0075	(0,1627)	(63)	2,819	0,0331	(0,1319)	(62)	2,165	0,0845
-1,19	1,26	0,895	0,3479	-2,13	1,23	3,007	0,0882	1,01	1,49	0,464	0,4984
2,06	0,756	7,417	0,0084	1,15	0,822	1,946	0,1684	1,62	0,897	3,266	0,0760
-0,071	0,382	0,035	0,8527	-0,603	0,379	2,537	0,1167	-0,708	0,587	1,458	0,2323
-0,487	0,199	5,984	0,0173	-0,353	0,161	4,791	0,0326	-0,187	0,235	0,635	0,4287
(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
(0,4007)	(66)	10,196	<0,0001	(0,2132)	(63)	3,929	0,0069	(0,2436)	(62)	4,588	0,0028
-0,975	1,82	0,287	0,5941	-1,43	1,72	0,698	0,4070	2,01	1,81	1,240	0,2701
4,81	1,09	19,406	<0,0001	3,18	1,15	7,653	0,0076	3,49	1,09	10,268	0,0022
-0,909	0,552	2,711	0,1048	-0,689	0,53	1,691	0,1986	-0,889	0,713	1,555	0,2175
-0,975	0,288	11,490	0,0012	-0,514	0,226	5,169	0,0267	-0,226	0,285	0,628	0,4315

Dílčí reziduály krmení pro jednotlivé dny silně pozitivně korelovaly pro samice, samce i oba rodiče dohromady. Zejména pak reziduály pro dny jdoucí po sobě (Tab. 3). Všechny reziduály krmení pro dílčí dny jsou silně pozitivně prokorelované s průměrnými reziduály (Tab. 3). To platí pro obě pohlaví i oba rodiče dohromady. Reziduály doby strávené zahříváním mláďat pro 2. a 4. den jejich života spolu korelovaly pozitivně nicméně ne zas tak silně. Oba dle očekávání silně kladně korelovaly s jejich průměrným reziduálem (Tab. 4). Reziduály pro počet zahřívacích akcí 2. a 4. den mezi sebou však téměř nekorelovaly. Oba dny dle očekávání silně kladně korelovaly se svým průměrným reziduálem (Tab. 4).

Tabulka 3: Korelace mezi reziduály krmení ve věku 2, 4, 6, 8, 10, 12 dnů a průměrem těchto reziduálů pro samce, samice a oba rodiče dohromady.

Samec							
Den	2	4	6	8	10	12	Průměr
2		0,277	0,269	0,226	0,159	0,202	0,480
4			0,336	-0,002	-0,069	0,145	0,367
6				0,370	0,230	0,374	0,696
8					0,322	0,267	0,619
10						0,365	0,634
12							0,739
Průměr							

Samice							
Den	2	4	6	8	10	12	Průměr
2		0,499	0,396	0,270	0,002	0,268	0,472
4			0,618	0,476	0,279	0,326	0,715
6				0,455	0,288	0,187	0,653
8					0,404	0,258	0,719
10						0,597	0,726
12							0,725
Průměr							

Rodičovské							
Den	2	4	6	8	10	12	Průměr
2		0,198	0,172	0,301	-0,045	0,083	0,319
4			0,487	0,347	0,164	0,293	0,606
6				0,355	0,370	0,268	0,684
8					0,301	0,236	0,705
10						0,407	0,674
12							0,672
Průměr							

Tabulka 4: Korelace mezi reziduály zahřívání mláďat, reziduály počtu zahřívacích akcí a jejich průměrnými reziduály

	Zahřívání 4. den	Průměrné zahřívání
Zahřívání 2. den	0,297	0,810
Zahřívání 4. den		0,801
	Počet zahřívání 4. den	Průměrný počet zahřívání
Počet zahřívání 2. den	-0,115	0,608
Počet zahřívání 4. den		0,719

Tabulka 5: Vliv rodičovského krmení na morfologické znaky mláďat (kondice ve věku 6 dnů, 13 dnů, délka tarsu, délka křídla a normalizovaná délka křídla). Model obsahuje rok a délku tarsu rodiče, který v modelu krmí.

Kondice 6	(R ²)				(R ²)				(R ²)			
	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,7430)	(47)	41,440	<0,0001	(0,7790)	(47)	50,537	<0,0001	(0,7825)	(46)	36,866	<0,0001
Rok[9]	-1,56	0,142	120,618	<0,0001	-1,53	0,13	140,204	<0,0001	-1,53	0,131	136,397	<0,0001
Tarsus	0,064	0,245	0,069	0,7940					-0,00154	0,233	0,000	0,9948
Tarsus Krmení rodiče/ů					0,184	0,242	0,575	0,4524	0,192	0,245	0,615	0,4375
	0,0776	0,0396	3,830	0,0568	0,0792	0,0263	9,046	0,0044	0,0642	0,0209	9,411	0,0038
Kondice 13	(R ²)				(R ²)				(R ²)			
	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0515)	(60)	1,014	0,3933	(0,0710)	(60)	1,426	0,2449	(0,0912)	(59)	1,354	0,2620
Rok[9]	-0,161	0,146	1,227	0,2727	-0,184	0,143	1,654	0,2037	-0,164	0,146	1,258	0,2670
Tarsus	0,291	0,246	1,396	0,2424					0,278	0,253	1,207	0,2769
Tarsus Krmení rodiče/ů					-0,434	0,27	2,583	0,1137	-0,388	0,273	2,025	0,1605
	0,0007	0,0421	0,000	0,9870	-0,017	0,0306	0,310	0,5801	-0,0154	0,0244	0,398	0,5310
Tarsus	(R ²)				(R ²)				(R ²)			
	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1640)	(60)	3,663	0,0176	(0,1741)	(60)	3,935	0,0128	(0,2218)	(59)	3,847	0,0080
Rok[9]	-0,199	0,0815	5,966	0,0178	-0,205	0,08	6,555	0,0132	-0,201	0,0804	6,228	0,0157
Tarsus	0,0996	0,138	0,523	0,4725					0,0761	0,139	0,300	0,5864
Tarsus Krmení rodiče/ů					0,327	0,151	4,689	0,0346	0,347	0,15	5,361	0,0244
	0,0482	0,0236	4,188	0,0454	0,0108	0,0171	0,403	0,5281	0,0239	0,0134	3,191	0,0796
Křídlo	(R ²)				(R ²)				(R ²)			
	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1622)	(60)	3,614	0,0186	(0,1768)	(60)	4,008	0,0118	(0,2208)	(59)	3,825	0,0083
Rok[9]	-0,148	0,0617	5,747	0,0199	-0,147	0,0602	5,956	0,0179	-0,144	0,0606	5,637	0,0212
Tarsus	0,0851	0,104	0,667	0,4175					0,0672	0,105	0,411	0,5241
Tarsus Krmení rodiče/ů					0,12	0,114	1,116	0,2953	0,127	0,113	1,256	0,2674
	0,0359	0,0178	4,066	0,0486	0,0291	0,0128	5,137	0,0273	0,0273	0,0101	7,357	0,0089
N. křídlo	(R ²)				(R ²)				(R ²)			
	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P	odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1246)	(60)	2,658	0,0570	(0,1768)	(60)	4,010	0,0118	(0,1947)	(59)	3,263	0,0181
Rok[9]	-0,0053	0,00258	4,191	0,0453	-0,0052	0,00244	4,512	0,0381	-0,00506	0,00249	4,121	0,0473
Tarsus	0,0034	0,00437	0,589	0,4461					0,00265	0,00432	0,378	0,5411
Tarsus Krmení rodiče/ů					0,0017	0,0046	0,133	0,7169	0,00177	0,00465	0,145	0,7053
	0,0013	0,00075	2,893	0,0945	0,0014	0,00052	7,416	0,0086	0,00114	0,000415	7,582	0,0080

Výsledky:

Rodičovské krmení významně pozitivně ovlivnilo průměrnou délku křídla, kondici mláďat 6. den a reziduály délky křídla mláďat. Vliv na tarsus byl pozitivní ale nevýznamný. Kondice mláďat 13. den nebyla ovlivněna (Tab. 5).

Samčí krmení významně pozitivně ovlivnilo průměrnou délku tarsu a křídla mláďat, téměř významně pozitivně kondici mláďat 6. den. Kondice mláďat 13. den a reziduály délky křídla mláďat nebyly samčím krmením ovlivněny (Tab. 5).

Samičí krmení významně pozitivně ovlivnilo délku křídla mláďat, kondici mláďat 6. den i reziduály délky křídla mláďat. Délka tarsu mláďat a kondice mláďat 13. den nebyly ovlivněny samčím krmením (Tab. 5).

Tabulka 6: Vliv délky zahřívání mláďat a počtu zahřívacích akcí na morfologické znaky mláďat (kondice ve věku 6 dnů, 13 dnů, délka tarsu, délka křídla a normalizovaná délka křídla). Model obsahuje rok a délku tarsu samice.

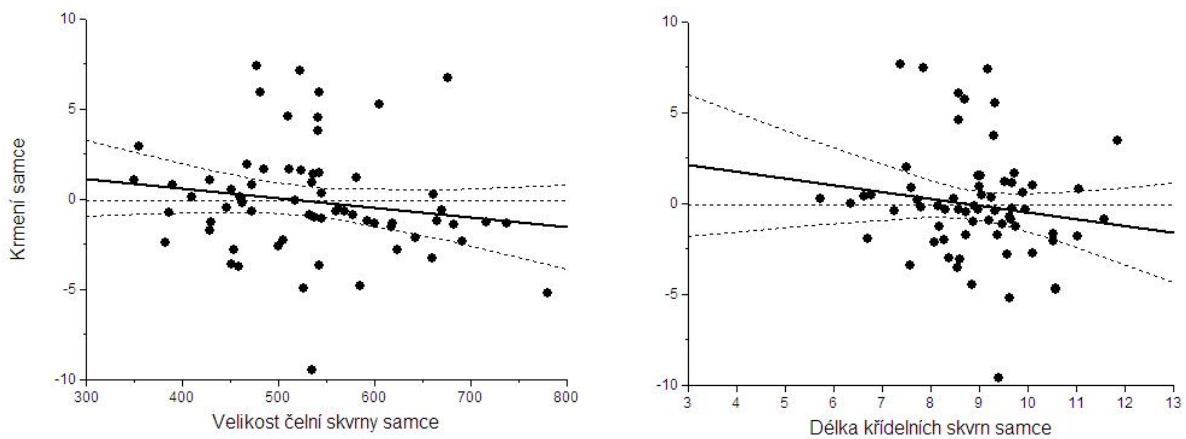
Kondice 6. den	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	Kondice 6. den	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,7612)	(47)	45,707	<0,0001	Model	(0,7369)	(47)	40,153	<0,0001
Rok[9]	-1,57	0,136	133,736	<0,0001	Rok[9]	-1,55	0,144	116,775	<0,0001
Tarsus	0,0313	0,257	0,015	0,9038	Tarsus	0,167	0,265	0,396	0,5323
Zahřívání	-0,0399	0,0175	5,171	0,0280	Poč. zahřívání	-0,0929	0,11	0,715	0,4025
Kondice 13. den	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	Kondice 13. Den	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1146)	(60)	2,417	0,0759	Model	(0,0665)	(60)	1,330	0,2737
Rok[9]	-0,201	0,14	2,060	0,1567	Rok[9]	-0,186	0,144	1,665	0,2022
Tarsus	-0,506	0,267	3,583	0,0636	Tarsus	-0,414	0,272	2,320	0,1334
Zahřívání	-0,0335	0,019	3,087	0,0844	Poč. zahřívání	-0,0232	0,113	0,042	0,8378
Tarsus	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	Tarsus	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1682)	(60)	3,775	0,0154	Model	(0,1896)	(60)	4,368	0,0078
Rok[9]	-0,206	0,0805	6,515	0,0134	Rok[9]	-0,199	0,0794	6,275	0,0152
Tarsus	0,316	0,153	4,259	0,0437	Tarsus	0,296	0,15	3,896	0,0533
Zahřívání	-0,000625	0,011	0,003	0,9547	Poč. zahřívání	0,0758	0,0622	1,483	0,2284
Křídlo	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	Křídlo	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1789)	(60)	4,066	0,0110	Model	(0,1070)	(60)	2,237	0,0939
Rok[9]	-0,158	0,0603	6,833	0,0115	Rok[9]	-0,145	0,0628	5,349	0,0244
Tarsus	0,0487	0,115	0,180	0,6730	Tarsus	0,0879	0,119	0,550	0,4615
Zahřívání	-0,0189	0,0082	5,293	0,0252	Poč. zahřívání	0,0296	0,0492	0,361	0,5505
Norm. křídlo	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	Norm. křídlo	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,1943)	(60)	4,500	0,0067	Model	(0,0692)	(60)	1,388	0,2560
Rok[9]	-0,00573	0,00242	5,608	0,0214	Rok[9]	-0,00517	0,0026	3,961	0,0515
Tarsus	-0,00194	0,00461	0,177	0,6760	Tarsus	0,000368	0,0049	0,006	0,9405
Zahřívání	-0,000976	0,000329	8,787	0,0044	Poč. zahřívání	0,000584	0,00204	0,082	0,7754

Délka zahřívání mláďat měla negativní vliv na kondici mláďat 6. den, délku křídla mláďat a reziduál délky křídla mláďat. Kondice mláďat 13. den a délka tarsu nebyly délkou zahřívání ovlivněny. Počet zahřívacích akcí neměly na znaky mláďat vliv (Tab. 6).

Test vlivu atraktivity na rodičovskou investici

Stáří samce, délka jeho křídelních skvrn ani velikost jeho čelní skvrny neměly vliv na jeho rodičovské krmení (Tab. 7, Obr. 2).

Obrázek 2: Vliv samčích ornamentů na jeho rodičovské krmení.

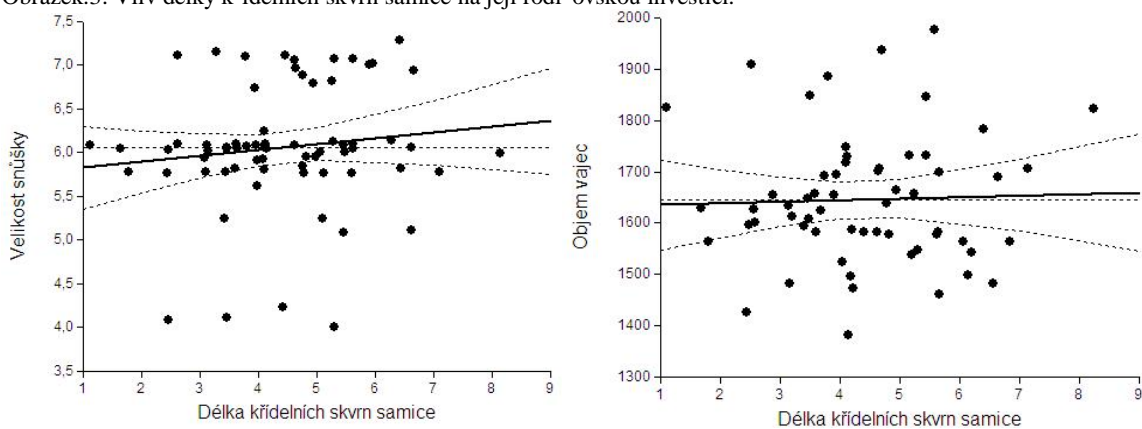


Tabulka 7: Vliv znaků samce na jeho krmení.

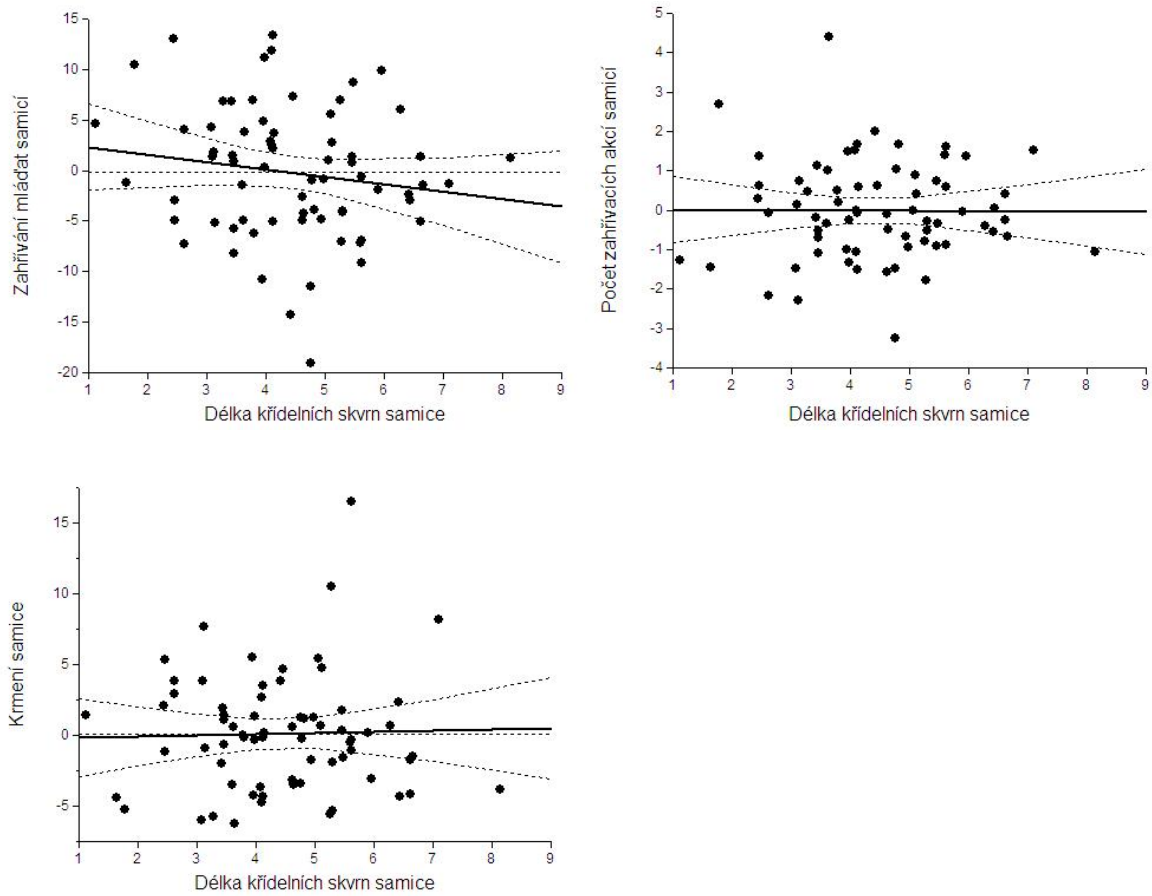
Krmení	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0594)	(66)	0,758	0,5837
Rok[9]	-0,337	0,455	0,547	0,4623
Tarsus	0,519	0,81	0,410	0,5244
Stáří	0,804	1,02	0,621	0,4337
Délka křídelních skvrn	-0,374	0,323	1,339	0,2517
velikost čelní skvrny	-0,00534	0,00416	1,651	0,2038

Délka křídelních skvrn samice neměla vliv na velikost snůšky, objem vajec, dobu zahřívání mláďat, počet zahřívacích akcí ani na její krmení (Tab. 8, Obr. 3).

Obrázek.3: Vliv délky křídelních skvrn samice na její rodičovskou investici.



Obrázek 3: (pokra ování)

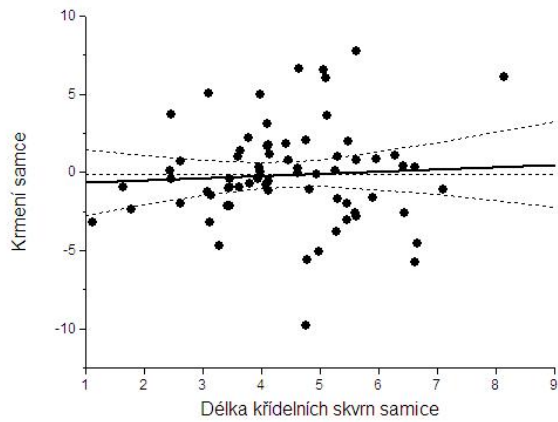


Tabulka 8: Vliv délky křídelních skvrn samice na její rodičovskou investici.

	Velikost snůšky				Objem vajec			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0563)	(69)	1,293	0,2844	(0,0779)	(59)	1,548	0,2125
Rok[9]	0,142	0,0947	2,239	0,1394	17,9	17,8	1,008	0,3197
Tarsus	0,158	0,166	0,913	0,3428	75,2	37,2	4,079	0,0483
Křídelní skvrny	0,0671	0,0639	1,102	0,2977	3,08	11,8	0,068	0,7956
	Doba zahřívání mláďat				Počet zahřívacích akcí			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0407)	(69)	0,919	0,4368	(0,0127)	(69)	0,279	0,8400
Rok[9]	-0,16	0,863	0,034	0,8536	-0,0343	0,169	0,041	0,8402
Tarsus	-1,64	1,51	1,181	0,2811	0,258	0,296	0,759	0,3869
Křídelní skvrny	-0,738	0,582	1,607	0,2095	-0,00685	0,114	0,004	0,9523
	Krmení samice							
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0153)	(69)	0,336	0,7992				
Rok[9]	-0,0203	0,554	0,001	0,9709				
Tarsus	-0,949	0,971	0,956	0,3319				
Křídelní skvrny	0,0806	0,374	0,046	0,8300				

Délka křídelních skvrn samice neměla vliv na samčí krmení (Tab. 10, Obrázek 4).

Obrázek 4: Vliv délky křídelních skvrn samice na samčí krmení.

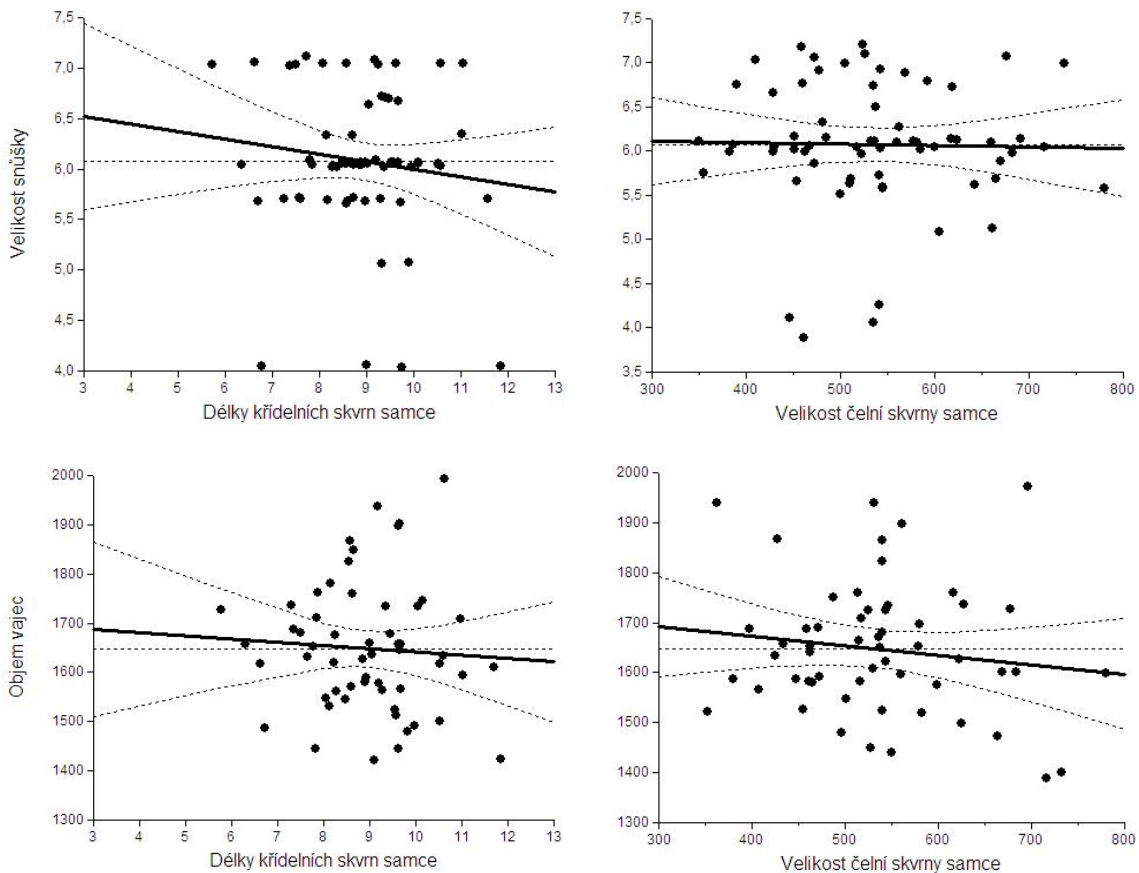


Tabulka 9: Vliv délky křídelních skvrn samice na samčí krmení.

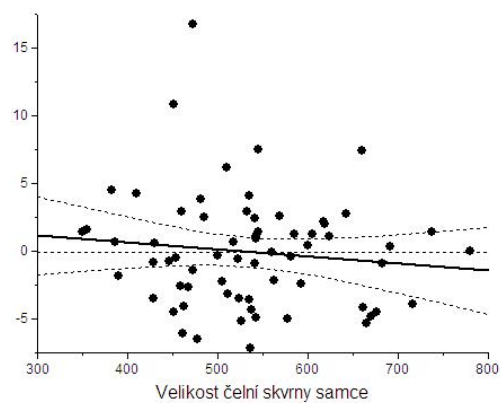
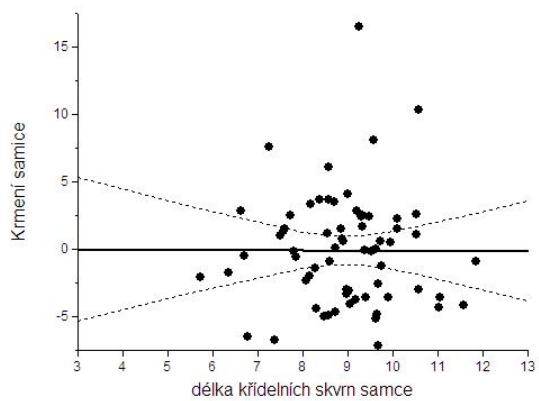
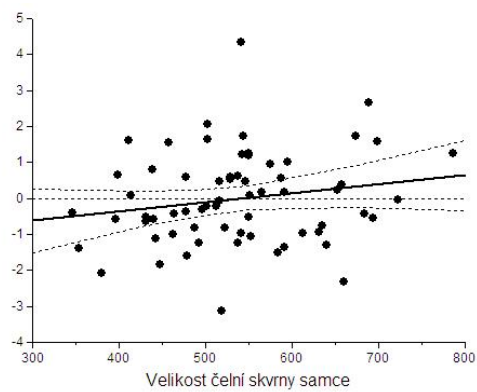
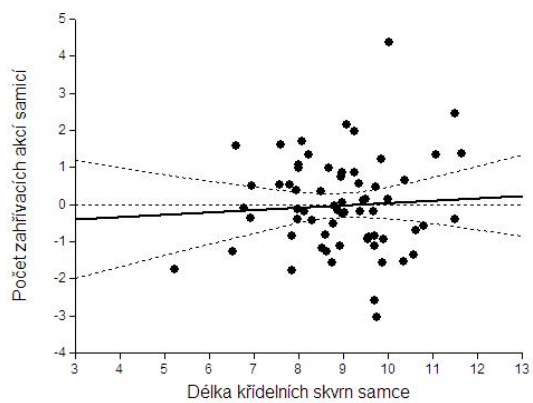
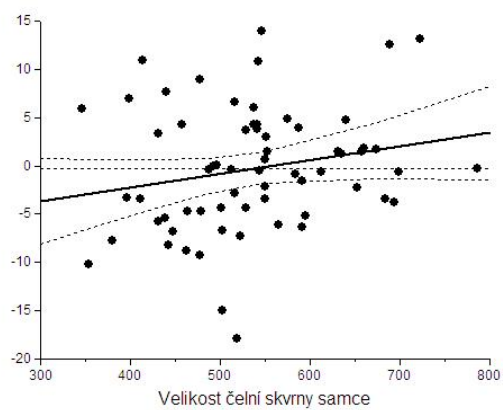
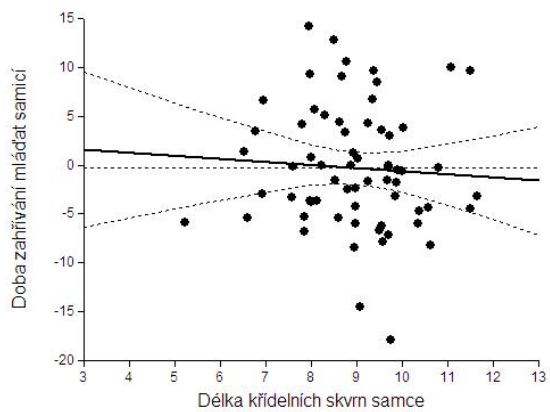
Krmení	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	-0,0127	-69	0,278	0,841
Rok[9]	0,145	0,422	0,119	0,732
Tarsus	0,538	0,739	0,53	0,469
Křídelní skvrny	0,141	0,285	0,245	0,623

Atraktivní znaky samce, jako jsou stáří, délka křídelních skvrn a velikost čelní skvrny, neměly vliv na rodičovské investice samice, jako velikost snůšky, objem vajec, doba zahřívání a počet zahřívacích akcí ani krmení mláďat samicí (Tab. 10, Obr. 5). Do analýzy pro velikost snůšky a objem vajec jsme vložili délku tarsu samice (místo samčího) jako míru tělesné velikosti, která při kladení vajec může být významná.

Obrázek 5: Vliv atraktivních znaků samce na rodičovskou investici samice.



Obrázek 5: (pokra ování)



Tabulka 10: Vliv znaků samce na rodičovskou investici samice.

	Velikost snůšky				Objem vajec			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0970)	(65)	1,267	0,2903	(0,1362)	(55)	1,545	0,1933
Rok	0,192	0,106	3,284	0,0750	17,1	20,2	0,724	0,3990
Tarsus	0,127	0,192	0,439	0,5104	96,7	45,5	4,512	0,0387
Stáří	0,403	0,242	2,766	0,1016	-41,1	46	0,796	0,3765
Délka křídelních skvrn	-0,0494	0,0734	0,453	0,5037	-3,23	13,6	0,056	0,8134
Velikost čelní skvrny	0,0000203	0,000982	0,000	0,9835	-0,0861	0,196	0,193	0,6620
	Doba zahřívání				Počet zahřívání			
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0407)	(65)	1,356	0,2539	(0,0127)	(65)	0,547	0,7399
Rok	-0,727	0,931	0,609	0,4383	-0,0998	0,189	0,280	0,5984
Tarsus	-2,28	1,66	1,891	0,1742	-0,177	0,335	0,280	0,5985
Stáří	-1,07	2,08	0,266	0,6080	-0,31	0,422	0,541	0,4648
Délka křídelních skvrn	-0,001	0,66	0,000	0,9985	0,0644	0,134	0,232	0,6315
Velikost čelní skvrny	0,0146	0,0085	2,960	0,0905	0,00213	0,00172	1,533	0,2205
	Krmení samicí							
	(R ²) odhad	(N) SE	F	P	(R ²) odhad	(N) SE	F	P
Model	(0,0465)	(66)	0,585	0,7111				
Rok	-0,0470	0,622	0,006	0,9401				
Tarsus	1,42	1,11	1,657	0,2030				
Stáří	-0,00313	1,39	0,000	0,9982				
Délka křídelních skvrn	-0,0122	0,441	0,001	0,9780				
Velikost čelní skvrny	-0,00519	0,00568	0,835	0,3644				

Diskuse

Moje míra rodičovského krmení dobře predikuje znaky mláďat. Je intuitivní, že variabilita v rodičovském krmení by měla vysvětlovat prospívání mláďat. Pozitivní vliv rodičovské investice na znaky mláďat však našlo jen málo studií, které se tímto vztahem zabývaly primárně (Schwagmeyer a Mock, 2008). Také málo studií hledajících vztahy mezi rodičovským krmením a jejich atraktivitou našlo závislost znaků mláďat na rodičovském krmení (Lozano a Lemon, 1996; Kojima et al., 2009). Nicméně tyto studie v téžině selhávají při pokusu prokázat pozitivní vliv krmení na prospěch mláďat (Sundberg a Larsson, 1994), a nebo se o to ani nepokoušejí (Nakagawa et al., 2007). Mnohé z nich pak nenacházejí ani závislosti rodičovského krmení na jejich atraktivitě, kvůli kterým byly provedeny (Nakagawa et al., 2007). Nabízí se vysvětlení, že variabilita v rodičovském krmení ve skutečnosti prospívání mláďat vysvětluje, nicméně míra vzorkování je nedostatečná pro správné podchycení této variability. Často negativní výsledky závislosti rodičovského krmení na jejich atraktivitě tedy nemají jasnou interpretaci. Mělo by jít o absenci toho vztahu v přírodě, nebo jen o statistický artefakt vyplývající z nedostatečně podchycené variability v rodičovském krmení. Míra rodičovského krmení není závislá pouze na rodičovské investici do potomstva, nýbrž i na spoustě dalších faktorů, které souvisejí spíše s aktuálními podmínkami v prostředí. Denní doba nebo teplota ovzdušného prostředí by mohly (zvláště pro malé vzorky) znatelně zpěnesnit odhad skutečného krmení, i kdyžli se snažíme pro tyto faktory statisticky kontrolovat. Ve studiích tohoto typu se rodičovské krmení často odhaduje jen na základě potu návštěv na hnízdě v celkovém čase okolo dvou hodin z celého období závislosti mláďat na rodičích (např. Nakagawa et al., 2007). Nakonec je možné, a je to anti-intuitivní, že variabilita v rodičovském krmení opravdu nevysvětluje prospěch mláďat. Pokud pustíme-li tuto možnost, ani tak nemá příliš smysl testovat například, jestli atraktivita jakožto čestný signál rodičovské investice koreluje s takovým rodičovským krmením, které prospěch mláďat v bec neovlivňuje. V této práci jsem rodičovské krmení odhadl na relativně velkém vzorku na základě čestí dvouhodinových měření. Testovali jsme nutný předpoklad, že rodičovské krmení predikuje morfologické znaky mláďat, a tento test přinesl pozitivní výsledky (Tab. 5). Dále jsem našel silné pozitivní korelace mezi měřeními rodičovské investice v jednotlivých dnech a je to silněji korelovaly tyto jednotlivé míry s celkovou mírou rodičovské investice (Tab. 3). Tyto výsledky podporují závěr, že mnohou zvolená míra rodičovského krmení byla dostatečně přesná.

Hypotéza dobrého rodiče předpokládá, že ornament je čestným signálem dobré kondice a tedy i schopnosti vysoce investovat do reprodukce (Hoelzer, 1989). Předpokládá tedy pozitivní vztah mezi velikostí ornamentu a investicí do reprodukce. Naopak hypotéza o trade-offu mezi získáváním partnera a rodičovskou investicí předpokládá, že u samců roste s velikostí ornamentu i čance získat další samice a proto roste neochota k rodičovské investici do mláďat p vodní samice (Stiver a Alonzo, 2009). Předpokládá tedy negativní vztah mezi velikostí ornamentu a rodičovskou investicí. Nicméně testy vlivu velikosti ornamentu na rodičovskou investici v našich datech pro obě pohlaví přinesly negativní výsledky (Tab. 7 - 10, Obr. 2 - 5). Jestliže rodičovské krmení prospívání mláďat vysvětluje, mohou tak ka vyloučit hypotézy o špatně zvolené míře rodičovského krmení. Podobně jako v této studii, i mnoho dalších observačních studií na ptácích neprokázalo vztah mezi velikostí ornamentu a rodičovskou investicí daného jedince (Sætre et al., 1995; Lozano a Lemon, 1996; Rinden et al., 2000). Ovšem mnoho jiných studií našlo buď pozitivní (Hill, 1991; Siefferman a Hill, 2003; Jawor et al., 2004) nebo naopak negativní vztah (Jawor a Breitwisch, 2004; Tab. 11).

Qvarnström et al. (2000) našli potvrzení pro obě protichůdné hypotézy na stejných datech zjistím, že velikost samičího skvrnitelského leska bledokrkého koreluje pozitivně s jeho rodičovskou investicí ke konci sezóny a zase negativně na jejím začátku. Nicméně je nutné si uvědomit, že obě hypotézy jsou protichůdné pouze ve výsledném efektu, nikoliv však v bazálních předpokladech. Hypotéza dobrého rodiče (Hoelzer, 1989) je založena na logice, že ornament je atraktivní, protože je estetickým signálem pro řízení zisku a tedy rodičovské investice (Kokko, 1998). Existence tohoto signálu zde podporuje trade-off mezi velikostí ornamentu a reprodukcí (McGraw, 2005). Uvnitř jednoho druhu i populace je adaptivní sledovat jednu strategii v rozhodování zdrojů mezi life-history znaky (Van Noordwijk a de Jong, 1986). Více zdrojů přidělených do tvorby ornamentu ukazuje na vyšší množství zdrojů dostupných pro reprodukci. Nicméně zdroje vložené do reprodukce se dále dělí v trade-offu mezi získáváním partnera a rodičovskou investicí. Atraktivní jedinec zde může vyúflít snadněji k získávání mimopárových paternit (Stiver a Alonzo, 2009). Obě hypotézy nejsou vzájemně vylučné a mohou tedy obě hrát svoje role uvnitř jedné populace. V tomto světle výsledek studie (Qvarnström et al., 2000) můžeme interpretovat tak, že úinky obou vztahů zde soupeřily proti sobě a sezónní posun v podmínkách uvnitř populace postupně měl vyvážením jejich celkového úinky na výsledný vztah mezi atraktivitou a rodičovskou investicí.

Pro odpovězení, pro které ornamenty lze očekávat pozitivní i negativní vztah mezi jejich velikostí a rodičovskou investicí, nám může pomoci zhodnocení, co tyto ornamenty determinuje, a o čem vypovídají. Hypotéza dobrého rodiče je v logické rovině založena na estetickém signálu budoucí investice do reprodukce (Hoelzer, 1989; Kokko, 1998). Takový ornament musí být v nejjednodušším případě determinován jako ornament závislý na kondici nositele, která potom pozitivně koreluje jak s jeho velikostí, tak i s investicí do reprodukce. Opačná situace je postavena na předpokladu, že s velikostí ornamentu stoupá úance jeho nositele o získání mimopárových paternit. Pro jedince s většími ornamenty je pak výhodné investovat více do hledání mimopárových samic na úkor rodičovské investice (Stiver a Alonzo, 2009). Nicméně ochota samic k mimopárovým kopulacím, zdá se, nebude založená na poskytování pro řízení zisku, jak je tomu v případě hypotézy dobrého rodiče, protože pro řízení zisk je odevzdáván hlavně sociální partnerce. Úspěch při získávání mimopárových kopulací by měl být dán výpovědí o genetickém zisku. Dle této logiky by signál genetického zisku mohl nahrávat ve prospěch negativního vztahu mezi velikostí toho ornamentu a rodičovskou investicí. Pro řízení zisk favorizuje pozitivní vztah mezi velikostí ornamentu a investicí do reprodukce. Dá se tedy předpokládat, že směr efektu bude souviset s informačním obsahem ornamentu.

Kokko et al. (2003) ukázali, že mezi negenetický pro řízení ziskem a tím genetickým nepříjímým je ve skutečnosti kontinuum stavů. Pak může být informační obsah ornamentu dvojnásobný, vypovídá o dobré kondici a schopnosti poskytovat pro řízení zisk, které jsou determinovány dobrými geny nesoucími zisk genetický (Rowe a Houle, 1996). Takto jsou ovšem splněny teoretické předpoklady pro obě protichůdné avšak vzájemně nevylučné situace. Výsledný efekt závisí na tom, která převládá. Dá se tedy předpokládat, že pro n které systémy bude stav vyvažovat obě situace tak, že neprevládá ani jedna. Evoluce tak ve výsledku bude favorizovat rodičovské investici nezávislé na vlastní atraktivitě.

Jako další mírou rodičovské investice jsem zvolil zahřívání mláďat samicí. Tuto míru péče o mláďata jsem zvolil jako první pro vyšetření vztahu mezi ornamenty a rodičovskou investicí. Moje data ukazují, že délka zahřívání mláďat má negativní vztah k prospívání mláďat (Tab. 6). Tento výsledek je na první pohled překvapivý, nicméně délka zahřívání mláďat také negativně korelovala se samotným krmením, které prospívání mláďat vysvětluje pozitivně. (Tab. 5). Na zahřívání mláďat neměla vliv velikost ornamentu samce ani samice

(Tab. 8 a 10, Obr. 3 a 5), podobně jako na samičí krmění. Možným problémem při testování zahřívání mláťat samicí může být, že rychlost předávání tepla mezi samicí a mláťaty pravděpodobně nebude lineární v čase. Při deseti minutách zahřívání samice nepředá dvojnásobek tepla oproti pěti minutám.

Mnoho zejména recentních studií zabývajících se vztahy ornamentů s rodičovskou investicí odhaduje samičí investici jako velikost snůžky, velikost vajec a jejich chemický obsah (Michl et al., 2004; Bolund et al., 2009; McFarlane et al., 2010). Mnoho studií našlo pozitivní vztah mezi velikostmi snůžky/vejce a ornamentu samce v souladu s diferenciální alokací hypotézou u samice (Osorno et al., 2006; McFarlane et al., 2010). Metaanalýza Horváthové et al. (2011) ukazuje, že pro krmivé ptáky se diferenciální alokace projevuje spíše ve velikosti snůžky, zatímco pro nekrmivé spíše ve velikosti vajec. Jsou i studie, které našly negativní vztah mezi velikostí samčího ornamentu a velikostí snůžky/vajec (Bolund et al., 2009) nebo obsahu biologicky aktivních látek (Bolund et al., 2009;). To odpovídá reprodukční kompenzační hypotéze (Gowaty, 2008). Nejasnou interpretaci má pouze negativní vztah mezi samčími ornamenty a množstvím testosteronu ve vejcích (Michl et al., 2004) Není známo, jestli alokace testosteronu do vajec přináší samici v budoucím jakou cenu, aby se dal přiznat této alokaci význam v trade-offu mezi současnou a budoucí reprodukcí (Stearns, 1992). Při tom trade-off mezi současnou a budoucí reprodukcí je princip, na kterém jsou reprodukční kompenzace i diferenciální alokace založeny (Sheldon, 2000; Gowaty, 2008). Hledaná cena za alokaci testosteronu do vajec však určitě nemusí vycházet jen z nároku na syntézu tohoto hormonu, podobně jako cena za nemelanizované bílé skvrny lejsk (Qvarnström, 1997). Nicméně jsou tendence nálezy negativního vztahu mezi velikostí samčího ornamentu a množstvím testosteronu ve vejcích vysvětlovat jinak než reprodukční kompenzací.

Neprokázal jsem žádný vztah mezi velikostí snůžky/vajec a ornamenty samce nebo samice (Tab. 8 a 10, Obr. 3 a 5). Nepodporil jsem tedy ani diferenciální alokace ani reprodukční kompenzaci u samice ve smyslu investice do vajec podobně jako i jiné observační studie (Nakagawa et al., 2007). Stejně tak jsem nepodporil ani hypotézu dobrého rodiče ani trade-off mezi rodičovskou péčí a získáváním partnera v tomto smyslu.

Podle diferenciální alokace je výhodné svoji rodičovskou investici zvýšit v reakci na větší ornamenty partnera, a investovat tak do mláťat s dobrými předpoklady být kvalitní (Sheldon, 2000). Podle reprodukční kompenzace je zase výhodné rodičovskou investici zvýšit pokud má partner menší ornamenty, a kompenzovat tak pro předpokládanou nízkou kvalitu partnera (Gowaty, 2008). V mých datech pro oba pohlaví se neobjevila žádná závislost mezi velikostí ornamentu a rodičovským krměním partnera (Tab. 2-7, Obr. 2-5). Při tom pozitivní závislost prospívání mláťat na rodičovském krměním jsem prokázal (Tab. 5). Absence ve snaze najít závislost rodičovského krměním na velikosti ornamentu partnera budu tedy interpretovat biologicky, nikoli statisticky. Stejně jako já i mnoho dalších empirických observačních studií na ptácích našlo vztah mezi velikostí ornamentu a rodičovskou investicí partnera (Smiseth et al., 2001; Nakagawa et al., 2007; Sanz, 2001). Ovšem jiné observační studie potvrdily bu diferenciální alokaci (Linville et al., 1998; Maguire a Safran, 2010) nebo reprodukční kompenzaci (Sundberg a Larsson, 1994; Tab. 12).

Harris a Uller (2009) matematicky modelovali podmínky za jakých nastává u ptáků diferenciální alokace a reprodukční kompenzace. Z této práce vyplývá, že diferenciální alokace by měla nastávat obecně i když není reprodukční kompenzace a rozhodnutí, která ze situací se objeví, závisí na několika faktorech v bionomii druhu (Harris a Uller, 2009). Pro vyřešení zastoupení diferenciální alokace oproti reprodukční kompenzaci hovoří i empirická data na ptácích, jak ukazuje metaanalýza Horváthové (2011). Jestliže empirická data podporují výsledky matematického modelu, znamenalo by to, že model dobře popisuje zákonitosti v

p írod .

Obecn ě ale matematické modely v biologii obsahují p edpoklady pro zjednodu-ení práce s nimi. P edpoklady v matematických modelech vložené nemusí v p írod ě platit, ale i tak mohou mít výsledky model ě , z nich vyplývající, platnost pro popisovaný systém. Harris a Uller (2009) ve svém modelu p íjaly také mnoho p edpoklad ě . P edpokládají nap íklad, že ú inký rodi ovských investic jsou aditivní ve vztahu k fitness potomk ě . T ě ě l nerozli-ují mezi ornamenty spjatými se ziskem negenetickým nebo ziskem dobrých ě i kompatibilních gen ě .

Dokud není objasn ě no, jaký je informa ní obsah ornamentu, je t ě ě k ě odhadovat, jak bude ornament ovliv űovat partnerovu rodi ovskou investici. Ornament m ě le být signálem dobrých gen ě (Sheldon et al., 1997; Jennions a Petrie, 2000; Neff a Pitcher, 2005). Podle toho, co tyto dobré geny determinují, m ě le jejich ú inek p ín ě -et výhody t ě ba jenom v adultním v ku (Kokko et al., 2003). Je tomu tak nap íklad v p ípad ě ornament selektovaných podle Fishera (1930), kdy kýfě nou výhodou z velkého ornamentu rodi e je atraktivita zd ě l něho ornamentu samotného u potomk ě . Podle tohoto principu se výhoda z velkého ornamentu tedy projeví aě l v adultním v ku (Fishera, 1930). Nicmén ě fisherovský potenciál má -anci se projevit jen pokud potomci do dosp ě losti p eě lují. D ě se tedy p edpokládat, že má smysl zv ý-ít p eě lívání fisherovského potomstva ve v ku ml ě at. Práv rodi ovská investice (jako je krmení ml ě at) je hlavní determinantou jejich dobrého prospívání (Lozano a Lemon, 1996; Kojima et al., 2009) p eě lítí do dosp ě losti (Lozano a Lemon, 1996). Podle této logiky by ornamenty signalizující dobré geny m ě ly podporovat diferenciální alokaci ó tedy pozitivní vztah mezi velikostí ornamentu nositele a rodi ovskou investicí partnera. Oproti tomu ornamenty signalizující p ímý zisk ve form ě rodi ovské investice nositele nep ín ě -ejí tak logicky jasnou podporu pro diferenciální alokaci. Jsou zn ě my pozitivní (Maguire a Safran, 2010) ale i negativní (Nakagawa et al., 2007) vztahy mezi rodi ovskými investicemi obou rodi ě . M ě leme se pt ě t, pro by m ě l jedinec reagovat zv ý-éním své investice do ml ě at, kdyě l podle ornamentu partnera o n ě jil bude dob ě e postaráno. Za t ě chto okolností by mohlo být stejn ě tak adaptivní reagovat snífě ním rodi ovské investice a -et it tak zdroje do dal-í reprodukce v trade-offu mezi p ítomnou a budoucí reprodukcí (Stearns, 1992).

Reproduk ní kompenzace (Gowaty, 2008) p edpokládá vy-í rodi ovskou investici p í reprodukci s nepreferovaným partnerem. Jedná se zde o preferenci daného jedince coby partnera, která m ě le být zcela individuální. Dva jedinci si navzájem mohou být atraktivní, protoě le kombinace jejich genotyp ě dá vzniknout genotyp ě m s vysokou variabilitou v genech pro imunitní odpov ě (Mays a Hill, 2004). Práv negativní vliv parazit na ml ě ata je základní pilí reproduk ní kompenza ní hypotézy v duchu Gowaty (2008). Vzhledem ke krat-ímu genera nímu ě asu mají paraziti dobrý p edpoklad vyhrávat v koevolu ní m závodu nad svými hostiteli. Proto se nemohou vyvinout fl ě dn ě obecn ě dobré geny a ornamenty je signalizující (Hamilton a Zuk, 1982). Jestě lě je zde jedinec nucen hnízdit s partnerem, kterého nepreferuje, m ě l by zv ý-ít svoji rodi ovskou investici tak, aby negativnímu vlivu parazit na ml ě ata p eě -el (Gowaty, 2008). Nicmén ě studie testující tuto hypotézu na pt ě cích se nezabývají individuální preferencí, ale stanovují obecnou atraktivitu na základ ě ornament ě (Nakagawa et al., 2007; Bolund et al., 2009; Maguire a Safran, 2010). P esto v-ak mnohé z nich p ín ě -ejí pozitivní výsledky (Bolund et al., 2009). Otázkou ov ě m z st ě v ě , jestě l m ě leme stejný termín pouě lít pro závislost, v níě l figuruje velikost ornamentu, kdyě l uě l ho pouě líváme pro závislost založenou na individuální preferenci. Je nasnad ě , že reproduk ní kompenzace, jak ji postulovala Gowaty (2008) a ta, jak ji testujeme na pt ě cích, nejsou biologicky zcela toě fě né.

Moje výsledky nepodpo ě lly diferenciální alokaci ani reproduk ní kompenzaci u obou

pohlaví konzistentní s mnoha jinými pracemi (Nakagawa et al., 2007; Siefferman a Hill, 2003). Obě hypotézy nemusí být vzájemně vylučující jen pro to, že jejich předpovědi jsou opačné. Z modelu Harrise a Ullera (2009) vyplývá, že jedna nebo druhá situace nastává na základě podmínek, které se v přírodě mění kontinuálně. Stejně tak logika, podle níž je informační obsah ornamentu důležitou determinantou, nepředpokládá vzájemnou vylučitelnost obou situací. Naopak pokud ornament nese signál dobrých genů zároveň se signálem pro svého zisku (Kokko et al., 2003), můžeme dle této logiky očekávat i vzájemné vyvážení obou protichůdných sil tak, že výsledný efekt bude neutrální nebo velmi slabý.

Dvojí informační obsah ornamentu je případem edoevropské populace lejska bledokrkého (Török et al., 2003). Török et al. (2003) našli vztah mezi délkou křídelních skvrn a tělesnou kondicí v uplynulé sezóně u samce lejska bledokrkého. Závislost ornamentu na kondici je přitom hlavní předpoklad pro jeho spojení s přímým ziskem (Hoelzer GA, 1989). Nicméně této populaci jsou však ornamenty vysoce heritabilní i repeatabilní (Török et al., 2003), což ukazuje zase na genetickou determinaci. Číselná skvrna je ovšem pouze vysoce repeatabilní a heritabilní bez závislosti na kondici Hegyi et al. (2002).

Rodičovská investice jedinice je výsledkem mnoha faktorů. Ovlivňuje ji velikost ornamentu vlastního (Hoelzer, 1989; Stiver a Alonzo, 2009), ornamentu partnera (Sheldon, 2000; Gowaty, 2008) i hladiny mláčet (Ottosson et al., 1997), které je samo ovlivňováno investicemi obou rodičů (Roulin, 2001). Rodičovská investice jakožto odpověď na tyto faktory se bude chovat velice dynamicky. Na které studii, tak například negativní vztah mezi velikostí ornamentu a rodičovskou investicí jeho nositele, vysvětlují na místo tradičního trade-offu mezi rodičovskou investicí a získáváním partnera (Stiver a Alonzo, 2009) za pomoci diferenciálního alokační hypotézy (Sheldon, 2000). Odvolávají se na mechanismus, dle kterého si nositel velkého ornamentu může dovést svoji investici snížit, protože jeho partner bude ochotněji alokovat, a tak sám investovat dost. Nicméně taková logika není dostatečně přesná. Negativní vztah mezi investicemi obou rodičů mohou stejně parsimoniosně vysvětlit přes vliv mláčet, která své hladiny zvýšila z nedostatku potravy od jednoho rodiče, na druhý rodič reagoval zvýšením svojí investice.

V této studii jsem nezhodnotil velikost přímé potravy. Je tedy hypoteticky možné, že mnou zvolená míra rodičovské investice ji dost přesně nepopisuje. Schwagmeyer a Mock, (2008) prokázali, že na velikosti přímé potravy záleží, když na celkové frekvenci krmení nezávisela ani váha mláčet při vyvedení ani jejich návratnost. Nicméně frekvence přímé velké potravy předpovědí obou. Podobný závěr ne tak přímo prokázaný závěry plyne ze studie Sundberga a Larssona (1994), kteří předpokládají, že nižší frekvence krmení lépe vybarvených samců strnada obecného (*Emberiza citrinella*) je způsobena vyšším predátorským rizikem, ale kompenzována množstvím přímé potravy. Nicméně mnou zvolená míra rodičovského krmení dobře popisuje prospívání mláčet. Dá se tedy předpokládat, že jsem odhadl rodičovské krmení dostatečně přesně, aby bylo možné odhalit jeho závislost na ornamentech rodičů, pokud taková závislost existuje.

Podle mých dat selhání v nalezení vztahu mezi ornamentem a rodičovskou investicí nemusí být způsobeno jen špatným odhadem rodičovské investice. V této práci navrhuji informační obsah ornamentu jako důležitou determinantu směru efektu ve vztahu mezi rodičovskou investicí a velikostí ornamentu v rámci jedinice i mezi jedinci v páru. Bylo napsáno mnoho empirických studií na ptácích, které ale vyšetřují tyto vztahy, aniž by v mnoha případech byl informační obsah ornamentu vůbec znám. Ani teoretické studie se vlivu informačního obsahu ornamentu na směr efektu ve vztahu mezi ornamenty a rodičovskými investicemi dosud nevěnovaly.

Tabulka 11: Přehled empirických studií vyšetřujících vztahy mezi rodičovskou investicí a atraktivitou v rámci jedince

Druh	sex	atraktivita	přístup	investice	výsledek	Reference
<i>Cardinalis cardinalis</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Linville et al. (1998)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Linville et al. (1998)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Linville et al. (1998)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Jawor a Breitwisch (2004)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Jawor a Breitwisch (2004)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Jawor et al. (2004)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Jawor et al. (2004)
<i>Carpodacus mexicanus</i>		Ornament	Exp	krmení partnera	+	Hill (1991)
<i>Dendroica petechia</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	-	Studd a Robertson (1985)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Lozano a Lemon (1996)
<i>Emberiza citrinella</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	-	Sundberg a Larsson (1994)
<i>Ficedula albicollis</i>		Ornament	Exp	krmení mláďat	-	Qvarnström (1997)
<i>Ficedula hypoleuca</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Sætre et al. (1995)
		Ornament	Obs	výdej energie	0	Sætre et al. (1997)
		Zpěv	Obs	krmení mláďat	0	Rinden et al. (2000)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Dale et al. (1999)
		Ornament	Exp	krmení mláďat	-	Sanz (2001)
<i>Guiraca caerulea</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Keyser a Hill (2000)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Keyser a Hill (2000)
<i>Hirundo rustica</i>		délka peří	Obs	krmení mláďat	0	Kojima et al. (2009)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Maguire a Safran (2010)
		délka peří	Obs	krmení mláďat	0	Maguire a Safran (2010)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Maguire a Safran (2010)
		délka peří	Obs	krmení mláďat	0	Maguire a Safran (2010)
<i>Loxia curvirostra</i>		Atraktivita	Exp	efektivita konzumace	+	Snowberg a Benkman (2009)
<i>Luscinia svecica</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Smiseth a Amundsen (2000)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Smiseth et al. (2001)
<i>Sialia sialis</i>		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Siefferman a Hill (2003)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	+	Siefferman a Hill (2003)
<i>Passer domesticus</i>		Ornament	Exp	inkubace	0	Nakagawa et al. (2007)
		Ornament	Exp	krmení mláďat	0	Nakagawa et al. (2007)
		Ornament	Obs	inkubace	0	Nakagawa et al. (2007)
		Ornament	Obs	krmení mláďat	0	Nakagawa et al. (2007)
<i>Troglodytes aedon</i>		teritorium	Exp	krmení mláďat	-	DeMory et al. (2000)

Tabulka 12: Přehled empirických studií vyšetřujících vztahy mezi rodičovskou investicí a atraktivitou mezi jedinci v páru. Sex je myšleno pohlaví, které investuje.

Druh	Reference	sex	atraktivita	přístup	investice	Výsledek
<i>Cardinalis cardinalis</i>	Linville et al. (1998)		ornament	Obs	krmení mláďat	-
	Linville et al. (1998) Sundberg a Larsson (1994)		ornament	Obs	krmení mláďat	+
<i>Emberiza citrinella</i>			ornament	Obs	krmení mláďat	-
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Osorno et al. (2006)		ornament	Exp	objem vajec	+
	Sanz (2001)		ornament	Exp	krmení mláďat	0
<i>Hirundo rustica</i>	Maguire a Safran (2010)		ornament	Obs	krmení mláďat	+
	Maguire a Safran (2010)		délka peří	Obs	krmení mláďat	0
	Maguire a Safran (2010)		ornament	Obs	krmení mláďat	0
	Maguire a Safran (2010)		délka peří	Obs	krmení mláďat	0
<i>Sialia sialis</i>	Siefferman a Hill (2003)		ornament	Obs	krmení mláďat	0
<i>Passer domesticus</i>	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Exp	inkubace	0
	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Exp	krmení mláďat	0
	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Exp	velikost snůšky	0
	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Obs	inkubace	0
	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Obs	krmení mláďat	0
	Nakagawa et al. (2007)		ornament	Obs	velikost snůšky rodičovská investice	0
<i>Poephila guttata</i>	Burley et al. (1988)		ornament	Exp	investice	+
	Bolund et al. (2009)		úspěch v mimopárových paternitách	Obs	objem vajec karoteny ve žloutku	-
	Bolund et al. (2009)		úspěch v mimopárových paternitách	Obs	žloutku	-
<i>Promerops cafer</i>	McFarlane et al. (2010)		délka peří	Exp	objem vajec	+
	McFarlane et al. (2010)		délka peří	Obs	objem vajec	+
	McFarlane et al. (2010)		Mimopárové paternity v hnízdě	Obs	objem vajec	+
<i>Troglodytea aedon</i>	DeMory et al. (2000)		teritorium	Exp	krmení mláďat	+

M j dík pat í Milo-i Kristovi za vedení této práce a Emilu Tkadlecovi za poskytnutí n kolika chyb jících datových bod venkovních teplot.

Použitá literatura

- Andersson M, Simmons LW, 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol Evol.* 21:296-302.
- Andersson M, 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press
- Bédard J, Meunier M, 1983. Parental care in savannah sparrow. *Can J Zool.* 61:2836-2843.
- Best LB, 1977. Nestling Biology of the Field Sparrow. *Auk.* 94:308-319.
- Bolund E, Schielzeth H, Forstmeier W, 2009. Compensatory investment in zebra finches: female lay larger eggs when paired to sexually unattractive males. *Proc R Soc Lond B.* 276:707-715.
- Bryant DM, Gardiner A, 1979. Energy of growth in House martins (*Delichon urbica*). *J Zool.* 189:275-304.
- Burley N, 1988. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *Am Nat.* 123:611-628.
- Dale S, Slagsvold T, Lampe HM, Sætre G-P, 1999. Population Divergence in Sexual Ornaments: The White Forehead Patch of Norwegian Pied Flycatchers is Small and Unsexy. *Evolution.* 53:1235-1246.
- DeMory ML, Thompson CF, Sakaluk SK, 2010. Male quality influences male provisioning in house wrens independent of attractiveness. *Behav Ecol.* 21:1156-1164.
- Fisher RA, 1930. *The genetical Theory of Natural Selection*. London: Clarendon Press.
- Govaty PA, 2008. Reproductive compensation. *J Evol Biol.* 21:1189-1200.
- Griffith SC, Parker TH, Olson VA, 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Anim Behav.* 71:749-763.
- Harris WE, Uller T, 2009. Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 364:1039-1048.
- Hegyí G, Török J, Tóth L, 2002. Qualitative population divergence in proximate determination of sexually selected trait in the collared flycatcher. *J Evol Biol.* 15:710-719.
- Hill GE, McGraw KJ, 2006. *Bird Coloration 2. Function and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hill GE, 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature.* 350:337-339.
- Hoelzer GA, 1989. The good parent process of sexual selection. *Anim Behav.* 38:1067-1078.
- Horváthová T, Nakagawa S, Uller T, 2011. Strategic Female Reproductive Investment in Response to Male Attractiveness in Birds. *Proc R Soc Lond B.* doi: 10.1098/rspb.2011.0663.
- Hudec K et al., 1983. *Fauna ČSSR Ptáci - Aves*. Praha: Academia

- Jawor JM, Breitwisch R, 2004. Multiple ornaments in Male Northern Cardinals, *Cardinalis cardinalis*, as Indicators of Condition. *Ethology*. 110:113-126.
- Jawor JM, Gray N, Beall SM, Breitwisch R, 2004. Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behavior in female northern cardinals *Cardinalis cardinalis*. *Anim Behav*. 67:875-882.
- Jennions MD, Petrie M, 2000. Why do female mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol Rev*. 75:21-64.
- Jenni L, Winkler R, 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. London: Academia Press.
- Keyser AJ, Hill GI, 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav Ecol*. 11:202-209.
- Kojima W, Kitamura W, Kitajima S, Ito Y, Ueda K, Fujita G, Higuchi H, 2009. Female Barn Swallows Gain Indirect but not Direct Benefits through Social Mate Choice. *Ethology*. 115:939-947.
- Krist M. Geographic variation in the role of secondary sexual trait in sexual competition: the case of collared flycatcher *Ficedula albicollis*. Nepublikovaný manuscript.
- Krist M, 2009. Short- and long-term effects of egg size and feeding frequency on offspring quality in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *J Anim Ecol*. 78:907-918.
- Kokko H, Brooks R, Jennions MD, Morley J, 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proc R Soc Lond B*. 270:653-664.
- Kokko H, 1998. Should advertising parental care be honest? *Proc R Soc Lond B*. 265:1871-1878.
- Kujima W, Kitamura W, Kitajima S, Ito Y, Ueda K, Fujita G, Higuchi H, 2009. Female Barn Swallows Gain Indirect but not Direct Benefits through Social Mate Choice. *Ethology*. 115:939-947.
- Linville SU, Breitwisch R, Schilling AJ, 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Anim Behav*. 55:119-127.
- Lozano GA, Lemon RE, 1996. Male plumage, parental care and reproductive success in yellow warblers, *Dendroica petechia*. *Anim Behav*. 51:265-272.
- Maguire SE, Safran RJ, 2010. Morphological and genetic predictors of parental care in the North American barn swallow *Hirundo rustica erythrogaster*. *J Avian Biol*. 41:74-82.
- Martin TE, 1987. Food as a Limit on Breeding Birds: A Life-History Perspective. *Ann Rev Ecol Syst*. 18:453-487.
- Mays Jr HL, Hill GE, 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are good fit. *Trends Ecol Evol*. 19:554-559.
- McGraw KJ, 2005. The antioxidant function of many animal pigments: are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Anim Behav*. 69:757-764.

- McFarlane ML, Cherry MI, Evans MR, 2010. Female Cape sugatbirds (*Promerops cafer*) modify egg investment both for extra-pair mates for male tail length. *J Evol Biol.* 23:1998-2003.
- Michl G, Török J, Péczely P, Garamstegi LZ, Schwabl H, 2004. Female collared flycatcher adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behav Ecol.* 16:383-388.
- Mlíkovský J, Stýblo P, 2006. *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky.* Praha: ČSOP
- Møller AP, 1988. Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav Ecol Sociobiol.* 5:373-383.
- Møller AP, Jennions MD, 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften.* 88:401-415.
- Nakagawa S, Ockendon N, Gillespie DOS, Hatchwell BJ, Burke T, 2007. Does the badge of status influence parental care investment in house sparrows? An experimental test. *Oecologia.* 153:749-760.
- Neff BD, Pitcher TE, 2005. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Mol Ecol.* 14:19-38.
- van Noordwijk AP, de Jong G, 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *Am Nat.* 128:137-142.
- Osorno JL, Morales J, Moreno J, Merino S, Tomás G, Vásquez RA, 2006. Evidence for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulated male attractiveness in pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *J Ornithol.* 147:605-611.
- Ottoesson U, Bäckman J, Smith HG, 1997. Begging affects parental effort in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav Ecol Sociobiol.* 41:381-384.
- Qvarnström A, 1997. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher. *Proc R Soc Lond B.* 264:1225-1231.
- Qvarnström A, Pärt T, Sheldon BC, 2000. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature.* 405:344-347.
- Rinden H, Lampe HM Slagsvold T, Espmark YO, 2000. Song quality does not indicate male parental ability in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour.* 137:809-823.
- Roulin A, 2001. Food supply differentially affects sibling negotiation and competition in the barn owl (*Tyto alba*). *Behav Ecol Sociobiol.* 49:514-519.
- Rowe L, Houle D, 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proc R Soc Lond B.* 263:1415-1421.
- Royama T, 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *Parus major*. *Ibis.* 108:313-347.

- Sanz JJ, 2001. Experimentally reduced male attractiveness increases parental care in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behav Ecol*. 12:171-176.
- Sætre G-P, Fossnes T, Slagsvold T, 1995. Food provisioning in the pied flycatcher: do females gain from choosing bright-coloured males? *J Anim Ecol*. 64:21-30.
- Sætre G-P, Slagsvold T, Kruszewicz A, Viljugrein H, 1997. Parental care in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: energy expenditure in relation to plumage colour and mating status. *Ardea*. 85:233-242.
- Schwagmeyer PL, Mock DW, 2008. Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Anim Behav*. 75:291-298.
- Sheldon BC, Merilä J, Qvarnström A, Gustafsson L, Ellegren H, 1997. Parental genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc R Soc Lond B*. 264:297-302.
- Sheldon BC, 2000. Differential allocation: test, mechanisms and implications. *Trends Ecol Evol*. 15:398-402.
- Siefferman L, Hill GE, 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behav Ecol*. 14:855-861.
- Smiseth PT, Amundsen T, 2000. Does female plumage coloration signal parental quality? A male removal experiment with the bloethroad (*Luscinia s. svecica*). *Behav Ecol Sociobiol* 47:205-212.
- Smiseth PT, Örnborg J, Andersson S, Amundsen T, 2001. Is male plumage reflectance correlated with parental care in bluethroats? *Behav Ecol*. 12:164-170.
- Snowberg LK, Benkman CW, 2009. Mate choice based on key ecological performance trait. *J Evol Biol*. 22:762-769.
- Stearns SC, 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Stiver KA, Alonzo SH, 2009. Parental and Mating Effort: Is There Necessarily a Trade-Off? *Ethology*. 115:1101-1126.
- Sundberg J, Larsson C, 1994. Male coloration as an indicator of parental quality in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Anim Behav*. 48:885-892.
- Szöllösi E, Rosivall B, Török J, 2007. Is hatching asynchrony beneficial for brood? *Behav Ecol*. 18:420-426.
- Török J, hegyi G, Garamszegi LZ, 2003. Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behav Ecol*. 14:382-388.
- Veselovský Z, 2001. *Obecná ornitologie*. Praha: Akademie
- Voltura KM, Schwagmeyer PL, and Mock DW, 2002. Parental Feeding Rates in the House Sparrow, *Passer domesticus*: Are Larger-Badged Males Better Fathers? *Ethology*. 108:1011. 1022.