

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Melaninové ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální  
kondici

Bakalářská práce

Autor práce: Petra Blahutová

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

2016

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Petra Blahutová

Aplikovaná ekologie

Název práce

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

Název anglicky

**Melanin-based ornaments of birds and their relationship to individual condition**

---

### Cíle práce

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

Cílem práce:

1. Práce podá přehled o vztahu melaninových ornamentů k individuální kondici jedinců.
2. Práce bude testovat, zda variabilita melaninového zbarvení koreluje se základními kondičními znaky dospělců sýkory koňadry (*Parus major*).

### Metodika

Náš tým disponuje daty o 80 samcích sýkory koňadry (hmotnost, základní míry, hematologická data, standardními digitální fotografie, vzorky peří karotenoidního i melaninového ornamentu), kteří byli odchyceni na lokalitách Čimický a Ďáblický háj v Praze. Plocha melaninového proužku bude analyzována pomocí programu Photoshop, jeho barva bude analyzována spektrometrem. Vztah ornamentu ke kondičním znakům bude analyzován standardními statistickými metodami.

**Doporučený rozsah práce**

cca 30 stran včetně příloh

**Klíčová slova**

individuální kondice, melaninové ornamenty, sýkora koňadra

---

**Doporučené zdroje informací**

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

**Předběžný termín obhajoby**

2015/16 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 1. 4. 2014

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 1. 4. 2014

**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan

V Praze dne 08. 04. 2016

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod odborným vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D. Další informace mi poskytl Bc. Jiří Eliáš. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 12.4. 2016

.....

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla poděkovat své vedoucí a konzultantce práce Ing. Janě Svobodové, Ph.D. za její odborné rady a pomoc. Děkuji Antonínu Strakovi za spolupráci v praktické části práce, Bc. Jiřímu Eliášovi za rady v praktické části a celému týmu, který se podílel na sběru dat. Velké poděkování patří mému příteli a rodině za bezmeznou podporu.

## Abstrakt

Mnoho studií se zabývá stále plně neobjasněnou problematikou vyjádření ornamentálního zbarvení ptáků a jeho závislostí na komunikaci mezi jedinci, kvalitou kondice, sexuálním výběrem či evolučním vývojem ornamentů, barev a vlastností peří, prostředím a mnoha dalšími faktory. V rešeršní části tato práce podává stručný přehled o barevných ornamentech ptáků. Hlavním tématem je problematika vztahu mezi melaninovým ornamentem a kondicí ptačích jedinců. Uvádí se, že černé peří není nákladné na výrobu a není kondičně závislé, protože se nepodařilo odhalit korelace mezi ornamenty a kondicí. Melaninový ornament je proto považován za méně spolehlivý ukazatel kondice, než karotenoidní ornament. Avšak nedávné studie dokazují, že melaninové ornamenty mohou kondici také dobře odrážet. Z mé tabulky sestavené z vybraných studií vyplývá, že melaninový ornament může být signálem kondice. A to i u druhů, které vytváří také karotenoidní ornament. Praktická část této práce testuje, zda existuje vztah mezi velikostí melaninového břišního pruhu samců a kondičními znaky (tj. poměr hmotnosti a délky tarsu, délka tarsu, počátek hnízdění) samců sýkory koňadry (*Parus major*). Vyhodnocení tohoto vztahu však neprokázalo závislost mezi velikostí pruhu a kondicí, neboť žádný z kondičních parametrů s velikostí pruhu nekoreloval.

Klíčová slova: individuální kondice, melaninové ornamenty, sýkora koňadra (*Parus major*)

## **Abstract**

Many studies deal with still fully unsolved issue about expression of the ornamental coloring of the birds and their dependence on the communication between individuals, quality of condition, sexual selection or evolutionary development of ornaments, colors and properties of feathers, the environment and many other factors. The search part of this thesis gives a brief overview of the colorful ornaments of the birds. The main theme is the issue of the relationship between melanin-based ornament and the condition of bird individuals. It is stated that the black feather is not expensive to produce and is not dependent on the condition because it failed to detect correlations between ornaments and condition. Therefore melanin-based ornament is considered less reliable indicator of condition than carotenoid-based ornament. But recent studies show that melanin-based ornaments can also well reflect condition. My chart which is based on some studies shows that melanin-based ornament may be a signal of condition even for species that also produce carotenoid-based ornament. The practical part of this thesis tests whether there is a relationship between the size of melanin breast bar of males and condition characters (ie. the ratio of the weight and length of tarsus, length of tarsus, the beginning of nesting) in males of Great Tit (*Parus major*). Evaluation of this relationship, however, did not show any relation between the size of bar and condition, because none of condition parameters correlated with the size of the bar.

Key-word: individual condition, melanin-based ornaments, great tit (*Parus major*)

# Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce .....	10
3. Ornametální zbarvení práků .....	11
3.1 Typy ornamentů.....	11
3.2 Zbarvení ornamentů-pigmenty .....	12
3.3 Signální funkce ornamentů.....	12
3.4 Vznik melaninů .....	14
3.5 Projevy melanokortinu .....	17
3.6 Melaninový základ zbarvení a jeho vztah k individuální kondici.....	18
4. Analýza melaninového ornamentů.....	21
4.1 Barevné systémy.....	21
4.2 Měření velikosti a barvy melaninového ornamentu .....	22
5. Vlastní práce.....	23
5.1 Modelový druh .....	23
5.2 Metodika.....	24
5.2.1 Analýza melaninového peří.....	24
5.2.2 Statistické vyhodnocení.....	25
5.3 Výsledky práce a diskuze .....	26
6. Závěr .....	29
7. Přehled literatury a použitých zdrojů .....	30
8. Přílohy .....	40



# 1. Úvod

Barevnost peří a s ní spojené ornamentální zobrazení je velmi důležitou součástí opeření každého ptačího jedince, a to z pohledu komunikace mezi jedinci či maskováním se před predátory (různé atlasy ptáků; Hill 2006). Hlavní význam barvy peří spočívá v sexuálním výběru partnera a ve vyjádření individuální kondice jedince (Hegyi et al. 2007). Různé formy ornamentů však mohou zprostředkovávat informace o různé kvalitě jedinců (Vergara et Fargallo 2011). Současné studie popisují vlivy různých pigmentů na celkovou kondici ptáků (např. Badyaev et Hill 2000; Senar et al. 2003; Peters et al. 2007; Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008). Existují tři významné skupiny ornamentů, karotenoidní, melaninové a strukturální (McGraw 2006a, b, c). Většina studií se zabývá hlavně významem karotenoidů, neboť ty jsou považovány za poskytovatele spolehlivějšího ukazatele kondice více, než melaninové ornamenty (Hegyi et al. 2007). Melaniny si jedinci dokážou sami syntetizovat a přijmout je i v potravě, kdežto karotenoidy získávají jen potravou (Fitze et al. 2003).

V rešeršní části práce jsou stručně popsány základní poznatky ornamentálního zbarvení ptáků a hlavně by mělo být objasněno, co jsou a jak vznikají melaniny a melaninové ornamenty, zda mohou být považovány za čestný signál kondice, jaká je sexuální a signální funkce melaninových ornamentů a funkce z hlediska přirozeného výběru. Hlavně je popsán vztah melaninových ornamentů k individuální kondici ptáků. Tato práce je zaměřena jen na ptáky, neboť větší rozsah by přesáhl rámec bakalářské práce. Vlastní práce zahrnuje metodický popis způsobu analýzy melaninového břišního pruhu u samců sýkory koňadry (*Parus major*) a následné statistické vyhodnocení jeho závislosti na individuální kondici jedinců. Kondice byla vyjádřena poměrem hmotnosti a délky tarsu, délkou tarsu, počátkem hnízdění. Tato studie je součástí poměrně komplexního grantového projektu, který se zabývá tool-like receptory u pěvců, tzn. jejich popisem, polymorfismem a evolučními důsledky alelické variability (GAČR 505/10/1871, řešitel J. Bryja).

## **2. Cíle práce**

Cílem práce je podání přehledu různých studií a teorií o vztahu melaninových ornamentů k individuální kondici jedinců a stručně objasnit základní funkce ornamentálních znaků a vlastnosti melaninového pigmentu. Vlastní práce testuje, zda variabilita melaninového zbarvení peří břišního pruhu koreluje se základními kondičními znaky samců sýkory koňadry. Studovaná hypotéza předpokládá, že čím větší je plocha pruhu, tím více jedinec vykazuje lepší kondiční znaky, neboť jeho schopnost investice do většího ornamentu může značit kondičně zdatného jedince.

### 3. Ornamentální zbarvení

Barevné ornamenty jsou pro ptáky velmi důležité z mnoha důvodů. Mají veliký význam při pohlavním výběru, neboť jako sekundární pohlavní znaky (Hill 2006) signalizují kvalitu jedince (genetickou a fenotypickou; Hōrak et al. 2000) pro svého reprodukčního partnera (Hill 2006). Ornamenty jsou variabilními znaky mezi druhy i v rámci druhu (Dale 2006). Proto jsou nejčastěji studovány z hlediska závislosti ke kondici (např. McGraw et al. 2002; Senar et al. 2003; Peters et al. 2007), imunitní (Aguilera et Amat 2007) a parazitární odpovědi (např. McGraw et Hill 2000a; Roulin et al. 2001; Fitze et Richner 2002) a z hlediska závislosti na kvalitě prostředí (např. Eeva et al. 1998; Hōrak et al. 2000). Barevné ornamenty mohou být dány i dědičně (Mundy 2006). Tato práce v následujících kapitolách shrnuje základní poznatky o ornamentálním zbarvení, především peří a hlavně podává přehled o melaninových ornamentech peří.

#### 3.1 Typy ornamentů

Ornamenty se mohou vyskytovat nejen na odumřelých kožních derivátech, (např. peří, zobák; Faivre et al. 2003; Buchholz et al. 2004; Baeta et al. 2008; Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008), ale i na živé tkáni, kterou představuje holá kůže (např. temenní a nadočnicové hřebeny či laloky, atd.; Buchholz et al. 2004). Živá tkáň daleko lépe odráží kondici, než ta neživá, díky rychlejší změně zbarvení (Martínez-Padilla et al. 2007; Pérez-Rodríguez 2009). Hlavně v době přepeřování a pelichání peří je živá tkáň aktuálnějším ukazatelem kondice (Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008; Mougeot 2008). Dlouhodobější stav kondice odráží plně keratizované orgány (např. peří, ramfotéka zobáku; Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008). Změnu ve zbarvení živé tkáně (nadočnicové hřebeny) zaznamenala studie Martínéz-Padilla et al. (2007) u bělokura skotského (*Lagopus lagopus scotius*) přítomností střevního parazita. Změna zbarvení (očnicové kruhy) nastala i u orebice rudé (*Alectoris rufa*) snížením dostupnosti karotenoidů (Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008). Ramfotéka zobáku (neživá tkáň) představuje výrazný pohlavní znak, např. u zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata*; Alonso-Alvarez et al. 2004) či kosa obecného (*Turdus merula*; Faivre et al. 2003; Baeta et al. 2008). Další kapitoly se zabývají především péřovými ornamenty.

### 3.2 Zbarvení ornamentů - pigmenty

Jak již bylo uvedeno výše, ornamenty jsou u ptáků vytvářeny na peří, kůži, kožních výběžcích a zobáku různými pigmenty (např. karotenoidy, melaniny, porfyriny, pteriny, puriny, flaviny, atd.; McGraw 2006a, 2006b, 2006c). Většina barev má karotenoidně, melaninově či strukturálně založené pigmenty (Senar et al. 2003). Pigmenty pro karotenoidní zbarvení se nazývají karoteny a xantofyly (Jagannadham 1999). Zapřičiňují žluté, oranžové, červené nebo nazelenalé zbarvení (McGraw 2006a). Melaninové ornamenty jsou zbarvovány eumelaniny a feomelaniny (Griffith et al. 2006) do často černé, šedé či hnědé až hnědo-červené barvy (McGraw 2006b). Melaniny (viz kapitoly 3.4 a 3.6) jsou přijímány potravou, a jsou také produktem metabolismu aminokyselin, kterými jsou tyrosin a fenylalanin (viz kapitoly 3.4 a 3.6; Griffith et al. 2006), zatím co karotenoidy jedinec přijímá pouze potravou, neboť si je nedokáže syntetizovat de novo (Fitze et al. 2003; McGraw 2006a). Některé formy karotenoidů (Vinkler et Albrecht 2010) a melaniny mají antioxidační schopnost (Griffith et al. 2006; Galván et Alonso-Alvarez 2008) a podporují imunitní reakci (Fitze et Richner 2002). Karotenoidy jsou považovány za čestnější ukazatele kondice v sexuálním výběru. Např. studie Pérez-Rodríguez et Viñuela (2008) uvádí, že nedostatek potravy (menší přísun karotenoidů) u orebice rudé se projevil ve zmenšení očních kruhů a tělesné hmotnosti. Studie Senar et al. (2003) u sýkor koňader považuje karotenoidní ornament žluté náprsenky také za spolehlivější ukazatel kondice, neboť odstín náprsenky významně koreloval s nutriční kondicí, na rozdíl od břišního pruhu. V době růstu peří jsou dobrými ukazateli kondice karotenoidní a strukturální ornamenty (McGraw et al. 2003). Nicméně existují práce, které ukazují na to, že kondici jedince dobře odráží také melaninové ornamenty. V období pelichání je spolehlivějším ukazatelem melaninový ornament (vrabec domácí (*Passer domesticus*); McGraw et al. 2003). Kondiční závislost ornamentu vyjadřuje kondici jedince, která koreluje s kvalitou jeho ornamentu peří (Guindre-Parker et Love 2014). Dále se melaninovým ornamentem a kondicí zabývá kapitola 3.6.

### 3.3 Signální funkce ornamentů

Druhy ptáků s výrazným pohlavním dimorfismem mívají většinou nejpestřejší ornamenty a to více samci, než-li samice (Bortolotti et al. 1996; Badyaev et Hill 2000). Může tomu být díky sexuálnímu výběru, kdy samice volí partnera

na základě jasnějšího zbarvení, protože barva může odrážet samčí genetickou rezistenci vůči parazitům nebo může nést imunosupresivní účinky androgenů (Bortolotti et al. 1996). V některých případech můžou mít pestřejší zbarvení samice, jak uvádí např. studie Roulin et al. (2001), neboť samice sovy pálené (*Tyto alba*) měly téměř vždy více zbarvené a více skvrnitě červeno-hnědé peří, než samci a zároveň byly díky větší skvrnitosti odolnější vůči parazitům. Tento znak je u samic způsoben zbytkovým samčím ornamentem, který mohl být u samic vyvinut díky předání základního genu (pro vyjádření samčího ornamentálního znaku) od otce (genetická korelace mezi pohlavími). Avšak velké množství informací lze získat ze samičích fenotypových znaků (např. srdeční hmota, zbarvení či skvrnitost opeření, reprodukční úspěch, rychlost krmení mláďat, atd.), které jsou pro ně specifické (Roulin et al. 2001). Nicméně existují také monochromatické ptačí druhy, které jsou pro lidské vnímání téměř barevně stejné (Eaton 2005), neboť jejich viditelné spektrum je od 400 do 700 nm (Cutthill 2006). Ovšem ptáci jsou schopni rozlišovat mezi pohlavími (Eaton 2005), neboť jejich viditelné spektrum má širší rozpětí než člověk, a to od 315 do 700 nm (Cutthill 2006).

Různé zobrazování ornamentů může značit zdravého či oslabeného ptačího jedince. Zdravý jedinec s celkově dobrou fyzickou kondicí má barevnější, větší či složitější ornament (Candolin 1999), naopak nemocný jedinec se špatnou fyzickou kondicí nemá výrazný ornament (Hill et Brawner 1998). Méně výrazné zbarvení však může nastat i u jinak zdatnějších a výraznějších samců v podzimním až zimním období, což může být způsobeno vyšším náparem na imunitu či nedostatkem potravy (Hõrak et al. 2000; Aguilera et Amat 2007).

U mnoha ptačích druhů si jedinec vybírá partnera na základě velikosti a zbarvení některých tělesných znaků (Senar et al. 2003). Například velikost či výraz ornamentu může určovat reprodukční úspěšnost samců, jako je tomu v případě samců sovy pálené, kteří měli více červeno-hnědě zbarvené peří, produkovali větší počet mláďat, vykazovali vyšší rychlost při krmení mláďat a zároveň byli reprodukčně úspěšnější (Roulin et al. 2001). Ve studii Tarof et al. (2005) zkoumali u samců lesňáčků žlutohrdých (*Geothlypis trichas*) karotenidně zbarvené náprsenky a melaninové masky. Velikost náprsenky neovlivňovala samičí výběr či konkurenci mezi samci, avšak samice volily samce s barevnějšími náprsenkami. Kdežto samci s většími maskami lépe odolávali konkurenci ostatních samců a vykazovali vyšší reprodukční úspěch. Proto i přes menší nákladnost výroby melaninového pigmentu je

velikost masky v této studii ukazatelem samčí kvality. Samice mohou preferovat samce v různých populacích na základě různých ornamentů (Dunn et al. 2010). Ve Wisconsinu samice lesňáčka žlutohrdlého preferovaly samce s větší melaninově pigmentovanou černou maskou, a nikoli s větší karotenoidově pigmentovanou žlutou náprsenkou. V newyorské populaci naopak samice volily samce s náprsenkou, která byla větší a kvalitněji zbarvená.

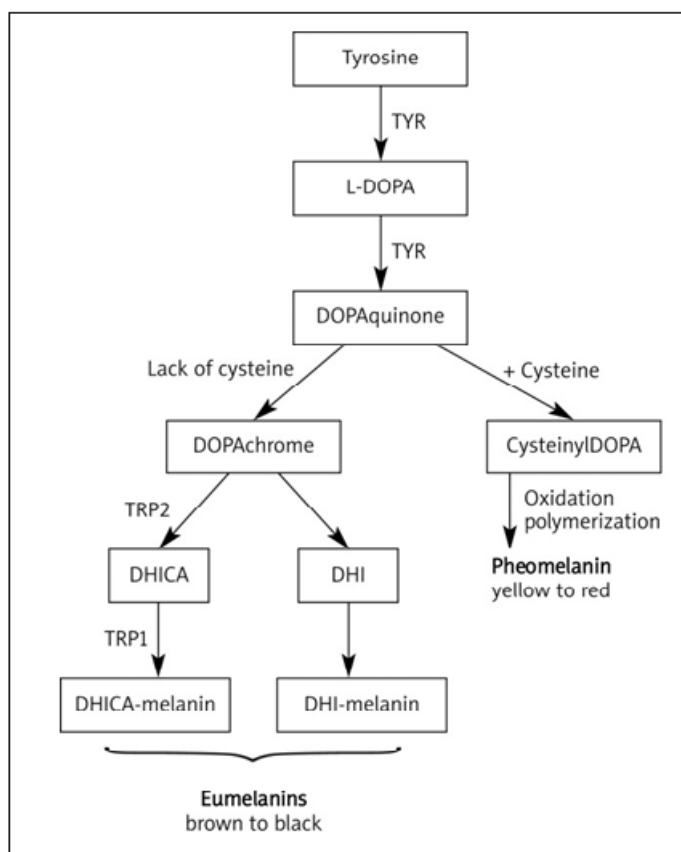
Velikost ornamentu může naznačovat i sociální postavení jedinců ve skupině. Ve studii Møller (1988) se zabývali změnou velikosti znaku na zimních hejnech samců vrabce domácího. Dominantnější samci měli velké znaky bez ohledu na index tělesné velikosti, věk či velikost těla. Čím více disponovali tito samci podobnějšími velikostmi znaků, tím více se mezi nimi zvyšovala četnost útoků. Ovšem postavení samce u mnoha druhů ptáků může signalizovat i velikost skvrny achromatického (bezbarvého) peří (Gladbach et al. 2011).

### **3.4 Vznik melaninů**

Melanogeneze je biochemická cesta odpovědná za melaninovou syntézu (obr. č. 1). Odehrává se v buňkách zvaných melanocyty, v oddělených cytoplazmatických organelách, melanozomech. Melanogenezi reguluje hormon MSH (viz níže) stimulováním melanocytů (Cichorek et al. 2013). Pro podporu melanogeneze je důležité, aby organismus vykazoval nízké hladiny glutathionu (klíčový vnitrobuněčný antioxidant; Galván et Alonso-Alvarez 2008). Jsou produkovány dva typy melaninu: feomelanin a eumelanin (Cichorek et al. 2013). Liší se v barvě a způsobu syntézy. Melaniny jsou deriváty aminokyseliny tyrozinu a fenylalaninu (jeho odbouráváním se přeměňuje na tyrosin), které vznikají v melanocytech. Jejich vlastnosti jsou prospěšné tělu: absorpce UV světla a rozptýlení, volné radikálové čištění, spojené oxidačně-redukční reakce a iontové uchování. O produkci typů melaninu rozhoduje dostupnost spodní vrstvy a funkce melanogeneze enzymů. Enzym tyrosináza (TYR) nese ven tyrosin hydroxylací do L-3,4-dihydroxyfenylalaninu (DOPA), který je rychle oxidován do DOPACHINONU. DOPACHINON reaguje s přítomným cysteinem (aminokyselina), poddávajícím 3- nebo 5-cysteinyldOPAsu, který poté oxiduje, polymeruje a dává vznik žluto-červené rozpustné melaninové látky zvané feomelanin. V nepřítomnosti či nedostatku thiolů (cystein, glutathion nebo thioredoxin) je produkován hnědo-černý eumelanin. DOPACHINON samovolně podstupuje cyklizaci k DOPACHROMU. DOPACHROM

samovolně ztrácí kyselinu karboxylovou a generuje (tvoří) 5,6-dihydroxyindol (DHI), který rapidně oxiduje a polymerizuje do formy tmavě hnědo-černé, nerozpustné látky zvané DHI-melanin. Pokud je však přítomen DOPAchrom tautomerazy (TYRP2/DCT), poté bude DOPAchrom ve formě DHI-2-karboxylové kyseliny (DHICA). Tyrosinasa s enzymem TYRP1 katalyzují další přeměny, např. DHICA-melanin, čímž se získávají světlejší hnědé barvy (Cichorek et al. 2013).

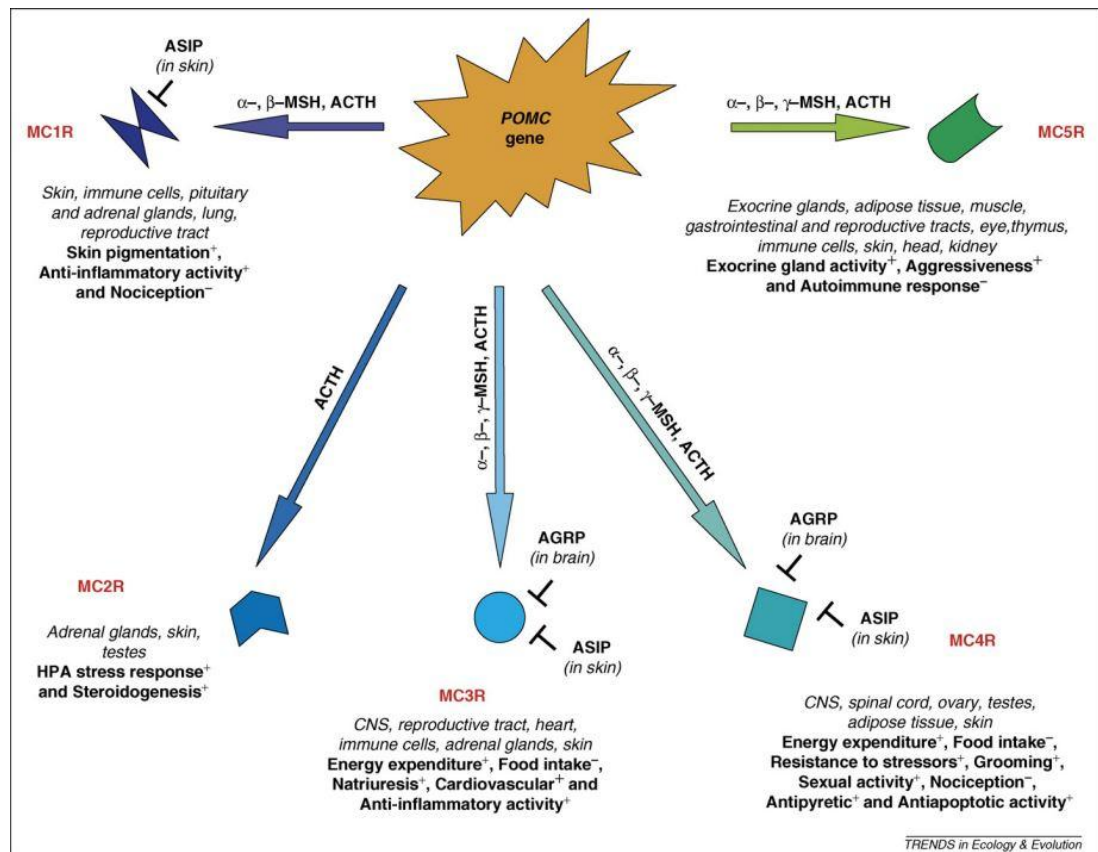
*Obr. č. 1 Zjednodušené schéma melaninové syntézy v melanocytech během melanogeneze (Cichorek et al. 2013).*



Melaniny jsou syntetizovány hormony melanokortiny v melanokortinovém systému (obr. č. 2). Melanokortiny jsou produkty proopionového (POMC) genu. Vážou se na melanokortinové receptory (MC1R, MC2R, MC3R, MC4R a MC5R). U obratlovců je hlavním MCR receptorem receptor MC1R, který je exprimován v kůži. Na receptor MC1R jsou vázáni melanokortinová agonisté (souhlasně působící), kteří řídí rovnováhu mezi eumelaninovou a feomelaninovou syntézou pigmentace. Těmito agonisty jsou hormony stimulující melanin (α-, β-, γ-MSHs,

adrenokortikotropin a ACTH). Dále jsou spojeni s jejich inverzními agonisty a antagonisty (opačně působící) agouti-signálního proteinu (ASIP), (Ducrest et al. 2008). Melanokortinový systém geneticky kontroluje produkci melaninu hormonem (MSH) stimulující alfa melanocyty tak, že hormon MSH aktivuje produkci eumelaninů (Galván et Alonso-Alvarez 2009).

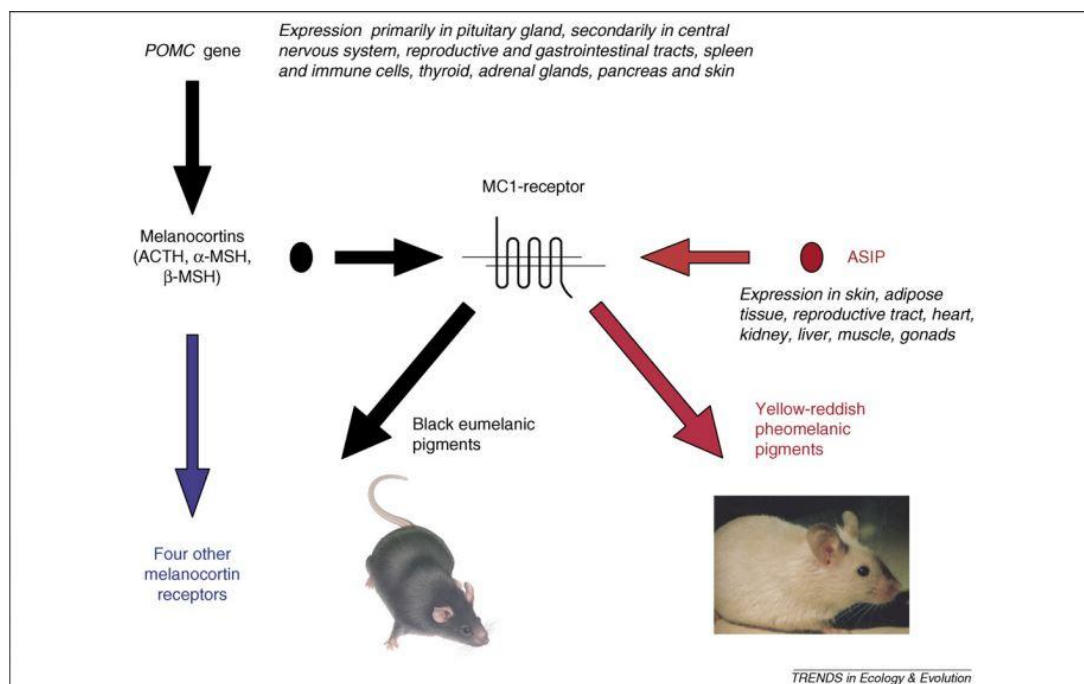
Obr. č. 2 Melanokortinový systém (Ducrest et al. 2008).



Výrobu eumelaninového pigmentu a spouštěč feomelaninové syntézy blokuje nebo snižuje vazba přírodního inverzního agonisty a antagonisty proteinu ASIP (obr. č. 3), např. vytvořením žlutého proužku těsně pod vrcholem černé nebo hnědého ornamentu (Ducrest et al. 2008).



Obr. č. 3 *Produkce eumelaninových a feomelaninových pigmentů (Ducrest et al. 2008).*



### 3.5 Projevy melanokortinu

Melanokortiny příznivě zvyšují sexuální vnímavost samice, a také její plodnost. Pozitivně ovlivňují produkci pohlavních hormonů, což se navenek projevuje v tmavém eumelanickém zbarvení samců a vnitřně povzbuzuje jejich sexuální motivaci a výkonnost. Sexuální produkci steroidů zvyšují části hormonů ACTH (které se vážou na receptor MC2R v nadledvinkách) spolu se všemi hormony MSHs (které se skrz neurokrinní dráhy (včetně míchy a periferních nervů) vážou na receptor MC4R). Tmavší eumelanicky zbarvení jedinci by měli být agresivnější a mít zvýšenou aktivitu žlázy s vnější sekrecí, protože melanokortiny přes receptor MC5R podporují agresivitu autostimulováním feromonů a zvyšují sekrece i vylučování žláz s vnější sekrecí. Hypotalamické hypofýzové nadledvinky (tzv. HPA osa; jeden z hlavních regulátorů stresové reakce) způsobují u eumelanických jedinců menší citlivost na stresové faktory. Tato HPA osa je přítomna v kůži a určuje, jaká bude reakce na kožní stres. Stresovou reakci HPA osy navozují stresory, a je také regulována ostatními melanokortinovými receptory (MC1R, MC3R, MC4R, MC5R). Protein ASIP snižuje odolnost vůči stresorům, naopak hormon α-MSH tuto odolnost zvyšuje vazbou s receptorem MC4R. Vazbou hormonu α-MSH a derivovaného tripeptid hormonu α-MSH s receptory MC1R, MC3R a MC5R dochází ke snížení

akutního alergického a systémového zánětu, septického šoku, a také dochází k lepšímu zotavení po ischemii. Vazbou hormonu  $\alpha$ -MSH odvozených peptidů s receptorem MC4R dochází k antipyretické aktivitě. Melanokortiny snižují vazbou s MC4R receptorem oxidační stres, apoptózu a poškození kožní DNA UV zářením (Ducrest et al. 2008). Poznatky o schopnosti melaninových ornamentů odrážet stav oxidačního stresu, podporuje i studie na sýkoře koňadře (Galván et Alonso-Alvarez 2008) s doplněním, že se tak pravděpodobně děje v důsledku dostatečně nízké hladiny glutathionu.

Při zvýšení příjmu inzulínu a leptinu reagují melanokortiny navázáním se na nervové receptory MC3R. Receptor MC4R snižuje příjem potravy a stimuluje výdej energie navozením produkce hormonů štítné žlázy, jež odpoví zvýšením rychlosti metabolismu a tělesné aktivity, čímž melanokortiny příznivě zabraňují nadváze jedince. Melanokortinová aktivita podporuje snížení tukové hmoty dospělé termogenezi, která snížením příjmu potravy zvýší výdej energie. Eumelaničtí jedinci by tak měli být schopni udržovat stabilní energetickou rovnováhu mezi příjmem a výdejem energie, a tím vykazovat lepší klidový metabolismus. Melanokortiny mohou také působit na růst jedince (vazbou s receptory MC2R, MC3R a MC4R), na spánek a vylučování sodíku. Avšak není empiricky potvrzeno, zda tyto znaky (s vazbou na uvedené receptory) zvyšují či snižují (Ducrest et al. 2008).

### **3.6 Melaninový základ zbarvení a jeho vztah k individuální kondici**

Melaninové zbarvení je nejběžnějším typem barvy u zvířat (McGraw et al. 2005). Melaniny se nachází nejčastěji v barevných ornamentech kůže, očí a peří ptáků (Ducrest et al. 2008). Jsou obsaženy v tkáních a ve struktuře per, čímž peří zpevňují a chrání před UV vyzařováním (Griffith et al. 2006). Jak již bylo zmíněno, existují dvě formy melaninových pigmentů. Jednou z nich jsou eumelaniny, které se projevují v hnědém, šedém až černém zbarvení. Další formou jsou feomelaniny, jež se projevují hnědo-žlutým a červenohnědým zbarvením (McGraw et al. 2005; Ducrest et al. 2008). Obě tyto formy jsou obsaženy v téměř všech melanizovaných skvrnách, mají různý syntetický původ a různě nákladné zobrazení (McGraw et al. 2005). Adaptivní funkce melaninového zbarvení je stále málo známa (Jacquin et al. 2011). Melaninové zbarvení má vliv i na behaviorální, morfologické a fyziologické znaky (Ducrest et al. 2008).

Melaniny jsou ptáky syntetizovány z aminokyselin (tyrosinu a fenylalaninu, Griffith et al. 2006). Předpokládá se, že jsou méně spolehlivými ukazateli kondice, než karotenoidní a strukturní ornamenty (Badyaev et Hill 2000; Jawor et Breitwisch 2003), protože černé peří není nákladné na výrobu (Guindre-Parker et Love 2014). Podle těchto úvah by tedy nemělo být kondičně závislé, neboť se nepodařilo odhalit korelace mezi ornamenty a kondicí. Avšak, objevily se nové poznatky v tom, že melaninově založené peří by mohlo být kondičně závislé u achromatických i u chromatických druhů ptáků. Melaninový ornament by neměl být podmíněn jinými ornamenty v rámci druhů a mohl by být potenciálně kondičně závislým signálem u všech druhů ptáků (Guindre-Parker et Love 2014).

Tvorba melaninových ornamentů nemusí být významně ovlivňována potravou, jako je to u karotenoidních ornamentů, což dokazuje studie McGraw et al. (2002) na vrabcích domácích, u kterých nedošlo nedostatkem potravy ke změně ornamentu hrdla. Jedinci, kteří disponují rozdílným melaninovým zabarvením mívají také tendenci rozdílně odolávat parazitům (Jacquin et al. 2011). U zvonků zelených (*Carduelis tristis*) nebyla ovlivněna ani velikost, tvar či sytost zbarvení hlavy, pokud byli nakaženi střevním parazitem *Isospora* (McGraw et Hill 2000a; Hill et al. 2009). Menší břišní pruh vykazovali jedinci sýkory koňadry, kteří byli napadeni blechou slepičí (*Ceratophyllus gellinae*; Fitze et Richner 2002). Studií zabývající se vztahem mezi barvou opeření a parazitárním zatížením během pelichání u zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) je např. Figuerola et al. (2003), kde množství roztočů v peří negativně korelovalo s jasem a sytostí zbarvení samců. Ze studie Jacquin et al. 2011 na holuba skalního (*Columba livia*) vyplývá, že tmavší jedinci vykazují nižší koncentrace krevních parazitů (*Haemoproteus sp.*, *Plasmodium sp.* a *Leucocytozoon sp.*) a zároveň u nich dochází k větší buněčné imunitní reakci na fytohemaglutinin (PHA). Imunitní reakce v souvislosti s melaninovým ornamentem byla také studována i u samců strnada cvrčivého (*Emberiza cirrus*) studií Figuerola et al. (1999). Tmavší jedinci nakažení krevními parazity (*Plasmodium relictum*, *Leucocytozoon cambournaci*) měli v krvi zvýšenou hladinu leukocytů.

Dle studie Ducrest et al. (2008) jsou tmavší jedinci (např. sova pálená) sexuálně aktivnější, agresivnější a odolnější vůči stresu a zároveň disponují lepšími protizánětlivými (viz 3.6 níže pleiotropní gen MCR1; Gangoso et al. 2011), antipyretickými (působícími proti horečce) a antioxidačními reakcemi (ochrana před volnými radikály; Griffith et al. 2006), než ti světlejší.

Pokud dojde k páření dvou jedinců s tmavším zbarvením, jejich potomek má silnější imunitní reakci, než ten, jehož rodiče byli světlejší barvy, např. u sov pálených, (Ducrest et al. 2008). U ostříže jižního (*Falco eleonora*) byl ve vyjádření melaninového zbarvení definován, tzv. pleiotropní gen MCR1 (melanocortin-1-receptor), který se podílí na protizánětlivé imunitní reakci a zároveň na melaninové pigmentaci (Gangoso et al. 2011). Samci a samice (např. orebice rudé) se špatnou kondicí, pravděpodobně nedokážou dosyntetizovat pigment až do komplexní velikosti. Naopak ptáci s kompletními černými pruhy jsou ve výrazně lepší kondici. Jednorocní jedinci mají častěji nižší komplexnost černých pruhů, než dospělí (Bortolotti et al. 2006).

Uvádělo se, že výraz melaninových ornamentů je dán spíše jen po genetické stránce dědičností (McGraw et Hill 2000a; Mundy 2006; Roulin et al. 2007), avšak ovlivňován je i environmentálními faktory. Mezi takovéto environmentální faktory patří oxidační stres, který ovlivňuje melanogenezi (Galván et Alonso-Alvarez 2009). Studie Dauwe et Eens (2008) u sýkor koňader uvádí, že jedinci vystavení chronickému stresu díky znečištěnému prostředí (převážně olovo, kadmium, měď a zinek), mohou mít naopak větší melaninové ornamenty. Např. měď může ovlivňovat melanizaci limitováním poměru enzymů inhybující melaninovou syntézu (Dauwe et Eens 2008 ex Leeson et Summers 2001). Ostatní těžké kovy (kadmium, olovo) můžou zvyšovat produkci testosteronu (Hogstad et Pedersen 2007), který rovněž může pozitivně ovlivňovat melaninový ornament (Evans et al. 2000).

Melaninový základ zbarvení se často podílí na sociální komunikaci (Ducrest et al. 2008). Velká škála odstínu melaninové barvy je vnitrodruhovým signálem kvality (McGraw et al. 2005). Slouží jako signál v mezisamčí konkurenci a hraje důležitou roli při samičím výběru partnera (Tarof et al. 2005). Větší velikost melaninového ornamentu může odhalovat vyšší konkurenční schopnost a dominanci samců po celý rok (Møller 1988; McGraw et Hill 2000b; McGraw et al. 2002, 2003), stejně jako dle studie Evans et al. (2000), která zároveň uvádí, že takoví samci mohou být i více agresivní. U samců lesňáčků žlutohrdlých měla velikost melaninové masky dvojitou funkci: lepší mezisamčí konkurenci a větší úspěch u samic. I přes menší nákladnost výroby melaninového pigmentu, je velikost masky ukazatelem kvality samce (viz kapitola 3.3; Tarof et al. 2005). Výběr partnera podle melaninových ornamentů se může lišit i podle geografické oblasti (viz kapitola 3.3; Dunn et al. 2010).

Z rešeršní části je v kapitole 8. umístěna tabulka (tab. č. 3), jež obsahuje 39 prací, které se také zabývaly vztahem melaninových ornamentů ke kondičním znakům ptáků. Ze 40 sledovaných druhů ptáků pocházelo 72 % (n=40) z řádu pěvců (*Passeriformes*), 12 % (n=40) z řádu sokolů (*Falconiformes*), 4 % (n=40) z řádu dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) a po 3 % (n=40) z řádů hrabavých (*Galliformes*), sov (*Strigiformes*), vrubozobých (*Anseriformes*) a měkkozobých (*Columbiformes*). Z nichž 90 % (n=40) druhů bylo krmivých a pouze 10 % (n=40) nekrmivých. Kombinací s karotenoidními ornamenty disponovalo 60 % (n=40) druhů ptáků. Z kondiční tabulky vyplývá, že většina melaninových ornamentů může být považována za čestný signál kondice a určovat reprodukční úspěch či výběr partnera, neboť u 65 % (n=66) ornamentů byla prokázána závislost. Z toho celkem 61 % (n=66) sledovaných znaků pozitivně korelovalo s melaninovými ornamenty a 4 % (n=66) korelovalo negativně. Žádnou souvislost nevykazovalo 35 % (n=66) znaků. Mezi velikostí či barvou ornamentu nebyl příliš velký rozdíl, protože velikost ornamentu korelovala se znaky ze 64 % (n=42) a barva ze 67 % (n=24). Ze 39 prací se pouze jedna zabývala feomelaninovým ornamentem. U 83 % (n=24) druhů ptáků, které disponovaly melaninovým i karotenoidním ornamentem se prokázala korelace se sledovanými znaky, zatím co u druhů pouze s melaninovým ornamentem byla prokázána korelace z 88 % (n=16).

## **4. Analýza melaninových ornamentů**

Velikost melaninového ornamentu se analyzuje většinou z fotografií (např. Figuerola et Senar 2000), stejně je tomu v mé vlastní části práce. Barva se vyhodnocuje spektrometrickými přístroji (např. Hegyi et al. 2007).

### **4.1 Barevné systémy**

Prvního barevný systém, tzv. RGB barevný model, byl vytvořen kolem roku 1800. Byl vytvořen Youngem, Maxwellem a von Helmholtzem. V tomto barevném systému vzniká mnoho barevných variací mícháním červené, zelené a modré barvy (Montgomerie 2006).

Dalším systémem byl velmi využívaný, tzv. HSB systém, vytvořený A. Munsellem v roce 1930. Zde hrají roli tři základní parametry barvy, kterými jsou základní barva (hue), intenzita barvy (saturation, chroma) a jas (brightness), (Montgomerie 2006).

Později byly Mezinárodní komisí pro osvětlování (*Commision Internacionale de l'Éclairage*) vytvořeny matematické modely, tzv. CIE XYZ, CIE LAB A CIE LCH). Tyto modely jsou složeny ze vzájemně nezávislých parametrů hue, chroma a brightness (Montgomerie 2006).

## **4.2 Měření velikosti a barvy melaninového ornamentu**

Pro určení plochy melaninového ornamentu se používá výpočet z digitální fotografie pořízené s měřítkem či scannu pomocí grafických programů (např. NIH; Figuerola et Senar 2000). Postup měření melaninové plochy je více popsán v kapitole 5.2.1.

Pro vyhodnocení barvy se používají další grafické programy, jako např. Adobe Photoshop (Fitze et Richner 2002; Fitze et al. 2003; Senar et al. 2003; Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008), které vyhodnocují barevné parametry v HSB nebo RTG systému. Ovšem pro tuto metodu je nutné zajistit vhodné neměnné podmínky, které nesmí být ovlivněny vnějšími činiteli (např. odlišné světelné podmínky), (Montgomerie 2006).

Další metodou měření barvy ornamentu peří je měření pomocí spektrometrických přístrojů (např. Ocean Optics model S2000, USB 2000, Avantes; Hůrak et al. 2000, 2001; Johnsen et al. 2003; Quesada et Senar 2006; Mougeot 2008; Hargitai et al. 2016), které měří odražené množství světla. Z naměřených hodnot (křivek množství odraženého světla) se vypočítávají parametry barvy (hue), sytosti (saturation, chroma) a jasu (brightness), (Montgomerie 2006). Měření probíhá v terénu na zvířatech (Doucet et Montgomerie 2003; Montgomerie 2006) či v laboratoři na vzorcích peří (Doucet et Montgomerie 2003; Siefferman et Hill 2003; Quesada et Senar 2006). Odebírání vzorku peří vyškubnutím přináší ptákům stres. Ve studii Quesada et Senar (2006) byl tento způsob použit pro případné opakování analýzy či pro jiné studie. Zároveň zde uvádí, že při dodržení minimální vrstvy peří 10-15 per na jednu kupku, by neměl být signifikantní rozdíl mezi hodnotami z terénu a laboratoře. Častěji, než melaninové ornamenty se touto metodou měří ornamenty karotenoidní. Další postup měření je zaznamenán v kapitole 5.2.1.

## 5. Vlastní práce

Tato kapitola se zabývá analýzou exprese melaninového ornamentu (břišní pruh) samců sýkory koňadry v závislosti na kondici jedince a testuje, zda plocha melaninového břišního pruhu souvisí s kondičními parametry samců sýkory koňadry (poměr hmotnosti a délky tarsu, tzv. bodymass index; délka tarsu, počátek hnízdění, rok). Parametr standardizované hmotnosti byl vybrán z důvodu, že může ukazovat aktuální kondici jedince (Galván et Alonso-Alvarez 2008; Norris 1990a). Taktéž dlouhodobá kondice se může projevat v délce tarsu (Galván et Alonso-Alvarez 2008). Počátek hnízdění by mohl naznačit, jak jsou rodiče kondičně zdraví podle dřívější doby snesení prvního vejce (Vergara et Fargallo 2011).

### 5.1 Modelový druh

Sýkora koňadra je naší nejpočetnější sýkorou. Řadí se do řádu pěvci (*Passeriformes*) a čeledi sýkorovití (*Paridae*), (Šťastný et al. 1999). Je stálým druhem s palearktickým rozšířením (Šťastný et Hudec 2011). Upřednostňuje stanoviště s listnatými lesy, zahradami a parky. Často využívá uměle vytvořených budek a krmítek. Samci jsou teritoriální (Norris 1990a, b) a monogamní (Norris 1990b; Šťastný et Hudec 2011). V hnízdním období (duben až červenec) mívají dvě snůšky (Šťastný et Hudec 2011), každou v době 12 až 15 dnů (Šťastný et al. 1999). Ve snůšce bývá přibližně 7 až 12 vajec (Šťastný et al. 1999). O potravu (např. hmyz, semena, rostlinné plody) pro mláďata se starají oba rodiče (Šťastný et Hudec 2011). Mláďata jsou schopna vzletu mezi 15. až 21. dnem. Přepeřování probíhá od července do září (Šťastný et Hudec 2011). Sýkora je pohlavně dichromatickým druhem, neboť samci jsou většinou výrazněji žlutě zbarveni (karotenoidní ornament) z břišní strany (Hörak 2001; Ferns et Hinsley 2008) a uprostřed ní mívají větší melaninový černý břišní pruh, než samice (Norris 1990a, b; Šťastný et Hudec 2011). Strukturálním ornamentem je zbarvena černá lesklá hlava, modrošedá křídla a ocasní pera (Šťastný et Hudec 2011). Samice upřednostňují samce s větším melaninovým ornamentem (Norris 1990a, b). Ovšem, jejich výběr záleží i na dalších znacích: výrazu zbarvení žluté karotenoidní náprsenky či lesku černého strukturálního ornamentu (Hegyi et al. 2007).

## 5.2 Metodika

Terénní práce probíhala na lokalitách Čimický a Ďáblický háj v Praze mezi lety 2011 až 2013, vždy na jaře (viz přílohy č. 1 a č. 2). Nejprve byl pozorován počátek hnízdění sýkor koňader, které hnízdily na stromech v pravidelně rozmístěných budkách přibližně 50 m od sebe a ve výšce 3 m. Na místě výskytu sýkor rostou převážně listnaté stromy, kde převažuje dub (*Quercus sp.*), lípa (*Tilia sp.*) a habr obecný (*Carpinus betulus*). Z jehličnatých stromů se zde vyskytuje borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a modřín opadavý (*Larix decidua*).

Jednotlivé hnízdící páry v označených budkách byly pravidelně sledovány, aby se zaznamenal den snesení prvního vejce (počátek hnízdění). Po vylíhnutí mládřat byli samci, v době krmení mládřat, odchyceni do nainstalovaných ornitologických sítí (n=79). Následně byla zjištěna jejich hmotnost digitální vahou Pesola PPS200 (d=0,02 g), změřena délka levého tarsu digitálním posuvným měřítkem Kinex Type 6040.2 (přesnost 0,01 mm) a byly standardně odebrány vzorky peří melaninového ornamentu z černého břišního pruhu. Poté byly pořízeny pomocí scanneru Epson Perfection V30 standardní digitální fotografie s přiloženými barevnými standardy a měřítkem, kde byl samec držěn v natažené poloze za nohy a za zobák (obr. č. 4). Poté byli všichni jedinci označeni hliníkovými kroužky (NM Praha) a vypuštěni. Následná analýza melaninového ornamentu byla provedena v laboratoři.

### 5.2.1 Analýza melaninového peří

Plocha melaninového břišního pruhu byla analyzována z pořízených fotografií pomocí programu Adobe Photoshop CS3 verze 10.0.1. Po načtení fotografie do programu bylo potřebné provést standardizaci měřítka, při které se pravítko přiblížilo až na viditelnost jednotlivých pixelů. Byly označeny pixely v délce 1 cm a zaznamenal se jejich počet. Poté se nastavilo měřítko, kdy 1 cm znamenal zjištěný počet pixelů. Toto stejné měřítko se mohlo použít i u následujících fotografií, pokud souhlasil počet pixelů na 1 cm. K určení plochy břišního pruhu byly vytvořeny dvě linie, každá o délce 5 cm a tloušťce 5 pixelů. Vzniklé linie byly umístěny kolmo na sebe. Vodorovná linie byla na úrovni ramen jedince a svislá podél břišního pruhu. Pomocí nástroje Lasso Tool se vytvořil polygon břišního proužku, tzn. že se označil tvar břišního pruhu od vodorovné linie



maximálně ke konci svislé linie. Zaznamenáním měření došlo, pomocí funkce Record Measurements, k výpočtu obsahu břišního pruhu (Svobodová et al. 2013).

Barva (reflektance) melaninového břišního pruhu byla analyzována spektrometrem Avantes AvaSpec 2048 propojeným se softwarem AvaSoft 7.7 verze 10.3.0.250. Nastavil se režim S, načel se černý standard a byla vypnutá lampa, sonda se namířila do tmy. Zapla se lampa. Poté se naměřil bílý standard. Po uložení obou standardů se nastavil režim T (transmittance). Měřená veličina se nazývá reflektance (R, což je procento odraženého světla, veličina opačná k absorbanci). Spektrometr měřil transmitované, nebo-li množství odraženého světla v rozsahu vlnových délek od 300 do 700 nm (námi nastavených), (Quesada et Senar 2006). Každý vzorek peří měl na laboratorním sklíčku naskládanou kupku 15., černým klínem připevněných, černých břišních per (Quesada et Senar 2006). Pera byla urovnána tak, aby byla přes sebe a neodstávala. Při měření byl vzorek položen na černém podkladu. Sonda se zaměřila pokaždé stejným způsobem (pod úhlem 45 °) na horní část per. Každý vzorek bylo třeba naměřit 4 krát, přičemž se vždy znovu přeskládala ta samá pera opět na sebe, ale v jiném pořadí, aby nedošlo k chybnému měření (Quesada et Senar 2006; J. Eliáš 2015).

Z naměřených transmitancí vlnových délek byly vyhodnoceny parametry barevným systémem HSB. Parametr barvy H (hue) určoval střední vlnovou délku mezi minimální a maximální hodnotou reflektance  $\lambda_{Rmid}=[R_{max}+R_{min}]/2$  (Mougeot 2008; Johnsen et al. 2003). Parametr sytosti S (saturace, chroma) znamenal  $(R_{max}-R_{min})/R_{average}$ , kde UV chroma vyjadřovala UV oblast světelného spektra 300-400 nm a Vchroma 400-700 nm určovala viditelné světlo lidským okem (Montgomerie 2006). Parametr jasu B (brightness; B1, B2) byl vyjádřen jako suma  $R_{300}-R_{700}$  (průměr sumy reflektancí; Montgomerie 2006; Dunn et al. 2010).

### 5.2.2 Statistické vyhodnocení

Všechny analýzy byly provedeny v programu R 3.2.2 (R Development Core Team 2015). Nejprve se vypočítala opakovatelnost ze spektrometrického měření dle metody ze studie Lessells et Boag (1987), aby se ověřila správnost měření spektrometrem. Porovnávala se dvě měření na 20 jedincích.

Následně byl testován vztah mezi plochou melaninového břišního pruhu a kondičními ukazateli pomocí lineárních modelů (LM), který předpokládá normální rozdělení závislé proměnné. Normální rozdělení plochy melaninového pruhu bylo

testováno Shapiro-Wilk testem ( $n=79$ ,  $W=0.9762$ ,  $p=0.146$ ). Vysvětlujícími proměnnými v modelu byla délka tarsu, standardizovaná hmotnost, rok a počátek hnízdění (tab. č. 1 a č. 2). Počátek hnízdění byl zadáván v pořadových číslech podle dne a měsíce snesení prvního vejce, např. číslem 1 bylo označeno datum 30.3. a číslem 34 datum 2.5., více dní mělo stejné pořadní číslo. Pořadní číslo měly i dny, ve kterých nebylo sneseno první vejce, ale do tabulky nebyly zapsány. Korelace mezi vysvětlovanými proměnnými se vypočítaly pomocí Spearmanova korelačního koeficientu. Signifikance jednotlivých proměnných byla testována pomocí delečních testů (Crawley 2007). Z plného modelu, ve kterém byly zahrnuty všechny vysvětlující proměnné a jejich dvojné interakce, byly postupně odstraňovány nesignifikantní proměnné ( $p>0,05$ ). To znamená, že každý následující model se zjednodušil o jednu vysvětlující proměnnou. Tímto způsobem došlo ke stanovení minimálního adekvátního modelu (MAM), tj. model pouze se signifikantními proměnnými.

### 5.3 Výsledky práce a diskuze

Výsledná vypočtená opakovatelnost sytosti barvy melaninového břišního peří ze spektrometrického měření byla velice nízká ( $n=20$ ,  $r=0.279$ ,  $p>0.05$ ), proto tato hodnota nebyla použita do následného statistického vyhodnocení kondiční závislosti melaninového břišního pruhu. Příčinou mohl být nedostatečný počet per skládaných na sebe. U melaninových ornamentů se většinou měří plocha (např. Figuerola et al. 1999; Bortolotti et al. 2006; Galván et Alonso-Alvarez 2008; Dunn et al. 2010). Ale naše měření odpovídalo metodice, podle které se měří karotenoidní ornament u sýkory koňadry (Quesada et Senar 2006). Ve studii Hargitai et al. (2016) vyšla naopak opakovatelnost spektrometrického měření břišního pruhu u sýkor koňader vysoká (UV chroma  $r>0.76$ , jas  $r>0.73$ ). Ve studii Fitze et Richner (2002) u sýkor koňader měření melaninového ornamentu také prokázalo dobrou opakovatelnost ( $n=22$ ,  $r=0.99$ ,  $p<0.001$ ). Barvu však nevyhodnotili spektrometrickým přístrojem, ale z digitální fotografie pomocí NIH Image programu. Nebyly zjištěny korelace mezi délkou tarsu a standardizovanou hmotností ( $n=79$ ,  $r=-0.09$ ,  $p=0.4059$ ), proto oba znaky byly použity do LM modelu. Pomocí lineárního modelu bylo zjištěno, že žádná z vysvětlujících proměnných signifikantně nesouvisela s plochou melaninového pruhu (tab. č. 2). Dokonce ani parametr délky tarsu, který udává dlouhodobou kondici nebyl signifikantní. Tato studie tedy neprokázala pozitivní

závislost melaninového břišního ornamentu samců s kondicí. Např. ve studii Galván et Alonso-Alvarez (2008) pozitivně závisela velikost pruhu mládřat sýkor koňader na tělesné hmotnosti. Testováním jiných parametrů by se mohla případně prokázat kondiční závislost, např. testováním věku (viz níže Hegyi et al. 2007), reprodukčním úspěchem či péče o mládřata (Norris 1990a, b). Kondice a zdraví jedince se mohou vyjádřit i hematologickými parametry (Figuerola et al. 1999), které mohou odrážet stres jedince, například hladinou leukocytů v krvi (Vinkler et Albrecht 2010). Sýkora koňadra disponuje i jinými ornamenty, např. karotenoidními (Senar et al. 2003; Hegyi et al. 2007; Peters et al. 2007, 2011) či strukturálními (lesklá hlava; Hegyi et al. 2007), které mohou lépe odrážet kondici. Karotenoidní ornament může být spolehlivějším ukazatelem kondice, jelikož ptáci si karotenoidy nedokážou syntetizovat a musí je přijmout pouze v potravě (Fitze et al. 2003). Tudíž jedinci, kteří si dokážou udržet karotenoidní ornament i přes limitující dostupnost karotenoidů v potravě, mohou být v lepší kondici (Fitze et al. 2003). Taktéž studie Senar et al. (2003) u sýkor koňader, nezjistila kondiční závislost melaninového ornamentu břišního pruhu, kde byla kondice vyjádřena jako poměr růstu per. Ale prokázala se významná korelace karotenoidní náprsenky s kondicí. Obecně různý základ zbarvení může sloužit různým funkcím. Ovšem, studie Hegyi et al. (2007) prokázala, že věk měl vliv na vyjádření břišního pruhu, tím že pro starší ptáky vykazoval větší rozměry, než pro ty mladší. Také melaninové skvrny na peří datla zlatého (*Colaptes auratus*) se s věkem zvětšovaly a barva tmavla (Wiebe et Vitousek 2015).

Studie McGraw et al. (2003) uvádí, že karotenoidní pigmentace je ukazatelem nutriční kondice v období samčího pelichání a melaninová pigmentace je ukazatelem sociálního postavení (dominance). Snížit velikost melaninového ornamentu by mohli ektoparazité, jak uvádí studie Fitze et Richner (2002) nebo oxidativní stres u mládřat (Galván et Alonso-Alvarez 2008). V sociální sféře může mít větší melaninový ornament výhodu při sexuálním výběru, kde jsou právě tyto samci samicemi upřednostňováni (Norris 1990a). Takoví samci mohou zároveň vykazovat vyšší kvalitu péče o mládřata (Norris 1990b).

Tab. č. 1 Variabilita sledovaných znaků sýkory koňadry,  $n=79$ , pro jednotlivé roky:  $n_{2011}=27$ ,  $n_{2012}=32$ ,  $n_{2013}=20$

Proměnná	SD	SE	průměr	min	max
Plocha pruhu (mm <sup>2</sup> )	0.80	0.09	5.81	3.99	8.14
Standardizovaná hmotnost	0.05	0.01	0.76	0.58	0.86
Délka tarsu (mm)	0.71	0.08	22.77	20.47	23.97
Počátek hnízdění	7.69	0.86	16.33	1.00	34.00

Tab. č. 2 Výsledky lineárního modelu pro plochu černého pruhu,  $n=79$ , pro jednotlivé roky:  $n_{2011}=27$ ,  $n_{2012}=32$ ,  $n_{2013}=20$ ,  $\Delta df=1$

Proměnná	F	p
Délka tarsu	0.42	0.52
Standardizovaná hmotnost	1.94	0.17
Rok	0.01	1.00
Počátek hnízdění	2.11	0.15
Standardizovaná hmotnost:rok	1.20	0.31
Délka tarsu:rok	0.89	0.41
Počátek hnízdění:rok	0.16	0.86

## 6. Závěr

Hlavním cílem této práce bylo podání informací o melaninových ornamentech a jejich vtažem k individuální kondici ptáků. Výsledky mnoha studií ukázaly, že melaninově založené ornamente nejsou závislé na kondici a jejich vliv na jedince by měl spočívat spíše na genetické stránce, tj. dědičnosti. Jenže se objevily i takové studie, které prokazovaly opak. Uvádí se, že melaninové ornamente by mohly být potenciálními kondičně závislými signály u všech druhů. Byly nalezeny druhy, které neměly karotenoidní ornamente a jejich melaninové ornamente by mohly být známkou kondiční závislosti. Celkově karotenoidní ornamente podávají lepší informaci o kvalitě kondice. Ovšem, některé studie uváděly, že různě pocházející ornamente by mohly podávat podobné informace o kondici či kvalitě ptačího jedince. Několik ornamentů by se také mohlo spojovat mezi sebou, a tím zvyšovat vyjádření jednoho znaku při snížení kvality druhého ornamentu. Z mé literární rešerše vyplývá, že melaninové ornamente mohou být dobrými ukazateli kondice a zdraví jedince. Melaninové ornamente mohou souviset s kondicí i u druhů, které také vytváří karotenoidní ornament. Rozdíl v korelování znaků s barvou nebo velikostí ornamentu nebyl příliš velký, ačkoli by bylo lepší vždy testovat oba tyto parametry.

Praktická část této práce testovala, zda velikost plochy černého melaninového břišního pruhu samců sýkory koňadry souvisí s jejich kondicí. Kondice byla vyjádřena délkou tarsu, standardizovanou hmotností a počátkem hnízdění. Ale nebyla prokázána závislost mezi velikostí zkoumaného ornamentu a kondicí těchto ptačích jedinců. Nicméně toto zjištění by se mělo prověřit dalším testováním, neboť kondice a zdraví jedince se může vyjadřovat pomocí jiných parametrů, např. pomocí růstových proužků, hematologických parametrů: H/L či relativními počty imaturních erytrocytů.

## 7. Přehled literatury a použitých zdrojů

- **AGUILERA E., et AMAT J. A., 2007:** Carotenoids, immune response and the expression of sexual ornaments in male greenfinches (*Carduelis chloris*). *Naturwissenschaften* 94: 895-902.
- **ALONSO-ALVAREZ C., BERTRAND S., DEVEVEY G., GAILLARD M., PROST J., FAIVRE B. et SORCI G., 2004:** An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *The American Naturalist* 164: 651-659.
- **BADYAEV A. V. et HILL G. E., 2000:** Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 153-172.
- **BAETA R., FAIVRE B., MONTREUIL S., GAILLARD M. et MOREAU J., 2008:** Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird (*Turdus merula*). *Proceedings of the Royal Society* 275: 427-434.
- **BORTOLOTTI G. R., BLAS J., NEGRO J. J. et TELLA J. L., 2006:** A complex plumage pattern as an honest social signal. *Animal Behaviour* 72: 423-430.
- **BORTOLOTTI G. R., NEGRO J. J., TELLA J. L., MARCHANT T. A. et BIRD D. M., 1996:** Sexual dichromatism in birds independent of diet, parasites and anrogens. *Proceedings of the Royal Society* 263: 1171-1176.
- **BROMMER J. E., AHOLA K. et KARSTINEN T. 2005:** The colour of fitness: plumage coloration and lifetime reproductive success in the taen owl. *Proceedings of the Royal Society* 272: 935-940.
- **BUCHHOLZ R., DUKES M. D. J., HECHT S. et FINDLEY A. M., 2004:** Investigating the turkey's "snood" as a morphological marker of heritable disease resistance. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 121: 176-185.
- **CANDOLIN U., 1999:** The relationship between signal quality and physical condition: is sexual signalling honest in the three-spined stickleback? *Animal Behaviour* 58: 1261-1267.

- **CICHOREK M., WACHULSKA M., STASIEWICZ A. et TYMIŃSKA A., 2013:** Skin melanocytes: biology and development. *Postepy Dermatologii Alergologii* XXX, 1: 30-41.
- **CRAWLEY M., 2007:** *The R Book*. Wiley, England, 946 s.
- **CUTTHILL I. C., 2006:** Colour perception. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 3-41.
- **DALE J., 2006:** Intraspecific variation in coloration. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J.[eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 36-87.
- **DAUWE T. et EENS M., 2008:** Melanin- and carotenoid-depend signals of great tits (*Parus major*) relate differently to metal pollution. *Naturwissenschaften* 95: 969-973.
- **DOUCET S. M. et MONTGOMERIE R., 2003:** Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* 14 No. 4: 503-509.
- **DUCREST A.-L., KELLER L. et ROULIN A., 2008:** Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* 23 No. 9: 502-510.
- **DUNN P. O., WHITTINGHAM L. A., FREEMAN-GALLANT C. R. et DECOSTE J., 2008:** Geographic variation in the function of ornaments in the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Journal of Avian Biology* 39: 66-72.
- **DUNN P. O., GARVIN J. C., WHITTINGHAM L. A., FREEMAN-GALLANT C. R. et HASSELQUIST D., 2010:** Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two population of the common yellowthroat. *Functional Ecology* 24: 149-158.
- **EATON M. D., 2005:** Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually „monochromatic“ birds. *Proceedings of the National Acadademy of Science USA* 102: 10942-10946.

- **EEVA T., LEHIKONEN E. et RÖNKÄ M., 1998:** Air pollution fades the plumage of the great tit. *Functional Ecology* 12: 607-612.
- **EVANS M. R., GOLDSMITH A. R. et NORRIS S. R. A., 2000:** The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156-163.
- **FAIVRE B., PRÉAULT M., SALVADORI F., THÉRY M., GAILLARD M. et CÉZILLY F., 2003:** Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour* 65: 1125-1131.
- **FERNS P. N. et HINSLEY S. A., 2008:** Carotenoid plumage hue and chroma signal different aspects of individual and habitat quality in tits. *Ibis* 150: 152-159.
- **FIGUEROLA J. et SENAR J. C., 2000:** Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the great tit (*Parus major*). *Ibis* 142: 482-484.
- **FIGUEROLA J., DOMENECH J. et SENAR J. C., 2003:** Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, (*Serinus serinus*): an experimental study. *Animal Behaviour* 65: 551-557.
- **FIGUEROLA J., MUNOZ E., GUTIERREZ R. et FERRER D., 1999:** Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, *Emberiza circlus*. *Functional Ecology* 13: 594-601.
- **FITZE P. S. et RICHNER H., 2002:** Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13 No. 3: 401-407.
- **FITZE P. S., KÖLLIKER M. et RICHNER H., 2003:** Effects of common origin and environment on nestling plumage coloration in the great tit (*Parus major*). *Evolution* 57 (1): 144-150.
- **GALVÁN I. et ALONSO-ALVAREZ C., 2008:** An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *Plos One* 3: 1-7.
- **GALVÁN I. et ALONSO-ALVAREZ C., 2009:** The expression of melanin-based plumage is separately modulated by exogenous oxidative stress and a melanocortin. *Proceeding of the Royal Society* 276: 3089-3097.



- **GALVÁN I., BIJLSMA R. G., NEGRO J. J., JARÉN M. et GARRIDO-FERNÁNDEZ J., 2010:** Environmental constraints for plumage melanization in the northern goshawk (*Accipiter gentilis*). *Journal of Avian Biology* 41: 523-531.
- **GANGOSO L., GRANDE J. M., DUCREST A. L., FIGUEROLA J., BORTOLOTTI G. R., ANDRÉS J. A. et ROULIN A., 2011:** MC1R-dependent, melanin-based colour polymorphism is associated with cell-mediated response in the Eleonora's falcon. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2055-2063.
- **GLADBACH A., GLADBACH D. J. et QUILLFELDT P., 2011:** Male achromatic wing colouration is related to body condition and female reproductive investment in a dichromatic species, the upland goose. *Journal of Ethology* 29: 243-249.
- **GRIFFITH S. C., 2000:** A trade-off between reproduction and a condition-dependent sexually selected ornament in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Proceeding of the Royal Society of London B* 267: 1115-1119.
- **GRIFFITH S. C., PARKER T. H. et OLSON V. A., 2006:** Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71: 749-763.
- **GUINDRE-PARKER S. et LOVE O. P., 2014:** Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *Journal of Avian Biology* 45: 29-33.
- **GUINDRE-PARKER S., GILCHRIST H. G., BALDO S. et LOVE O. P., 2013:** Alula size signals male condition and predicts reproductive performance in an Arctic-breeding passerine. *Journal of Avian Biology* 44: 209-215.
- **HARGITAI R., NAGY G., HERÉNYI M., NYIRI Z., LACZI M., HEGYI G., EKE Z. et TÖRÖK J., 2016:** Darker eggshell spotting indicates lower yolk antioxidant level and poorer female quality in the Eurasian great tit (*Parus major*). *The Auk: Ornithological Advances* 133: 131-146.
- **HEGYI G., SZIGETI B., TÖRÖK J. et EENS M., 2007:** Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits (*Parus major*). *Journal of Avian Biology* 38: 698-708.

- **HILL G. E., 2006:** Female mate choice for ornamental coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge: 137-201.
- **HILL G. R. et BRAWNER R. W., 1998:** Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidian infection. Proceedings of the Royal Society of London 265: 1105-1109.
- **HILL G. E., HOOD W. R. et HUGGINS K., 2009:** A multifactorial test of the effects of carotenoid access, food intake and parasite load on the production of ornamental feathers and bill coloration in American goldfinches. The Journal of Experimental Biology 212:1225-1233.
- **HOGSTAD O. et PEDERSEN H. C., 2007:** Heavy metal load and dominance hierarchy in juvenile willow tits during winter. Environmental Pollution 147: 245-247.
- **HŐRAK P., VELLAU H., OTS I. et MÖLLER A. P., 2000:** Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. Naturwissenschaften 87: 460-464.
- **HŐRAK P., VELLAU H., OTS I., SPOTTISWOODE C. et MÖLLER A. P., 2001:** Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. Oecologia 126: 166-173.
- **HŐRAK P., SILD E., SOOMETTS U., SEPP T. et KILK K., 2010:** Oxidative stress and information content of black and yellow plumage coloration: an experiment with greenfinches. The Journal of Experimental Biology 213: 2225-2233.
- **JACQUIN L., LENOUEVEL P., HAUSSY C., DUCATEZ S. et GASPARINI J., 2011:** Melanin-based coloration is related to parasite intensity and cellular immune response in an urban free living bird: the feral pigeon *Columba livia*. Journal of Avian Biology 42: 11-15.
- **JAGANNADHAM M. V., 1999:** The structure of carotenoids. Correspondence. Tree 14: 236.

- **JÄRVI T., RESKAFT E., BAKKEN M. et ZUMSTEG B., 1987:** Evolution of variation in male secondary sexual characteristics: A test of eight hypotheses applied to pied flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 161-169.
- **JAWOR J. M. et BREITWISCH R., 2003:** Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk: Ornithological Advances* 120: 249-265.
- **JOHNSEN A., DELHEY K., ANDERSSON S. et KEMPENAERS B., 2003:** Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society* 270: 1263-1270.
- **KINGMA S. A., SZENTIRMAI I., SZÉKELY T., BÓKONY, BLEEKER M., LIKER A. et KOMDEUR J., 2008:** Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits (*Remiz pendulinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1277-1288.
- **KRIŠTÍN A., VALERA F., HOI CH. et HOI H., 2007:** Do melanin-based tail patterns predict individual quality and sex in Lesser Grey Shrikes *Lanius minor*? *Journal of Ornithology* 148: 1-8.
- **LESSELLS C. M. et BOAG P. T., 1987:** Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk: Ornithological Advances* 104: 116-121.
- **MARTÍNEZ-PADILLA J., MOUGEOT F., PÉREZ-RODRÍGUEZ et BORTOLOTTI G. R., 2007:** Nematode parasites reduce carotenoid-based signalling in male red grouse. *Biology Letters* 3: 161-164.
- **MCGRAW K. J., 2006a:** Mechanics of carotenoid-based coloration. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution.* Harvard University Press, Cambridge: 177-243.
- **MCGRAW K. J., 2006b:** Mechanics of melanin-based coloration. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution.* Harvard University Press, Cambridge: 243-295.
- **MCGRAW K. J., 2006c:** Mechanics of uncommon colors: Pterins, porphyrins, psittacoflavin. In: Hill G.E. et McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements.* Harvard University Press, Cambridge: 354-399.

- **MCGRAW K. J. et HILL G. E., 2000a:** Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of Royal Society* 267: 1525-1531.
- **MCGRAW K. J. et HILL G. E., 2000b:** Carotenoid-based ornamentation and status signalling in the house finch. *Behavioral Ecology* 11: 520-527.
- **MCGRAW K. J., DALE J. et MACKILLOP E. A., 2003:** Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 116-122.
- **MCGRAW K. J., SAFRAN R. J. et WAKAMATSU K., 2005:** How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology* 19: 816-821.
- **MCGRAW K. J., MACKILLOP E. A., DALE J. et HAUBER M. E., 2002:** Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology* 205: 3747-3755.
- **MØLLER A. P., 1988:** Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*: effects on intrasexual and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 373-378.
- **MONTGOMERIE R., 2006:** Analysing colors. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 90-148.
- **MOUGEOT F., 2008:** Ornamental comb colour predicts T-cell-mediated immunity in male red grouse *lagopus lagopus scoticus*. *Naturwissenschaften* 95: 125-132.
- **MUCK CH. et GOYMANN W., 2011:** Throat patch size and darkness covaries with testosterone in females of a sex-role reversed species. *Behavioral Ecology* 22: 1312-1319.
- **MUNDY N. I., 2006:** Genetic basis of color variation in wild birds. In: HILL G. E. et MCGRAW K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 469-507.

- **NORRIS K. J., 1990a:** Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26, No. 2: 129-138.
- **NORRIS K. J., 1990b:** Female choice and the quality of parental care in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 275-281.
- **OWENS I. P. F., BURKE T. et THOMPSON D. B. A., 1994:** Extraordinary sex roles in the Eurasian dotterel: female mating arenas, female-female competition, and female mate choice. *The American Naturalist* 144 No. 1: 76-100.
- **PAREJO D., SILVA N., DANCHIN É. et AVILÉS J. M., 2011:** Informative content of melanin-based plumage colour in adult Eurasian kestrels. *Journal of Avian Biology* 42: 49-60.
- **PARKER T. H., STANSBERRY B. M., BECKER C. D. et GIPSON P., 2003:** Do melanin- or carotenoid-pigmented plumage ornaments signal condition and predict pairing success in the Kentucky warbler? *The Condor* 105: 663-671.
- **PÉREZ-RODRÍGUEZ L., 2009:** Carotenoids in evolutionary ecology: re-evaluating the antioxidant role. *BioEssays* 31: 1116-1126.
- **PÉREZ-RODRÍGUEZ L. et VIÑUELA J., 2008:** Carotenoid-based bill and eye ring coloration as honest signals of condition: an experimental test in the red-legged partridge (*Alectoris rufa*). *Naturwissenschaften* 95: 821-830.
- **PETERS A., MAGDEBURG S. et DELHEY K., 2011:** The carotenoid conundrum: improved nutrition boosts plasma carotenoid levels but not immune benefits of karotenoid supplementation. *Oecologia* 166: 35-43.
- **PETERS A., DELHEY K., JOHNSEN A. et KEMPENAERSK B., 2007:** The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling blue tits: males and females differ. *The American Naturalist* 169:123-136.
- **PIAULT R., BRINK V. et ROULIN A., 2012:** Condition-dependent expression of melanin-based coloration in the Eurasian kestrel. *Naturwissenschaften* 99: 391-396.

- **PRINCE D. K. et BURLEY N. T., 1994:** Constraints on the evolution of attractive traits: selection in male and female zebra finches. *The American Naturalist* 144 No. 6: 908-934.
- **QUESADA J. et SENAR J. C., 2006:** Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit (*Parus major*). *Journal of Avian Biology* 37: 609-616.
- **ROULIN A., DIJKSTRA C., RIOLS C., et DUCREST A.-L., 2001:** Female- and male-specific signals of quality in the barn owl. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 255-266.
- **ROULIN A., GASPARINI J., BIZE P., RITSCHARD M. et RICHNER H., 2007:** Melanin-based colorations signal strategies to cope with poor and rich environments. *Behavioral Ecology Sociobiology* 62: 507-519.
- **SENAR J. C., FIGUEROLA J. et DOMÈNECH J., 2003:** Plumage coloration and nutritional condition in the great tit (*Parus major*): the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90: 234-237.
- **SENAR J. C., POLO V., URIBE F. et CAMERINO M., 2000:** Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour* 56: 103-110.
- **SIEFFERMAN L. et HILL G. E., 2003:** Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14 No. 6: 855-861.
- **SLAGSVOLD T. et LIFJELD J. T., 1992:** Plumage color is a condition-dependent sexual trait in male pied flycatchers. *Evolution* 46(3): 825-828.
- **SVOBODOVÁ J., GABRIELOVÁ B., SYNEK P., MARIK P., VANĚK T., ALBRECHT et VINKLER M., 2013:** The health signalling of ornamental traits in the grey partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Ornithology* 154: 717-725.
- **ŠŤASTNÝ K. et HUDEC K. [eds], 2010:** Rod *Parus* Linnaeus - Sýkora. In: ŠŤASTNÝ K. & HUDEC K. [eds]: *Fauna ČR. Ptáci díl III/2*. Academia, Praha, 703-713.

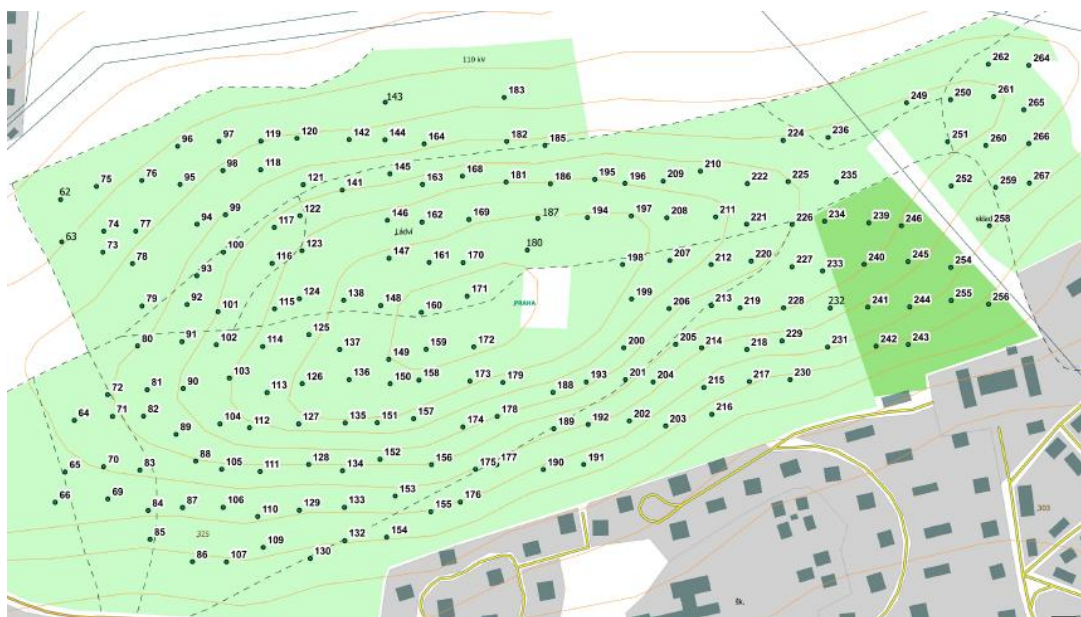
- **ŠŤASTNÝ K., BEJČEK V. et VAŠÁK P., 1999:** Svět zvířat VI. Ptáci (3). Albatros, Praha, 150 s.
- **TAROF S. A., DUNN P. O. et WHITTINGHAM L. A., 2005:** Dual functions of a melanin-based ornament in the common yellowthroat. *Proceedings of the Royal Society* 272: 1121-1127.
- **VERGARA P. et FARGALLO J. A., 2011:** Multiple coloured ornaments in male common kestrels: different mechanisms to convey quality. *Naturwissenschaften* 98: 289-298.
- **VINKLER M. et ALBRECHT T., 2010:** Carotenoid maintenance handicap and the physiology of carotenoid-based signalisation of health. *Naturwissenschaften* 97: 19-28.
- **VOTÝPKA J., ŠIMEK J., TRYJANOWSKI P., 2003:** Blood parasites, reproduction and sexual election in the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Annales Zoologici Fennici* 40:431-439.
- **WIEBE K. L. et VITOUSEK M. N., 2015:** Melanin plumage ornaments in both sexes of Northern Flicker are associated with body condition and predict reproductive output independent of age. *The Auk: Ornithological Advances* 132: 507-517.

#### **Internetové zdroje**

- **R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015:** R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, online: <http://www.Rproject.org>, cit. 5.2.2016.

## 8. Přílohy

*Příloha č. 1 Plán rozmístění budek v Čimickém háji (Praha-Kobylisy; J. Svobodová).*

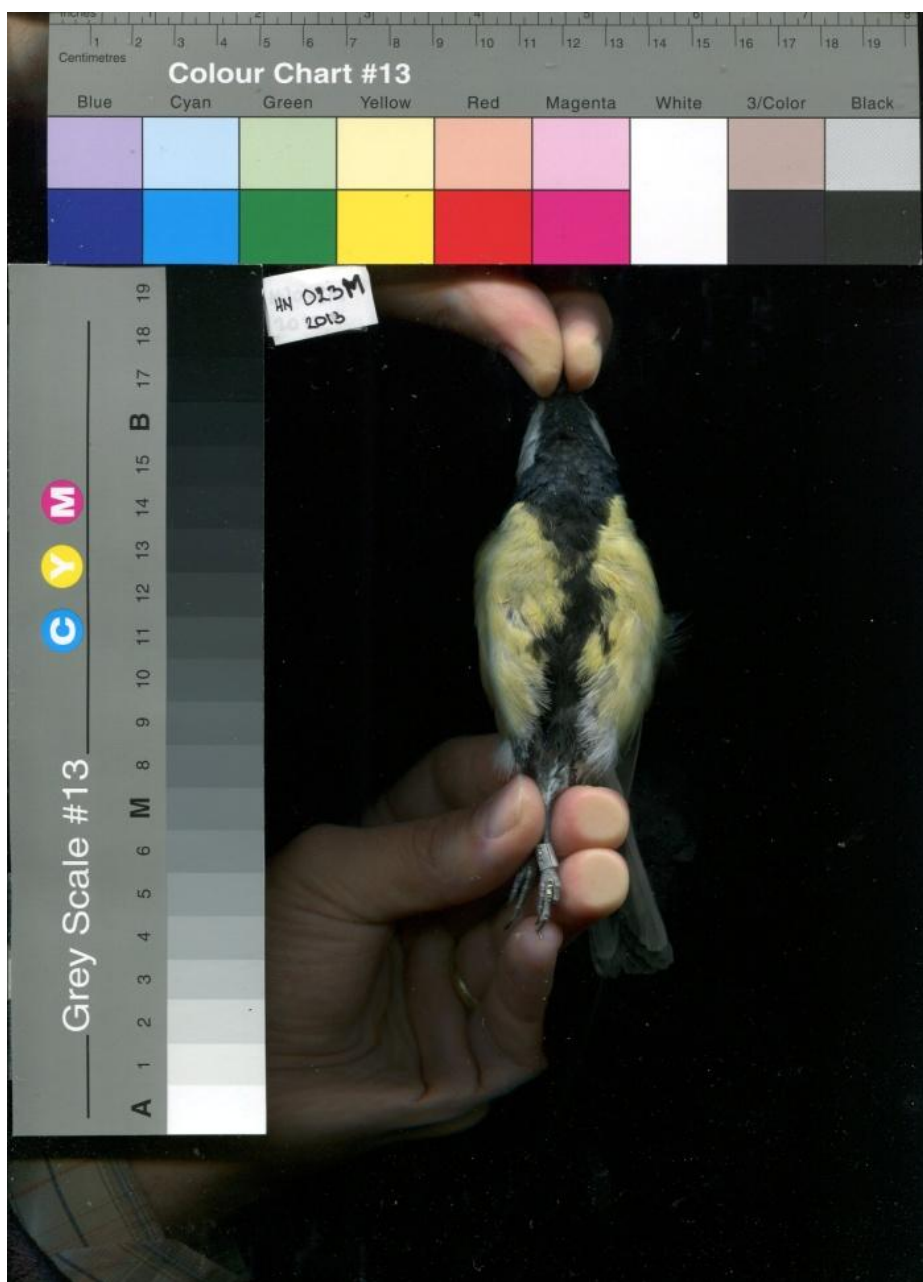


*Příloha č. 2 Plán rozmístění budek v Ďáblickém háji (Praha, Kobylisy; J. Svobodová).*





Obr. č. 4 Úchop jedince pro pořizování dokumentace (J. Svobodová).



Tab. č. 3 Režeršní tabulka vztahu mezi melaninovými ornamenty a kondicí ptáků.

Autor	druh	řád	ne/krmivý	karotenoidní ornament	melaninový ornament-parametr	vliv	vliv/korelace (+;-;0)
Bortolotti et al. 2006	<i>Alectoris rufa</i>	<i>Galliformes</i>	nekrmivý	ano (oči, zobák)	břišní skvrna-velikost	heterofil k poměru lymfocytů	ano/+
Brommer et al. 2005	<i>Strix aluco</i>	<i>Strigiformes</i>	krmivý	ne	tělo-barva (tmavost)	plození ve střední délce života	ano/+
Dunn et al. 2008	<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	obličejová maska-velikost	přežití, tělesná hmotnost	ano/+
Dunn et al. 2010	<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	obličejová maska-velikost	humorální imunita (množství imunoglobulinu G), tělesná hmotnost, reprodukční úspěch	ano/+
Evans et al. 2000	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	hrdlo-velikost	postavení v populaci (dominance, agresivita)	ano/+
Figuerola et al. 1999	<i>Emberiza cirrus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	hrdlo-velikost	množství leukocytů v krvi, krevní parazité ( <i>Plasmodium relictum</i> , <i>Leucocytozoon cambournaci</i> )	ne/0
					náprsenkový pruh-velikost	množství leukocytů v krvi, krevní parazité ( <i>Plasmodium relictum</i> , <i>Leucocytozoon cambournaci</i> )	ano/+
Fitze et Richner 2002	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	ektoparazitě-blecha slepičí ( <i>Ceratophyllus gellinae</i> )	ano/-
					břišní pruh-barva	ektoparazitě-blecha slepičí ( <i>Ceratophyllus gellinae</i> )	ne/0
Galván et Alonso-Alvarez 2008	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	tělesná hmotnost mláďat, oxidativní stres (antioxidant)	ano/+
Galván et al. 2010	<i>Accipiter gentilis</i>	<i>Falconiformes</i>	krmivý	ano (nohy)	zadek-velikost	tělesná kondice	ano/+
Gangoso et al. 2011	<i>Falco eleonora</i>	<i>Falconiformes</i>	krmivý	ne	tělo-barva	pleiotropní gen MCR1 (protizánětlivá imunitní odpověď)	ano/+
Gladbach et al. 2011	<i>Chloephaga picta</i>	<i>Anseriformes</i>	nekrmivý	ano (nohy)	zrcátko-barva (tmavost)	tělesná kondice	ano/+
Griffith 2000	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	hrdlo-velikost	přežití	ano/+
Guindre-Parker 2013	<i>Plectrophenax nivalis</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	alula (křídélko) skvrna-velikost	humorální imunita (hladina IgY plazmy), tělesná velikost	ano/+
Guindre-Parker et Love 2014 ex. Freeman-Gallant et al. 2009	<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	obličejová maska-velikost	přežití, tělesná hmotnost	ano/+
Hegyí et al. 2007	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	nutriční kondice (rychlost růstu ocasních per), tělesná hmotnost, tělesná kondice	ne/0
					břišní pruh-velikost	věk	ano/+
					břišní pruh-barva (odraznost)	tělesná hmotnost (BMI), tělesná kondice	ne/0
Hill et Brawner 1998	<i>Carpodacus mexicanus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	ocasní pruhy-velikost	střevní kokcidie ( <i>M. gallicepticum</i> )	ne/0
Hill et al. 2009	<i>Carduelis tristis</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	hlava-velikost	karotenoidy v potravě	ne/0
Hörak et al. 2010	<i>Carduelis chloris</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	ocasní cíp-barva (odraznost)	oxidační stav	ano/-
Jacquin et al. 2011	<i>Columba livia</i>	<i>Columbiformes</i>	krmivý	ne	tělo-barva	krevní endoparazitě ( <i>Haemoproteus sp.</i> , <i>Plasmodium sp.</i> , <i>Leucocytozoon sp.</i> )	ano/-
					tělo-barva	imunitní odpověď fytohemaglutininu (PHA)	ano/+
Järvi et al. 1987	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	tělo-barva (tmavost)	tělesná hmotnost mláďat, věk, tělesná velikost, tělesná kondice, obhajoba a kvalita teritoria, reprodukční úspěch	ano/+
Kingma et al. 2008	<i>Remiz pendulinus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	obličejová maska-velikost	věk, tělesná kondice, reprodukční úspěch	ano/+
					obličejová maska-velikost	mezisamčí agrese, dominance v konkurenčním setkání	ne/0
Křištín et al. 2007	<i>Lanius minor</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	ocasní skvrny (nejvzdál. per)-velikost	sexuální rozlišování	ano/+
McGraw et Hill 2000a	<i>Carduelis tristis</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	hlava (čepice)-velikost	střevní endoparazitě ( <i>Isospora sp.</i> )	ne/0
					hlava (čepice)-barva (jas)	střevní endoparazitě ( <i>Isospora sp.</i> )	ne/0
McGraw et al. 2002	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	hrdlo-velikost	potravní stres během línání	ne/0
					hrdlo-barva (výraz)	potravní stres během línání	ne/0
	<i>Molothrus ater</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	hnědá hlava-velikost	potravní stres během línání	ne/0
					hnědá hlava-barva	potravní stres během línání	ne/0

Pokračování: Tab. č. 3 Rešeršní tabulka vztahu mezi melaninovými ornamenty a kondicí ptáků.

Autor	druh	řád	ne/krmivý	karotenoidní ornament	melaninový ornament-parametr	vliv	vliv/korelace (+;-;0)
Muck et Goymann 2011	<i>Turnix suscitator</i>	<i>Charadriiformes</i>	nekrmivý	ne	hrdlo-velikost	tělesná kondice	ano/+
					hrdlo-barva (výraz)	tělesná kondice	ano/+
Norris 1990a	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	reprodukční úspěšnost, tělesná hmotnost mlád'at, péče o mlád'ata	ano/+
Norris 1990b	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	pohlavní výběr samic, péče o mlád'ata	ano/+
					břišní pruh-velikost	kvalita teritoria	ne/0
Owens et al. 1994	<i>Charadrius morinellus</i>	<i>Charadriiformes</i>	nekrmivý	ne	tělo-barva (jas)	reprodukční úspěšnost, pohlavní výběr samice, tělesná kondice	ano/+
Parejo et al. 2011	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falconiformes</i>	krmivý	ano	hnědá hlava-barva (jas)	tělesná kondice, přirozená imunita, doba kladení	ano/+
					zadek (černé části)-barva (jas)	tělesná kondice, přirozená imunita	ano/+
					šedivý zadek-barva (jas)	přirozená imunita	ano/+
Parker et al. 2003	<i>Oporornis formosus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	obličejová maska-velikost	tělesná kondice, reprodukční úspěch, pohlavní výběr samic	ano/+
					korunka-velikost	tělesná kondice, reprodukční úspěch, pohlavní výběr samic	ano/+
Piault et al. 2012	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falconiformes</i>	krminý	ano	ocasní pruhy-velikost	tělesná kondice	ano/+
Price et Burley 1994	<i>Taeniopygia guttata</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	náprsenkový pruh-velikost	první hnízdění, rychlost rozmnožování	ne/0
					lícní skvrna-velikost	první hnízdění, rychlost rozmnožování	ne/0
					boční skvrna-velikost	první hnízdění, rychlost rozmnožování	ne/0
					náprsenkový pruh-velikost	přežití	ano/+
					lícní skvrna-velikost	přežití	ano/+
					boční skvrna-velikost	přežití	ano/+
Senar et al. 2000	<i>Carduelis spinus</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	bryndáček-velikost	rychlost metabolismu	ne/0
					bryndáček-velikost	tělesná hmotnost, dominance	ano/+
Senar et al. 2003	<i>Parus major</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	břišní pruh-velikost	nutriční kondice (rychlost růstu ocasních per)	ne/0
Siefferman et Hill 2003	<i>Sialia sialis</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	kaštanová náprsenková skvrna (eu/feomelanin)-velikost	péče o mlád'ata, reprodukční úspěch, dřívější hnízdění	ano/+
					kaštanová náprsenková skvrna (eu/feomelanin)-barva (jas)	péče o mlád'ata, reprodukční úspěch, dřívější hnízdění	ano/+
Slagsvold et Lifjeld 1992	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	tělo-barva	tělesná hmotnost mlád'at	ano/+
Tarof et al. 2005	<i>Geothlypis trichas</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ano	obličejová maska-velikost	obhajoba teritoria, dominance, potravy, pohlavní výběr samic	ano/+
					obličejová maska-velikost	tělesná hmotnost, tělesná kondice, délka tarsu, délka ocasu	ne/0
Vergara et Fargallo 2011	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falconiformes</i>	krmivý	ano	hlava-barva	tělesná kondice, tělesná hmotnost	ne/0
					záda-barva	tělesná kondice, tělesná hmotnost	ne/0
					zadek-barva	tělesná kondice, tělesná hmotnost	ano/+
					šedivá ocasní pera-barva	tělesná kondice, tělesná hmotnost	ne/0
					šedivá ocasní pera-barva	doba kladení	ano/+
Votýpka et al. 2003	<i>Lanius collurio</i>	<i>Passeriformes</i>	krmivý	ne	skvrny rýdovacích per-velikost	krvní parazité ( <i>Haemoproteus sp.</i> , <i>Plasmodium sp.</i> )	ano/+