

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie

Melaninové ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální kondici

Bakalářská práce

Autor práce: Antonín Straka

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

2016

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Antonín Straka

Územní technická a správní služba

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 & McGraw 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 ovlivněna environmentálními podmínkami (Fitze & Richner 2002, McGraw et al. 2003), a proto může dobře signalizovat individuální kondici (Griffith et al. 2006, Gangoso et al. 2011, Jacquin et al. 2011). Jelikož funkce ornamentů se může lišit nejen u různých druhů, ale i mezi populacemi (Griffith et al. 2006, Dunn et al. 2010), otázka vztahu melaninových ornamentů k individuální kondici ptáků je nadále aktuální.

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

Metodika

Náš tým disponuje daty o 101 samcích sýkory koňadry (hmotnost, základní míry, hematologická data, standardní digitální fotografie), kteří byli odchyceni na lokalitách Čimický a Ďáblický háj v Praze. Plocha melaninového proužku bude analyzována pomocí programu Adobe Photoshop. Vztah ornamentu ke kondičním znakům bude analyzován standardními statistickými metodami.

Doporučený rozsah práce

ca 30 stran

Klíčová slova

kondice, melaniny, Parus major, sýkory koňadra

Doporučené zdroje informací

- DUNN P. O., GARVIN J. C., WHITTINGHAM L. A., FREEMAN-GALLANT C. R., HASSELQUIST D., 2010: Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. *Functional Ecology* 24/1: 149-158.
- FITZE P. S., RICHNER H., 2002: Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13/3: 401-407.
- GANGOSO L., GRANDE J. M., DUCREST A.-L., FIGUEROLA J., BORTOLOTTI G. R., ANDRÉS J. A., ROULIN A., 2011: MC1R-dependent, melanin-based colour polymorphism is associated with cell-mediated response in the Eleonora's falcon. *Journal of Evolutionary Biology* 24/9: 2055-2063.
- GRIFFITH S. C., PARKER T. H., OLSON V. A., 2006: Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71/4: 749-763.
- HILL G. E., MCGRAW K. J. [eds], 2006: *Bird Coloration: Function and Evolution*. Harvard University 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*. *Journal of Avian Biology* 42/1: 11-15.
- MCGRAW K. J., DALE J., MACKILLOP E. A., 2003: Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53/2: 116-122.
- MCGRAW K. J., MACKILLOP E. A., DALE J., HAUBER M. E., 2002: Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205/23: 3747-3755.
-

Předběžný termín obhajoby

2015/16 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 16. 3. 2016

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 16. 3. 2016

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 12. 04. 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze 12. 4. 2016

.....

Poděkování

Děkuji Ing. Janě Svobodové, Ph.D., za její vstřícnost, ochotu a trpělivost projevenou při vedení této práce, a týmu vědeckých pracovníků a studentů z FŽP ČZU a PřF UK za poskytnutá data o samcích sýkory koňadry. Výzkum byl finančně podpořen Grantovou agenturou České republiky (projekt GA15-11782S).

V Praze 12. 4. 2016

.....

Abstrakt

Tato práce shrnuje poznatky z literatury o melaninovém pigmentu a jeho vlastnostech, melanogenezi, faktorech ovlivňujících syntézu a ukládání melaninu do tkání, o metodách analýzy ornamentálních znaků ptáků a vztahu melaninových ornamentů a individuální kondice. Dosavadní studie ukazují, že exprese melaninového opeření může být kondičně závislá; velikost nebo sytost barev ornamentů mnohdy signalizuje individuální kondici. Vztah mezi ukazateli kondice a melaninovým pigmentem je nalézán častěji u achromatických druhů než u druhů s opeřením založeným na melaninech i karotenoidech. Výzkumů zabývajících se feomelaninovými ornamenty je nedostatek.

Statistickou analýzou dat získaných z dospělých samců sýkory koňadry (*Parus major*) odchycených během hnízdních sezón 2014 a 2015 na lokalitách Čimický háj a Ďáblický háj v Praze byl testován vztah mezi velikostí melaninového břišního pruhu a standardizovanou hmotností, absolutním počtem leukocytů a délkou tarsu. Výsledky této práce nepotvrdily souvislost mezi plochou melaninového ornamentu a analyzovanými ukazateli kondice. Budoucí výzkum zohlední další kondiční parametry, které by mohly přispět k vysvětlení úlohy břišního pruhu v pohlavním výběru sýkory koňadry.

Klíčová slova: kondice, melaniny, *Parus major*, sýkora koňadra

Abstract

This thesis summarizes findings from literature about the melanin pigment and its properties, melanogenesis, factors affecting the synthesis and tissue deposition of melanin, methods for analysis of ornamental traits of birds, and the relationship of melanin-based ornaments and individual condition. Current studies show that the expression of melanin plumage can be condition-dependent; size or chroma of ornaments frequently signals individual condition. The relationship between condition indicators and the melanin pigment is found more often in achromatic species than in species with melanin- and carotenoid-based plumage. There's a lack of research dealing with pheomelanin ornaments.

Statistical analysis of data obtained from adult male great tits (*Parus major*) captured during the nesting seasons 2014 and 2015 on sites Čimický háj and Ďáblický háj in Prague was carried out to test the relationship between the size of the melanin-based breast stripe and standardized weight, absolute leukocyte count and tarsus length. Results didn't confirm a link between the area of the breast ornament and analyzed indicators of condition. Future research will take into account other condition parameters which could contribute to explain the role of the breast stripe in sexual selection in the great tit.

Keywords: condition, melanins, *Parus major*, great tit

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce.....	10
3. Rešeršní část.....	11
3.1 Melanin a jeho vlastnosti.....	11
3.1.1 Fotoprotekce.....	11
3.1.2 Termoregulace.....	12
3.1.3 Zesilování tkání.....	12
3.1.4 Antioxidační účinky.....	12
3.1.5 Chelatace kationtů.....	13
3.1.6 Antimikrobiotické účinky a deterence paratizů.....	13
3.2 Melanogeneze.....	14
3.3 Faktory ovlivňující produkci a depozici melaninu.....	16
3.3.1 Sexuální selekce.....	16
3.3.2 Genetická regulace.....	17
3.3.3 Nutriční kondice.....	18
3.3.4 Sociální interakce.....	19
3.3.5 Parazitické infekce.....	20
3.3.6 Oxidační stres.....	21
3.4 Kondice jedince.....	22
3.5 Způsoby analýzy ptačích ornamentů.....	22
3.6 Vztah melaninových ornamentů a kondice.....	23
4. Praktická část.....	26
4.1 Metodika.....	26
4.1.1 Charakteristika sýkory koňadry.....	26
4.1.2 Charakteristika studijního území.....	26
4.1.2 Shromáždění dat.....	27
4.1.3 Statistické vyhodnocení.....	29
4.2 Výsledky.....	30
4.3. Diskuze.....	31
5. Závěr.....	32
6. Přehled literatury a použitých zdrojů.....	33
7. Přílohy.....	45

1. Úvod

Ornamenty jsou sekundární pohlavní znaky, které, pokud je jejich vyjádření závislé na kondici, reflektují individuální kvalitu jejich nositelů, a plní tak klíčovou úlohu při pohlavním výběru (Kodric-Brown et Brown 1984; Andersson 1986). Podle hypotézy hendikepu by tvorba těchto znaků měla představovat určité znevýhodnění pro jejich nositele, jež by si mohli dovolit pouze jedinci v dobré kondici. Tím by měla být zajištěna čestnost informace signalizované ornamenty (Zahavi 1975).

Nejrozšířenějšími druhy pigmentů u ptáků jsou melaniny a karotenoidy; vzájemně se liší původem a vlastnostmi (McGraw 2006a). Ornamentální znaky založené na melaninových pigmentech nejsou ve srovnání s karotenoidním opeřením zpravidla považovány za senzitivní ukazatele individuální kondice a zdravotního stavu; jednoznačná souvislost mezi variabilitou zbarvení a kondicí, charakteristická pro karotenoidy, nebyla u melaninů v minulosti nalezena (McGraw 2006b).

Recentní studie naznačují, že exprese melaninových ornamentů může být ovlivněna nejen geneticky, ale i environmentálními faktory. Vztah melaninového opeření a kondice byl zkoumán u řady druhů (Guindre-Parker et Love 2014). Protože funkce melaninových ornamentů jakožto indikátorů kondice se může lišit nejen mezi druhy, ale i u různých populací (Dunn et al. 2010), problematika kondiční závislosti melaninového opeření stále zůstává předmětem výzkumu.

V této práci shrnuji aktuální poznatky z literatury o vztahu melaninových ornamentů a kondice u ptáků, a testuji existenci korelace mezi kondicí a variabilitou břišního melaninového ornamentu samců sýkory koňadry.

2. Cíle práce

Účelem této práce je podat literární přehled o vztahu ptačích melaninových ornamentů k individuální kondici, a testovat, zda variabilita břišního melaninového ornamentu dospělých samců sýkory koňadry souvisí s individuální kondicí. Jako kondiční indikátory budou použity standardizovaná hmotnost, absolutní počet leukocytů a délka tarsu. Jedinci v lepší kondici mohou více investovat do tvorby ornamentů; většina recentních studií našla pozitivní závislost mezi melaninovými ornamenty a individuální kondicí. Proto předpokládám, že mezi velikostí melaninového pruhu sýkory koňadry a analyzovanými proměnnými bude zjištěn pozitivní vztah.

Práce je součástí projektu Grantové agentury České republiky Biologie stárnutí a senescence: mechanismy a dynamika u volně žijících ptáků (GA15-11782S), vyhodnocená data přispějí k pochopení biologických procesů stárnutí u ptáků.

3. Rešeršní část

V této části práce sumarizují poznatky z literatury o melaninovém pigmentu a jeho vlastnostech, melanogenezi, faktorech ovlivňujících syntézu a ukládání melaninu do tkání, o metodách analýzy ornamentálních znaků ptáků a vztahu melaninových ornamentů a individuální kondice. V poslední kapitole shrnují výsledky studií testujících závislost melaninového opeření a kondičních parametrů.

3.1 Melanin a jeho vlastnosti

Melanin je nejhojnějším a nejrozšířenějším pigmentem u ptáků a dalších zvířat, s výjimkou albínů všichni ptáci ukládají melanin do svých vnějších tělních struktur (je však možné jej najít také např. v oku, štítné žláze či mozku). Škála barev založených na melaninu, které můžeme pozorovat u ptáků, sahá od celočerného opeření krkavce velkého (*Corvus corax*) k hnědému peří orla skalního (*Aquila chrysaetos*) a šedému peří drozdce karolinského (*Dumetella carolinensis*; McGraw 2006b). Melanin sestává z nepravidelných, převážně indolických polymerů s vysoce konjugovanou strukturou. Hlavními typy melaninu jsou eumelanin, vyznačující se hnědým a černým zbarvením, a feomelanin, charakteristický svou žlutou až červenohnědou barvou (Prota 1992a). Zbarvení peří není tvořeno vždy pouze jedním typem pigmentu, ale jejich kombinací; ve všech analyzovaných perech dosud byla nalezena jak eumelaninová, tak feomelaninová zrna. Navíc ne všechny barevné odstíny typické pro melaniny, jež můžeme pozorovat u ptačího peří, musí být vždy založeny pouze na melaninech. Některé podobné barvy totiž mohou pocházet i z jiných druhů pigmentace – s melaniny je možné splést si např. karotenoidové a pterinové variace žluté a oranžové, takže pro přesné určení pigmentu je nutná biochemická analýza. Jedině v případě černého peří je možné bezpečně předpokládat, že obsahuje melanin, neboť u ptáků nebyly identifikovány jiné černé pigmenty (McGraw 2006b).

3.1.1 Fotoprotekce

Kvůli vlastnosti pohlcovat většinu vlnových délek viditelného světla má melaninový pigment tmavou barvu; k absorpci dochází i v ultrafialové části spektra (Riley 1997). U lidské kůže melanin funguje jako optický a fotoprotektivní filtr, který

zmírňuje penetraci světelného záření pokožkou, a jakožto stabilní volný radikál chrání před chemickými sloučeninami produkovanými fotochemickými reakcemi, jež by jinak měly toxické nebo karcinogenní účinky (Daniels 1959). Tmavé melaninové peří může poskytovat ochranu před UV zářením (Ward et al. 2002); stejná funkce může být plněna v oku, resp. epitelu sítnice a pecten oculi, kam ptáci ukládají velké koncentrace melaninu (Kiama et al. 1994; Hudon et Oliphant 1995).

3.1.2 Termoregulace

Pohlcováním světla melaniny dochází ke konverzi fotonové energie na teplo (McGinness et Proctor 1973). Melanizace vnějších tělních struktur je považována za způsob termoregulace a udržování vysokých tělních teplot (Morrisson 1985), jenž se může osvědčit u zvířat vyskytujících se v polárních klimatech (Cloudsley-Thompson 1999). Tmavě zbarvené peří ptáků žijících v pouštních oblastech sice pohlcuje více tepla, ale za letu, resp. když je jejich peří rozcucháváno větrem, dochází ke zvýšenému rozptylování nashromážděného tepla do prostředí. Tím melanizované opeření umožňuje efektivnější regulaci tělní teploty (Wolf et Walfsberg 2000; Ward et al. 2002).

3.1.3 Zesilování tkání

Melaniny vzájemným zesilováním s proteiny poskytují strukturální podporu tkáním (Riley 1992), a jsou zesilujícím prvkem semenných obalů, kutikul hmyzu, poraněných povrchů ovoce (Riley 1997), ptačích per (Burt 1986; Bonser 1995) či zobáků (Bonser et Witter 1993). Černé peří se zdá být rezistentnější vůči abrazi než světlé (Averill 1923; Barrowclough et Sibley 1980); části per nejvíce ohrožené degradací často bývají černě pigmentovány (Burt 1979). Testem tvrdosti per bělokura rousného (*Lagopus lagopus*) bylo ověřeno, že melaninový keratin odolává mechanické indentaci o asi 39 % lépe než keratin bez melaninu (Bonser 1995).

3.1.4 Antioxidační účinky

Melaninové polymery se svým vysoce konjugovaným systémem dvojitých vazeb mohou fungovat jako pohlcovače volných radikálů v mnoha systémech (Borovanský 1996) – od hub (Shcherba et al. 2000) přes obojživelníky (Geremia et al. 1984) až po lidi (Rózanowska et al. 1999; Kasraee et al. 2003). Např. práce in

vitro se savčími sítnicovými epiteliálními buňkami ukazují, že melanotické buněčné kultury jsou odolnější vůči vysokým koncentracím kyslíku ve srovnání s amelanotickými kulturami (Magomedov et. al 1990; Akeo et al. 2000).

3.1.5 Chelatace kationtů

Karboxylové substituenty molekulové struktury melaninů fungují jako kationtové chelátory – váží pozitivně nabitě částice, např. volné radikály a přechodné kovy (Riley 1997). Melanizované tkáně u myši, skotu, koní, lidí (Horčíčko et al. 1973; Borovanský 1994), žab, ryb (Bowness et Morton 1952) a ptáků (Niecke et al. 1999) jsou známým úložištěm vysokých koncentrací zinku, mědi, vápníku a železa, a melaninová zrna v melanozomech místy jejich izolace (Borovanský et al. 1976; McGraw 2003). Např. skvrnité peří sovy pálené (*Tyto alba*) je oproti perům bez skvrn obohaceno o vápník a zinek (Niecke et al. 2003); to samé platí o tmavém peří orla mořského (*Haliaeetus albicilla*), v němž se ve srovnání s bílým peřím nachází větší množství vápníku, manganu a zinku (Niecke et al. 1999). Depozicí melaninů do mrtvých tkání je zabraňováno akumulací kationtů, např. stopových kovů, které jsou ve vyšších koncentracích toxické (McGraw 2003).

3.1.6 Antimikrobiotické účinky a deterence parazitů

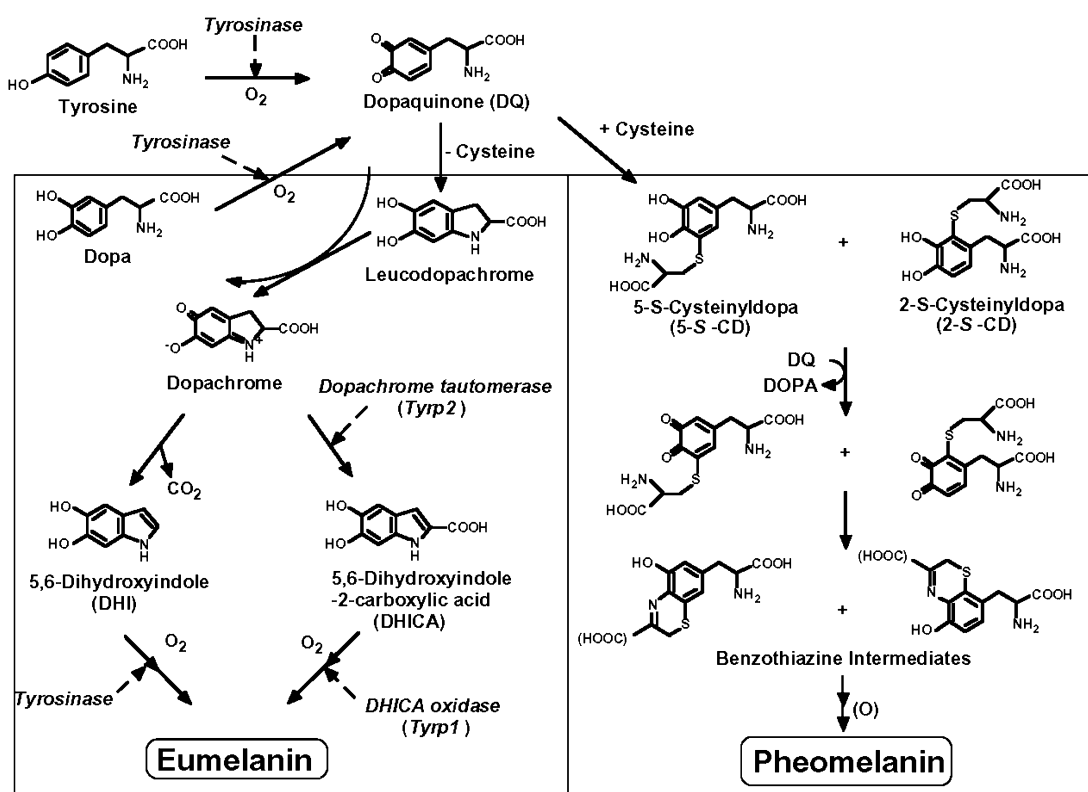
Ektoparazitě jako mouchy, blechy a roztoči žijí na peří nebo se přes něj dokáží dostat k různým zdrojům potravy na tělech ptáků (McGraw 2006b). Kose et. al. (1999) zjistili, že blechy (*Hirundoecus malleus*) tráví více času na bílých částech ocasového peří vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) než na černých, na bílých ploškách peří jsou díry vykousané těmito parazity také početnější (Møller 1991). Kolonie mikrobů se nacházejí též na ptačím peří, a někteří z těchto mikrobů vylučují enzym narušující keratin (Burtt et Ichida 1999). Ptáci by se mohli přizpůsobit pokrýváním peří substancemi s adverzním efektem vůči parazitům a patogenům (McGraw 2006b). Kromě účinků sekretu uropygiální žlázy (Shawkey et al. 2003) mohou být melaniny jediným způsobem, jak tohoto docílit. Výše zmíněným zesilováním tkání, jimiž se parazitě musí prokousat či které musí rozložit, by melanin mohl zpomalit degradaci peří (McGraw 2006b). Ke zpomalení narušování keratinu melanin přispívá i vázáním proteáz vylučovaných mikroby (Doering et al. 1999). Tuto hypotézu potvrdili Goldstein et al. (2004) zjištěním, že černé peří kura

domácího (*Gallus gallus domesticus*) obsahuje méně oligopeptidových fragmentů než bílé peří po jejich vystavení bakteriím *Bacillus licheniformis*. Práce Burt et Ichida (2004) zase ukázala, že bakterie žijící v peří populace strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) s více melanizovaným opeřením představují dokonce větší riziko degradace peří než bakterie z méně melanizované populace. K podobnému výsledku došli Grande et al. (2004), kteří našli rozdíly účinků peří rozkládající bakterie *Bacillus licheniformis* u různých druhů pigmentů; melaninové peří bylo degradováno dokonce rychleji než karotenoidní a nepigmentované. Podle Bush et al. (2006) melanizované peří holubů skalních (*Columba livia*) neposkytuje zvýšenou ochranu vůči peří narušujícímu hmyzu z řádu *Phthiraptera* ve srovnání s méně melanizovanými částmi peří. Výsledky korelačních studií zabývajících se vztahem melaninů a parazitických infekcí jsou smíšené. Např. Roulin et al. (2001) zaznamenali negativní korelaci mezi počtem melaninových skvrn na opeření samic sovy pálené a plodností a mírou výskytu péřového parazita peřivky polokřídle (*Carnus hemapterus*) na jejich mláďatech. Ze studie Chakarov et al. (2008) naopak vyplývá, že melanizované opeření samců káněte lesního (*Buteo buteo*) může u jejich mláďat přitahovat peřivku polokřídla, zároveň ale snižovat intenzitu infekce endoparazitem *Leucocytozoon toddi*. Nižší endoparazitické prevalence související s tmavším melaninovým zbarvením si povšimli též Jacquin et al. (2011) u holuba skalního – jako možnou příčinu zmiňují pleiotropické efekty melanokortinového systému. Je možné, že antibakteriální/deterenční efekty melaninů jsou efektivní pouze vůči specifickým formám parazitů a patogenům (McGraw 2006b).

3.2 Melanogeneze

Na rozdíl od karotenoidů nejsou melaniny zvířaty přijímány přímo z prostředí, ale endogenně syntetizovány (Griffith et al. 2006). U savců a ptáků k produkci pigmentu – melanogenezi – dochází v melanocytech nacházejících se v nejsvrchnější části kůže (Mason et Frost Mason 2000); ty jsou užity např. k pigmentaci mrtvých, keratinizovaných tkání, mj. srsti, peří a zobáků (McGraw 2006b). Melanocyty jsou populace buněk s komplexními ontogenetickými trajektoriemi (Hadley et Quevedo 1996) vznikající jako nepigmentované melanoblasty, které, stejně jako všechny pigmentové buňky u obratlovců (Bagnara et al. 1979), pocházejí z embryonálních buněk neurální lišty. Během několika

počátečních dní embryonální fáze se melanoblasty přesouvají do nově se vytvářejících zárodků per v pokožce (Rawles 1944). Zde se prekuzory melanocytů usadí a po několika dnech vývoje začnou produkovat melanin v specializovaných, lysozomům podobných organelách zvaných melanosomy (Prota 1992b). Zároveň dochází k jejich diferenciaci a započínání dendritických procesů, které nakonec melanosomy dopraví do keratinocytů, z nichž vznikají perové prapory (Yu et al. 2004). V tomto stadiu jsou buňky známy jako „melanosomy“ (McGraw 2006b ex. Lucas et Stettenheim 1972).



Obr. 1: Syntéza eumelaninu a feomelaninu (Wakamatsu et Ito 2002 – upraveno).

Melaniny jsou vytvářeny z aromatické aminokyseliny tyrosinu (McGraw 2006b ex. Lerner et Fitzpatrick 1950). Ta může být získána z potravy nebo syntetizována z esenciální aminokyseliny fenylalaninu. Při tvorbě feomelaninu je jako substrát použita aminokyselina cystein, jež může být syntetizována z esenciální aminokyseliny methioninu. U savců jsou tyto aminokyseliny dopravovány do melanosomů pomocí specifických proteinů (Potterf et al. 1999). Klíčovou úlohu při melanogenezi plní enzym tyrosináza, který je hlavním katalytickým činidlem při

produkci melaninu u obratlovců (Sánchez-Ferrer et al. 1995). Tyrosináza dokončuje počáteční oxidační krok formující dopachinon – meziprodukt, z něhož může být dále vytvořen buď eumelanin, anebo feomelanin (obr. 1; McGraw 2006b). Pro oba druhy melaninů existují speciální typy melanozomů – eumelanozomy a feomelanozomy (Trinkaus 1948).

Po dokončení syntézy melaninů se melanozomy vážou na mikrotubuly, a prostřednictvím dendritických procesů jsou dopravovány k periférii melanocytů, kde jsou dále fagocyticky přebírány keratinocyty. Migrace eumelanozomů závislá na mikrotubulech je poháněna molekulárními motory. O transportu feomelanozomů zatím není nic známo (Barral et Seabra 2004).

Na úrovni pera se všechny tyto celulární a molekulární procesy musí časově shodovat s dospíváním folikulů během přepečování a depozice pigmentů do keratinu v přesných vývojových momentech (Yu et al. 2004). Po uložení melaninu dochází k retrakci dendritických procesů a přesunu melanocytů a jejich nahrazení novými melanocyty. Zbývá prozkoumat, které chemické signály 1) odesílají melanoblasty/melanocyty do příslušných folikulů k uložení melaninu, 2) řídí melanocyty transportující melanin do určitých regionů foliklu, a 3) v určitých obdobích vytvářejí komplexní vzory, jež je možné nalézt u opeření založeného na melaninu (Prum et Williamson 2002).

3.3 Faktory ovlivňující produkci a depozici melaninu

U melaninu neexistuje jednoznačný vztah mezi expresí ornamentů a příjmem pigmentu v potravě, jako je tomu u karotenoidů; melaniny jsou syntetizovány de novo (McGraw 2006b). Produkce a akumulace melaninu je řízena řadou faktorů.

3.3.1 Sexuální selekce

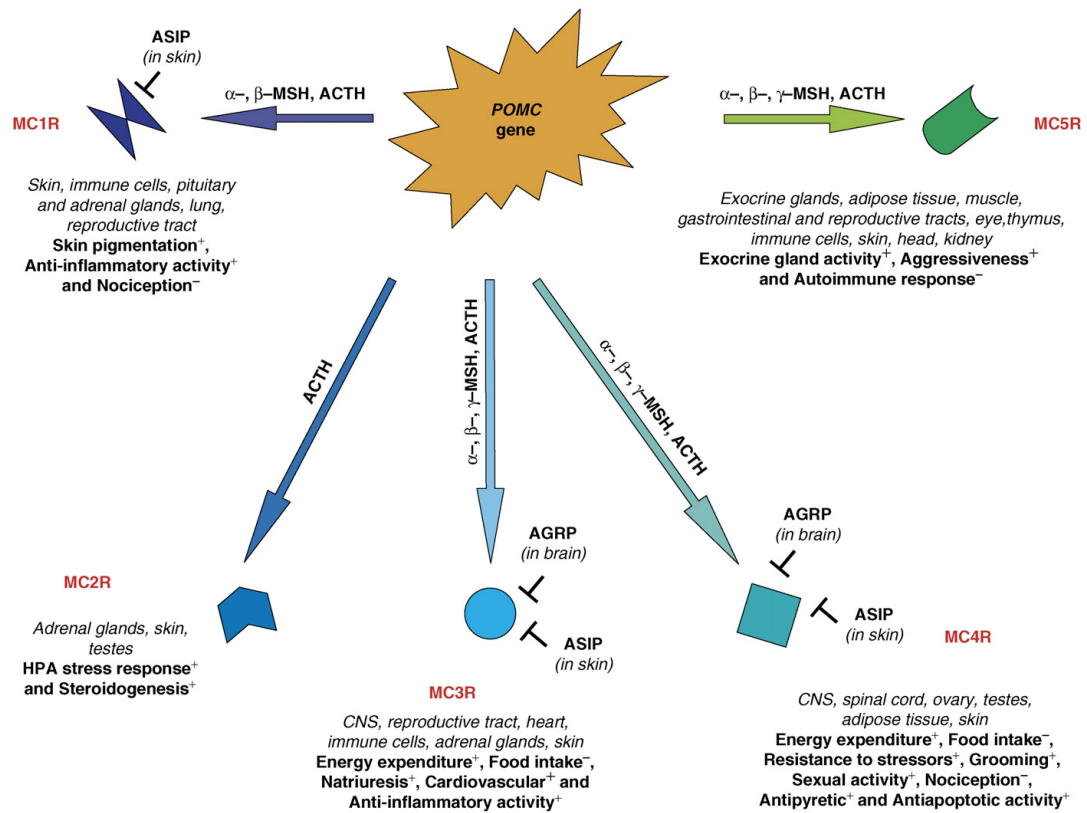
Ornamenty signalizují kvalitu jedince a jeho atraktivnost, v rámci pohlavního výběru si samice volí partnery na základě ornamentálních znaků (Hill 2015). Sexuální selekce rozšiřuje alely pro preferované ornamenty a preference těchto znaků v genofondu, což má za následek změnu ornamentů (Andersson 1986 ex. Fisher 1930), ovlivňující též množství pigmentů ukládané do peří.

3.3.2 Genetická regulace

Melaninové zbarvení se zdá být pod silnou genetickou kontrolou (Niecke et al. 2003; Mundy 2005). Relativní množství deponovaných melaninů je regulováno především genem kódujícím receptor melanokortin-1 (Mc1R) patřícím do skupiny transmembránových receptorů spřažených s G proteinem (Mc1-5R; Schiöth et al. 2005). Aktivace Mc1R vede k produkci eumelaninu, kdežto nízká aktivita Mc1R má zpravidla za následek zvýšenou syntézu feomelaninu (Robbins et al. 1993). Vázáním melanin stimulačního hormonu α -MSH (alpha-Melanocyte-stimulating hormone) k receptoru Mc1R v kutikulách per dochází k produkci cyklického adenosinmonofosfátu (cAMP), tzv. druhého posla, který aktivuje řadu transkripčních událostí majících za následek tvorbu eumelaninu. Inaktivace Mc1R je způsobena vázáním mikromolekul ASIP (Agouti signalling protein) – inverzních melanokortinových agonistů a antagonistů – což vede k nízkému množství produkovaného cAMP a následně syntéze feomelaninu (Walker et Gunn 2010; Roulin et Ducrest 2013). Mezi druhy, u kterých bylo zjištěno řízení exprese ornamentálních znaků genem Mc1R patří např. banakit jamajský (*Coereba flaveola*), husa sněžní pacifická (*Chen caerulescens caerulescens*), chaluha příživná (*Stercorarius parasiticus*) či modropláštík bělokřídý (*Malurus leucopterus*; McGraw 2006b). Velikost melaninového břišního pruhu sýkory koňadry zřejmě není regulována genem Mc1R, ale prostřednictvím modifikace genetické variace u jiných genů nebo exprese tohoto genu v melanokortinovém systému a melanogenezi. (Riyahi et al. 2015).

Melaninová pigmentace je často spojována s variací různých fenotypických znaků (Ducrest et al. 2008). Příklady zahrnují např. samce lva pustinného (*Panthera leo*) s tmavou hřívou, kteří jsou agresivnější a sexuálně aktivnější (West et Packer 2002), nebo mláďata sovy pálené, jež mají silnější imunitní systém, pokud jejich biologičtí rodiče jsou tmavě zbarvení (Roulin et al. 2000). Melanokortiny se vážou nejen na Mc1R, ale i na další receptory (Mc2R – Mc5R), jež plní další funkce nesouvisející s regulací pigmentace, což může být příčinou kovariace melaninového zbarvení a dalších behaviorálních a fyziologických znaků (obr. 2). Zvířata s tmavým eumelaninovým zbarvením oproti jedincům bez tohoto pigmentu by měla být sexuálně aktivnější, agresivnější, méně citlivá na stresové faktory, mít

obranyschopnější imunitní systém a lepší schopnost udržovat homeostázu mezi příjmem a výdejem energie (Ducrest et al. 2008).



TRENDS in Ecology & Evolution

Obr. 2: Melanokortinový systém (Ducrest et al. 2008 – upraveno).

3.3.3 Nutriční kondice

Některé práce zabývající se nutriční kondicí a melaninovými ornamenty (Hill 2000; Buchanan et al. 2001; McGraw et al. 2002; Senar et al. 2003) nenalezly vztah mezi dostupností potravy či její kvalitou a expresí melaninových ornamentů. Potrava by však mohla ovlivnit např. hormonální regulaci melanogeneze a množství přijatých esenciálních aminokyselin potřebných k syntéze melaninu (Jawor et Breitwisch 2003). Aminokyselinové prekurzory mohou být potenciálním limitujícím faktorem melanogeneze, jak potvrzují např. studie zkoumající vliv množství tyrosinu a fenylalaninu přijatého v potravě u koček domácích (*Felis domestica*) na barvu kožichu a kompozici pigmentu (Yu et al. 2001; Anderson et al. 2002; Morris et al. 2002), kde u koček s typicky černou srstí byla pozorována změna barvy z černé na

rudohnědou při podávání potravy ochuzené o tyrosin nebo fenylalanin a následná obnova původního zbarvení po návratu ke stravě bohaté na tyrosin nebo fenylalanin. U ptáků byl podobný projev nedostatku těchto aminokyselin v potravě zaznamenán u vrabců domácích (*Passer domesticus*), u kterých vlivem tohoto nedostatku došlo k zesvětlení černé hrdelní skvrny (Poston et al. 2005).

Melaninová pigmentace srsti mnoha savců může být zvýšena příjmem vysokých koncentrací přechodných kovů a kovů alkalických zemin, např. hořčíku, mědi, vápníku, zinku či železa (Prota 1992b). Výskyt těchto minerálů v potravě volně žijících zvířat je často omezen, při syntéze melaninu mohou sloužit jako enzymové kofaktory nebo napomáhat molekulárnímu přeskupování intermediátů (McGraw 2008). Prvky zvyšující produkci melaninu jsou však ve vyšších koncentracích toxické (McGraw 2003 ex. Sigel 1986); kvůli chemoprotektivním vlastnostem melaninů ale dochází k ukládání těchto minerálů do pigmentovaných buněk (Borovanský et al. 1976; Borovanský 1994). Melaninová pigmentace ptáků je v řadě studií spojována s těžkými kovy. Např. bylo zjištěno, že tmavé skvrny na peří sovy pálené obsahují vyšší koncentrace vápníku a zinku (Niecke et al. 2003), a že u tohoto druhu existuje vztah mezi melanizací a fyziologickými procesy vyžadujícími vápník (Roulin et al. 2006). Velikost černých náprsních ploch zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) pozitivně koreluje s koncentracemi vápníku v potravě (McGraw 2007). U sýkory koňadry kontaminace prostředí olovem a kadmíem může zvětšit šířku břišního pruhu (Dauwe et Eens 2008), koncentrace melaninu v peří dále pozitivně koreluje s výskytem mědi a negativně s chromem (Giraudeau et al. 2015). Míra melanizace opeření holuba skalního je spojena s vyšším množstvím uloženého zinku v peří (Chatelain et al. 2014). Podle McGraw (2003) tmavost barvy nebo velikost ornamentu má signalizovat přístup k potravním zdrojům omezeně se vyskytujícími minerálů a schopnost jedinců deponovat zdraví škodlivé prvky do mrtvých tkání.

3.3.4 Sociální interakce

Melanizace opeření podléhá hormonální stimulaci. Největší pozornost byla dosud věnována androgenům; zkoumané skupiny hormonů mající vliv na melaninovou pigmentaci u ptáků dále zahrnují estrogény, hypofýzové hormony a hormony štítné žlázy (McGraw 2006b). Přirozená hladina testosteronu odráží

sociální chování jedinců a narůstá u těch, kteří více soupeří nebo vyhrávají kompetice mezi samci, jak ukázala studie McGraw et al. (2003), naleznuvší souvislost mezi sociálním postavením vrabců domácích a velikostí melaninového hrdelního ornamentu. Prostřednictvím ornamentů se potenciální rivalové daného jedince mohou dozvědět více informací o jeho sociálních dovednostech a hormonálním statusu (McGraw et al. 2003). U volně žijících jedinců byla nalezena pozitivní korelace mezi přirozenými hladinami testosteronu a velikostí hrdelních ornamentů vrabců domácích (Gonzalez et al. 2001). Umělé zvýšení hladiny testosteronu injekcí do těla (Keck 1933), vaječného žloutku (Strasser et Schwabl 2004) či prostřednictvím implantátů (Evans et al. 2000) má za následek zvětšení ornamentů, kastrace je doprovázena vyblednutím barvy zobáku (Keck 1933), aplikace antiandrogenových implantátů má za následek zmenšení velikosti ornamentů (Gonzalez et al. 2001). Podle hypotézy imunokompetentního hendikepu (Folstad et Karter 1992) testosteron má dvojitý účinek: kromě podpory vývoje sekundárních sexuálních znaků také nepřímo prostřednictvím stresového hormonu kortikosteronu klade nároky na jedince v podobě imunosupresivního efektu projevujícího se zvýšenou náchylností vůči parazitickým infekcím. Další studie na vrabcích domácích ale zároveň našly i imunitu posilující efekt a další komplexní reakce působící na další hormonální systémy, např. kortikosteron (Evans et al. 2000; Poiani et al. 2000).

3.3.5 Parazitické infekce

Ačkoliv parazité mohou mít vliv na expresi karotenoidního opeření, vztah parazitických infekcí a melaninových ornamentů není úplně jednoznačný (Hill 2006). Rozdílnost citlivosti obou typů zbarvení byla poprvé testována ve studii Hill et Brawner (1998), kde dvě skupiny hýla mexického (*Haemorrhous mexicanus*) byly vystaveny isosporickým kokcidiím a bakterii *Mycoplasma galliceptu*. Došlo k ovlivnění barvy náprsního karotenoidního ornamentu, nikoliv však melaninového zbarvení ocasu. McGraw et Hill (2000) sledovali vztah mezi infekcí isosporickými kokcidiemi a sexuálně selektovaným žlutým karotenoidním zbarvením těla a černou melaninovou čepičkou samců čížka žlutého (*Spinus tristis*); infekce negativně korelovala se změnou barvy karotenoidního opeření, ale nesouvisela s velikostí či zbarvením melaninového ornamentu. Přímý efekt parazitů na melanin zjistili pouze Zuk et al. (1990) u kura bankivského (*Gallus gallus*), u něhož po infekci škrkavkou

slepičí (*Ascaridia galli*) došlo k zesvětlení krčního opeření s vyšším podílem feomelaninů. Korpimaki et al. (1995) zkoumali vliv hematozoické infekce na hřbetní zbarvení poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) tvořené zčásti feomelaninem, žádný vztah ale nenalezli. Zpožděný efekt parazitů na melaninový ornament zaznamenali Fitze et Richner (2002) u sýkory koňadry, u níž blechy slepičí (*Ceratophyllus gallinae*) negativně ovlivnily vyjádření melaninového břišního pruhu narostlého po přepeření jedinců.

3.3.6 Oxidační stres

K oxidačnímu stresu, eventuálně vedoucímu k poškození buněčných komponent, dochází při převaze oxidantů nad antioxidanty. Oxidanty jsou formovány jako normální produkt aerobického metabolismu, ale mohou být vytvářeny ve zvýšené míře v patofyziologických podmínkách. Oxidace substrátu je zpomalována nebo potlačována antioxidanty (Sies 1997).

Oxidační stres může ovlivnit tvorbu melaninových ornamentů. Velké melaninové plochy nebo intenzivní barvy založené na melaninovém pigmentu mohou signalizovat správné fungování antioxidantů v kůži, protože antioxidanty mohou být použity buď pro ochranu melanocytů v průběhu jejich depozice do vnějších tělních struktur, nebo jiná upotřebení, např. ochranu tkání a procesů podílejících se na metabolické aktivitě (Moreno et Møller 2006). Tuto hypotézu podporuje studie Galván et Alonso-Alvarez (2008), která testovala vliv intracelulárního antioxidantu glutathionu (GSH), jehož produkce je ovlivnitelná faktory prostředí (Cho et al. 1981; Ohtsuka et al. 1994), na melanogenezi. Nízká hladina GSH je spojována s ukládáním melaninu (Halprin et Okhawara 1966; Benedetto et al. 1981), vysoká hladina neutralizuje reaktivní formy kyslíku a potlačuje melanogenezi. Jedinci s plně vyjádřenými melaninovými ornamentálními znaky ztrácejí antioxidantní sílu GSH; ornamenty mají dávat najevo, že jejich nositelé dokáží mobilizovat alternativní antioxidantní systémy (Galván et Alonso-Alvarez 2008). Opakované injekce inhibitoru GSH u mládřat sýkory koňadry způsobily výrazné zvětšení plochy melaninového břišního pruhu a zvýšení množství antioxidantů v krevní plazmě (Galván et Alonso-Alvarez 2008). Efekty oxidačního stresu na velikost melaninových ornamentů se zabývala další práce Galván et Alonso-Alvarez (2009); zjistila, že diquat (pro-oxidační molekula) pozřený spolu s pitnou vodou způsobil

snížení hladiny GSH, zvětšení eumelaninových a zmenšení feomelaninových ornamentálních znaků u orebice rudé (*Alectoris rufa*). Protože feomelanogeneze vyžaduje vyšší hladinu GSH, feomelaninové opeření může čestněji signalizovat individuální kondici ve více stresujících prostředích než eumelaninové ornamenty (Galván et Alonso-Alvarez 2009).

3.4 Kondice jedince

Kondice je důležitým biologickým konceptem, který není jednoznačně definován. Tento termín často popisuje míru ovlivnění výkonu jedince (aktivita zvířete, reakce na environmentální podmínky apod.) jeho fyziologickým stavem. V praxi je definice kondice založena na určitých aspektech tělesné kompozice, např. nutričních rezervách nebo jejich nepřímých indikátorech (Brown 1996). Na kondici je často nahlíženo jako na ukazatele individuální kvality (Labocha et al. 2014).

Kondice je ovlivněna mnoha faktory, např. předchozí dovedností shánět potravu, soupeřit s ostatními jedinci a vyrovnat se s environmentálními tlaky, a je spojována s biologickou zdatností (Jakob et al. 1996). Předpokládá se, že energetické rezervy korelují s kondicí – zvířata s většími rezervami mohou lépe snášet hladovění a dosahovat vyšší míry přežití (Millar et Hickling 1990). Kondice je dále spojována s dalšími individuálními atributy, mezi něž patří produktivita, využití habitatu, chování aj. u mnoha taxonů včetně ptáků (Schamber et al. 2009).

Posuzování fyziologického stavu zvířete je zpravidla obtížné, neboť postupy užívané k tomuto účelu (vystavování jedince nucené aktivitě, přímé měření tukových zásob apod.) mohou být časově náročné, intruzivní nebo dokonce představovat smrtelné následky pro zkoumaný subjekt. Proto se kondice obvykle určuje nepřímo pomocí nedestruktivních metod, ze získaných dat se pak sestavuje kondiční index (Jakob et al. 1996). Příklady sledovaných indikátorů kondice zahrnují např. hmotnost jedince, délku tarzu, počty erytrocytů a leukocytů v krvi či míru růstu per (Brown 1996).

3.5 Způsoby analýzy ptačích ornamentů

Prakticky všechny studie zabývající se zbarvením ptačího opeření vyžadují nějaký způsob objektivní kvantifikace barev, jenž umožňuje jejich vzájemné srovnávání, posuzování variace nebo analýzu jejich vlastností ve vztahu k jiným

proměnným. Mezi nejčastěji používané metody patří reflektanční spektrometrie a digitální fotografie (Montgomerie 2006).

Před rozšířením reflektanční spektrometrie se k určování ornamentálního zbarvení užívaly referenční vzorníky při standardizovaných světelných podmínkách. Nevýhodou této metody je její subjektivita zavisející na vnímání barev uživatelem a okolním světle. Tyto problémy mohou být poněkud zmírněny použitím standardního zdroje světla a jednoho pozorovatele. Při sběru dat v terénu však může být obtížné tato opatření aplikovat (Montgomerie 2006).

Prostřednictvím grafických programů je možné zjistit velikost vybraných oblastí digitálních fotografií (Figuerola et Senar 2000) a jejich průměrné hodnoty odstínu, sytosti a jasu (Montgomerie 2006). Určení plochy ornamentů, např. melaninového břišního pruhu u sýkory koňadry, podle metody Figuerola et Senar (2000) dosahuje vysoké opakovatelnosti. Přesnost zjištěných barev je závislá na zdroji světla a kvalitě zaznamenaného obrazu. Při pořizování snímků je nutné do nich zahrnout referenční vzorníky barev, aby bylo možné variabilitu mezi fotografiemi statisticky vyhodnotit. Nejlepších výsledků je dosaženo při standardizaci světelných podmínek (např. použitím blesku z neměnné vzdálenosti). Tato metoda je vhodná tehdy, když použití reflektanční spektrometrie není možné nebo praktické (nedostupné, nepravidelné či mokré povrchy, příliš malé či velké plochy; Montgomerie 2006).

Reflektanční spektrometrie je v současnosti nejběžnějším a nejpřesnějším způsobem určování barev ptáčích ornamentů (Montgomerie 2006). Výstupem měření je reflektance vzorku reprezentovaná funkcí vlnové délky popisující poměr odraženého a dopadnutého světla. Na rozdíl od dříve zmíněných metod tato není závislá na pozorovateli a osvětlení a umožňuje analýzu celého ptáky viditelného spektra světla (Andersson et Prager 2006). Výhodou i možnou nevýhodou této metody je velký počet parametrů barev, které je možné ze získaných dat vypočítat (Montgomerie 2006). Měření může probíhat jak v terénu přímo na ptácích, tak i později na sesbíraném peří (Quesada et Senar 2006).

3.6 Vztah melaninových ornamentů a kondice

Ještě před deseti lety nebyla nalezena jednoznačná souvislost mezi kondicí a melaninovými ornamenty ve srovnání s karotenoidním zbarvením (McGraw

2006b). Guindre-Parker et Love (2014) ve své nedávné metaanalýze hodnotící vztah melaninů a kondice konstatují, že část studií generalizuje myšlenku, že produkce či udržování černého zbarvení nejsou náročné, a proto nezávislé na kondici. To zdůvodňují tvrzením, že někteří autoři nedokázali objevit korelaci mezi ornamenti a kondicí ve svých studiích. Podpora hypotézy, že melaniny nesignalizují kvalitu, prý však byla založena na datech pocházejících z výzkumů druhů, jejichž opeření se vyznačuje jak melaninovými, tak i karotenoidními ornamenti. Problém údajně spočívá ve významné odlišnosti mechanismů zodpovědných za produkci obou druhů opeření. Tento rozdíl má zvyšovat pravděpodobnost nalezení korelace mezi karotenoidními ornamentálními znaky a kondicí, kdežto vztah melaninů a kondice může zůstat méně zřejmý (Guindre-Parker et Love 2014). Nákladnost produkce černého peří zatím zůstává převážně neodhalena, což také může podpořit domněnku, že tyto melaninové znaky nemohou signalizovat kondici (Hill 2011). Kromě toho je možné, že u jedinců s více ornamenti dochází k trade-off mezi ornamenti, kdy v případě zlepšení kvality jednoho znaku dochází ke zhoršení u jiného znaku (Alonso-Alvarez et Galván 2011). Hypotéza více ornamentálních signálů (Multiple message hypothesis) také nepředvídá souběžný vývoj dvou znaků signalizujících kondici; více ornamentů by mělo signalizovat různé aspekty individuální kvality (Møller et Pomiankowski 1993). Předchozí studie zabývající se ptáky s oběma druhy opeření mohly negativně zkreslit kondiční závislost melaninových ornamentů ve prospěch karotenoidních. Melaninové zbarvení může signalizovat kondici, a to dokonce i tehdy, když opeření sestává z více druhů pigmentů (Guindre-Parker et Love 2014).

K vytvoření přehledu literatury (příloha 1) jsem použil studie zahrnuté v metaanalýze Guindre-Parker et Love (2014) a později publikovanou literaturu nalezenou obdobným způsobem přes citační databázi Web of Science. K vyhledání článků publikovaných v období 2013-2015 jsem použil dotaz „(black plumage OR melanin plumage) AND (condition OR quality)“. Vynechal jsem druhy se strukturálním opeřením. Z celkového počtu 33 studií zjistilo 82 % (27) signifikantní vztah mezi vlastnostmi melaninového opeření a kondičními indikátory, z toho 81 % (22) zaznamenalo pozitivní korelaci; 52 % (17) se zabývalo druhy s achromatickým opeřením, 97 % (32) výzkumů bylo provedeno na samcích a 45 % (15) na samicích;

v 94 % (31) studií byly zkoumány ornamenty s převahou eumelaninu. U achromatických druhů byla v 94 % (16) případů nalezena závislost, u chromatických druhů šlo o 69 % (11). 73 % (24) prací do svých analýz zahrnulo velikost ornamentu, signifikantní vztah s kondicí byl nalezen v 75 % (18) z nich. Vlastnosti zbarvení melaninového opeření byly uvažovány v 42 % (14) studií, korelace s kondičními znaky byla shledána v 79 % (11) článků. Předmětem 67 % (22) výzkumů výzkumu byli pěvci, v 73 % (16) z nich byla zaznamenána souvislost analyzovaných znaků s kondicí. 77 % (17) studií na pěvcích zohlednilo plochu melaninového opeření,; vztah s kondicí zjistilo 65 % (11) z nich. Vlastnosti zbarvení ornamentů byly uvažovány v 36 % (8) prací zaměřených na pěvce, kondiční závislost byla nalezena v 63 % (5) z nich.

Z nalezené literatury vyplývá, že opeření založené na melaninu může u některých druhů indikovat různé aspekty kondice (např. nutriční stav, stres, přežití, apod.). Většina prací analyzovala závislost kondičních parametrů a velikosti ornamentů. Protože jedinci v lepší kondici jsou schopni více investovat do tvorby ornamentů (Møller et Pomiankowski 1993), velikost nebo sytost zbarvení ornamentů často signalizuje kondici a zdraví jedince. U achromatických druhů je vztah melaninového pigmentu a kondičních znaků nalézán častěji než u druhů vyznačujících se jak melaninovým, tak karotenoidním opeřením. Existuje nedostatek studií zabývajících se feomelaninovými ornamenty.

Přestože většina studií našla korelaci mezi melaninovým opeřením a kondičními znaky, výsledky prací nejsou jednotné. Kondiční závislost melaninových ornamentů se totiž může lišit nejen mezi druhy, ale i mezi populacemi v rámci druhů. Příkladem mohou být např. newyorské a wisconsinské populace lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*), kde jsou předmětem sexuální selekce různé samčí ornamenty. V New Yorku si samice volí potenciální partnery na základě velikosti a barvy karotenoidního náprsního ornamentu, ve Wisconsinu naopak věnují pozornost velikosti melaninové masky. V obou populacích stejný aspekt kondice nejlépe vystihuje ten ornament, který zároveň plní úlohu při pohlavním výběru. Funkce ornamentů by se proto neměla usuzovat pouze na základě jejich typu pigmentu (Dunn et al. 2010).

4. Praktická část

4.1 Metodika

4.1.1 Charakteristika sýkory koňadry

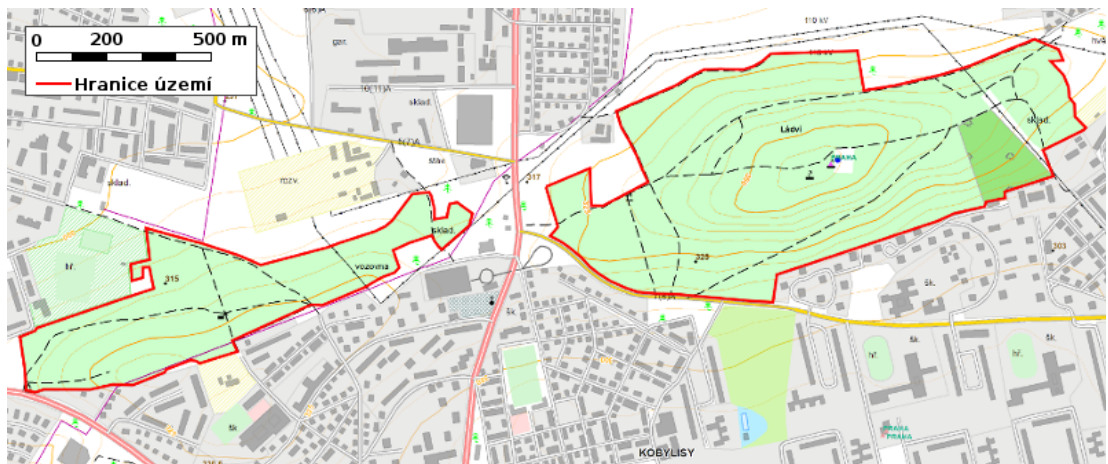
Sýkora koňadra je pěvec (*Passeriformes*) z čeledi sýkorovitých (*Paridae*). Vyznačuje se palearktickým rozšířením; v České republice jde o celoplošně hnízdící stálý druh, jehož početnost byla v letech 2001-2003 odhadnuta na 3-6 milionů hnízdících párů. Vyskytuje se ve všech typech lesů od nížin po hory (do výšky cca 1200 m.n.m.); nejhojnější je v listnatých lesích, parcích a zahradách. Běžně hnízdí od dubna do července; o mláďata se starají oba rodiče. Ke stavbě hnízda si vybírají dutiny ve stromech, ale i jiná vhodná místa (např. hromady dříví, dutiny zdí, kovové trubky, poštovní schránky apod.). Často hnízdí v budkách. Mláďata jsou z hnízda vyváděna po 14-23 dnech po vylíhnutí (Šťastný et Hudec 2011). Melaninový břišní pruh je užívaný samicemi při výběru partnerů (Norris 1990a, 1990b, 1993).

4.1.2 Charakteristika studijního území

Studijní území sestává z lokalit Čimický háj a Ďáblický háj v Praze 8 (obr. 3 a obr. 4). Na celkové rozloze 87 ha převládají živná stanoviště nižších poloh s porosty tvořenými převážně dubem zimním (*Quercus petraea*), modřínem opadavým (*Larix decidua*), lípou srdčitou (*Tilia cordata*), dubem letním (*Quercus robur*) a habrem obecným (*Carpinus betulus*); nejvíce zastoupeny jsou 4. a 6. věková třída (61-80 a 101-120 let; Frantík et al. 2008). Kromě sýkory koňadry další druhy hojně se vyskytující na území zahrnují sýkoru modřinku (*Cyanistes caeruleus*), kosa černého (*Turdus merula*), sojku obecnou (*Garrulus glandarius*) a brhlíka lesního (*Sitta europaea*; Rosendorf 2006). Na obou lokalitách je instalováno celkem 267 hnízdních budek v pravidelné síti 50×50 m.



Obr. 3: Poloha studijního území v České republice (VGHÚ 2012 – upraveno).



Obr. 4: Lokality Čimický a Dáblický háj (VGHÚ 2012 – upraveno).

4.1.2 Shromáždění dat

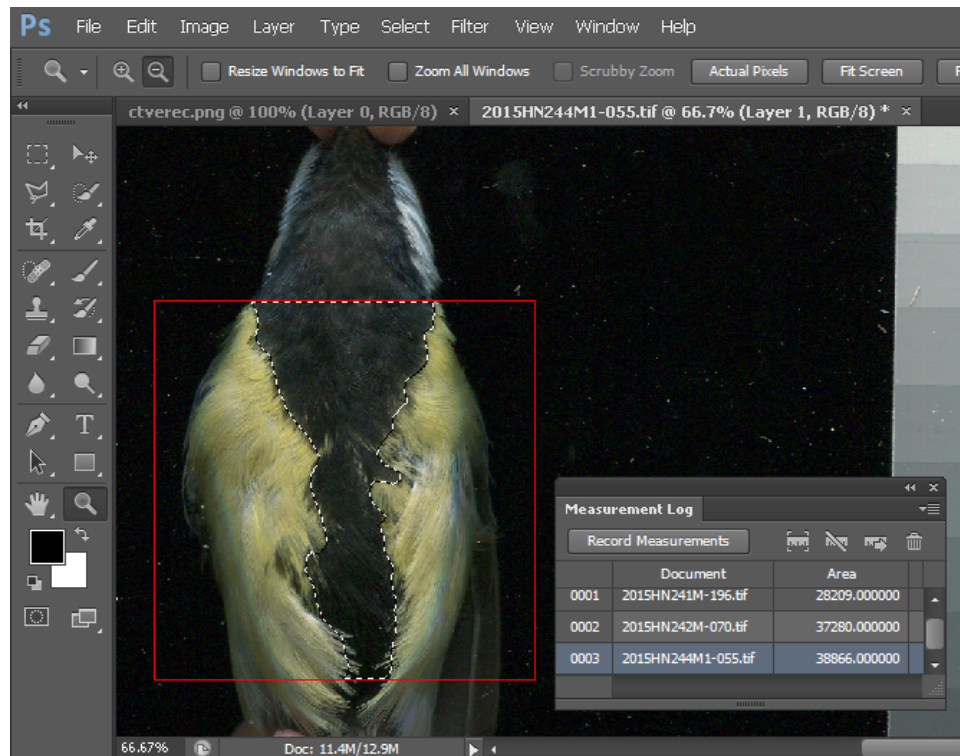
Výzkumná data byla shromažďována v hnízdních sezónách 2014-2015. Na studijním území byly v blízkosti budek obsazených hnízdicím párem rozmístěny ornitologické sítě, pomocí nichž bylo odchyceno 101 dospělých samců (obr. 5). Tito jedinci byli na místě zváženi (digitální váha Pesola PPS200 s přesností 0.02 g), byla jim změřena délka tarsu levé nohy (digitální posuvné měřítko Kinex 6040.2 s přesností 0.01 mm), vyfotografován melaninový břišní ornament (skenovací zařízení Epson Perfection V30 vybavené papírovým měřítkem) dle metody Figuerola et Senar (2000) a odebráno 50-200 μ l krve. 15 μ l krevní vzorky byly smíchány

s 2985 μ l roztokem Natt & Herrick, počty leukocytů byly stanoveny v Bürkerových komůrkách (světelný mikroskop Olympus CX41; Vinkler et al. 2010).



Obr. 5: Samec sýkory koňadry chycený v síti.

Plochy břišních melaninových pruhů jsem změřil v programu Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems 2012), vycházel jsem z postupu, který použila Bauerová (2012). Na základě měřítka zahrnutého ve fotografiích jsem zjistil, že délka 1 cm odpovídá vzdálenosti 79 px. Vytvořil jsem vrstvu s transparentním čtvercem o délce strany 395 px (5 cm) a neprůhledným okrajem o šířce 2 px. Pokud existovalo více snímků jednoho jedince, zvolil jsem ten nejvhodnější pro nejpřesnější výběr plochy ornamentálního znaku. U každého snímku jsem vrstvu použil k definici horní a dolní hranice měřené plochy. Za počátek ornamentu jsem považoval oblast, kde se tmavé peří dotýkalo okrajů hrdla jedince. Plochy jsem určil nástrojem Polygonal Lasso Tool (obr. 6). Počty vybraných pixelů jsem převedl na metrické jednotky v tabulkovém procesoru LibreOffice Calc (LibreOffice contributors 2015).



Obr. 6: Zjištění velikosti ornamentu v programu Adobe Photoshop CS6.

4.1.3 Statistické vyhodnocení

Přesnost měření výběrů ploch jsem ověřil výpočtem opakovatelnosti dle Lessells et Boag (1987) na skupině 20 snímků, u kterých jsem plochy změřil třikrát. Provedl jsem explorační analýzu a Lillieforsův test normality pro vysvětlovanou proměnnou. Vztah mezi plochou ornamentu a vysvětlujícími proměnnými (standardizovaná hmotnost definovaná jako poměr hmotnosti jedince a délky tarsu, absolutní počet leukocytů, délka tarsu a rok odchytu jedinců) jsem testoval lineárním regresním modelem. Do něj jsem začlenil také interakce leukocytů s délkou tarsu a standardizovanou hmotností a interakce roku odchytu s ostatními nezávislými proměnnými. Abych do modelu nezahrnul vzájemně související proměnné, testoval jsem jejich korelaci použitím Pearsonova korelačního koeficientu. Následným zjednodušováním o neprůkazné proměnné a interakce jsem hledal minimální adekvátní model (MAM), který by nejlépe vysvětloval variabilitu plochy ornamentu (Pekár et Brabec 2009). Vyhodnocení dat jsem provedl v programu R 3.2.3 (R Core Team 2015).

4.2 Výsledky

Při měření ploch ornamentů jsem dosáhl vysoké opakovatelnosti ($r = 0.89$, $p < 0.001$, $n = 20$). Nejvyšší variabilitu z analyzovaných znaků vykazoval absolutní počet leukocytů ($CV = 55.50\%$); variační koeficient ostatních proměnných (standardizovaná hmotnost, délka tarsu) nepřesáhl hodnotu 5% (tab. 1).

Lillieforsovým testem normality jsem ověřil, že naměřené plochy mají normální rozdělení ($D = 0.08$, $p = 0.08$, $n = 101$). Nezávislé proměnné nevykazovaly signifikantní korelaci, proto jsem je všechny zahrnul do lineárního regresního modelu (tab. 2). Mezi plochou a vysvětlujícími proměnnými jsem nezjistil významný vztah (tab. 3), plocha melaninového ornamentu nesouvisela s žádným kondičním znakem.

Tab. 1: Variabilita proměnných užitých pro analýzu dat ($n = 101$).

	průměr	min	max	SE	CV (%)
Plocha pruhu (mm^2)	503.60	175.00	780.00	10.16	20.28
Standardizovaná hmotnost	0.77	0.70	0.85	< 0.01	4.39
Leukocyty ($10^9/\text{l}$)	4.46	1	13	0.25	55.50
Tarsus (mm)	22.63	20.95	24.85	0.06	2.64

Tab. 2: Korelační matice analyzovaných proměnných ($n = 101$, $p > 0.05$).

	Standardizovaná hmotnost	Leukocyty	Tarsus
Standardizovaná hmotnost		0.11	< -0.01
Leukocyty	0.11		-0.03
Tarsus	< 0.01	-0.03	

Tab. 3: Lineární model vztahu plochy pruhu a nezávislých proměnných ($n = 101$, $\Delta DF = 1$).

	směrnice	SE	F	p
Standardizovaná hmotnost	-3.024e+05	1.388e+06	0.0548	0.8154
Leukocyty	-7.744e+03	1.909e+04	2.6138	0.1092
Tarsus	7.485e+04	7.709e+04	0.0029	0.9571
Rok	7.284e+02	1.045e+03	0.8624	0.3554
Leukocyty : Tarsus	4.836e+00	8.708e+00	0.4316	0.5129
Standardizovaná hmotnost : Leukocyty	-4.130e+01	1.465e+02	0.0795	0.7786
Standardizovaná hmotnost : Rok	1.503e+02	6.892e+02	0.1263	0.7231
Leukocyty : Rok	3.801e+00	9.501e+00	0.2016	0.6545
Tarsus : Rok	-3.716e+01	3.827e+01	0.9592	0.3299

4.3. Diskuze

Břišní melaninový pruh sýkory koňadry je předmětem pohlavního výběru, samice si vybírají potenciální partnery na základě velikosti tohoto ornamentu (Norris 1990a, 1990b, 1993). Břišní pruh by měl proto reflektovat individuální kondici nebo atraktivitu (Hill 2015). Fitze et Richner (2002) zaznamenali, že zamoření blechami slepičímí negativně koreluje s velikostí melaninového ornamentu po přepečení jedinců; barva pruhu ani karotenoidního opeření nebyla nijak ovlivněna. V této práci nebyl nalezen vztah mezi vyjádřením melaninového břišního ornamentu a analyzovanými ukazateli kondice (standardizovaná hmotnost, absolutní počet leukocytů, délka tarsu). Výsledek mé analýzy je ve shodě s poznatky studií Senar et al. (2003) a Hegyi et al. (2007), podle nichž velikost břišního pruhu nesouvisí s ptilochronologicky stanovenou tělesnou kondicí. Senar et al. (2003) zároveň zjistili pozitivní korelaci kondice a variability žlutého karotenoidního opeření, Hegyi et al. (2007), kteří zkoumali maďarskou populaci sýkory koňadry, ale kondiční závislost karotenoidního ornamentu nenalezli. Výsledky těchto prací mohou znamenat, že oba typy ornamentů indikují různé aspekty kondice (Møller et Pomiankowski 1993).

Protože u mnoha druhů byl vztah melaninových ornamentů a kondičních indikátorů nalezen (příloha 1), je možné předpokládat, že melaninové opeření má potenciál signalizovat kondici. Velikost melaninového břišního ornamentu sýkory koňadry pozitivně koreluje s dominancí a agresivitou jedinců (Järvi et Bakken 1984; Pöysä 1988). Samci s větším pruhem se více starají o svá hnízda (Norris 1990a) a intenzivněji je brání před predátory (Norris 1990a; Quesada et Senar 2007), tvoří páry se samicemi produkujícími velké snůšky a vejce s vysokou hmotností žloutku (Remeš 2011) a mají potomky s větší životaschopností (Norris 1990b).

Ačkoliv výsledek této práce nepoukazuje na schopnost břišního melaninového ornamentu sýkory koňadry reflektovat kondici, jiné studie naznačují, že exprese melaninových ornamentů může být kondičně podmíněná. Vzhledem k úloze pruhu při pohlavním výběru u sýkory koňadry by bylo vhodné věnovat pozornost také jiným ukazatelům kondice. V rámci grantového projektu GA15-11782S budou analyzovány další hematologické parametry a míra růstu ocasních per.

5. Závěr

V této práci shrnuji aktuální informace o vztahu melaninových ornamentů ptáků a individuální kondice. Z literatury vyplývá, že vyjádření opeření založeného na melaninu může být kondičně závislé, kondice jedinců je mnohdy pozitivně indikována velikostí nebo sytostí barev ornamentálních znaků. Studie byly provedeny převážně na pěvcích, většinou na samcích. Nejvíce analyzovanou vlastností ornamentů byla velikost. U achromatických druhů je vztah kondičních znaků a melaninových ornamentů nalézán častěji než u druhů s melaninovým i karotenoidním opeřením. Studií zabývajících se feomelaninovými ornamenty je nedostatek.

Testoval jsem vztah mezi plochou melaninového břišního pruhu a kondičních parametrů sýkory koňadry. Výsledek analýzy nepotvrdil předpoklad, že mezi melaninovým opeřením a kondicí bude nalezena závislost – velikost břišního pruhu nekorelovala se standardizovanou hmotností, absolutním počtem leukocytů v krvi ani s délkou tarsu. Zohlednění dalších parametrů kondice by mohlo přispět k rozšíření poznatků o kondiční senzitivitě melaninového pruhu sýkory koňadry a vysvětlení úlohy tohoto ornamentu při pohlavním výběru.

Vyhodnocená data budou užita v projektu Grantové agentury České republiky Biologie stárnutí a senescence: mechanismy a dynamika u volně žijících ptáků (GA15-11782S).

6. Přehled literatury a použitých zdrojů

ACKER P., GRÉGOIRE A., RAT M., SPOTTISWOODE C. N., VAN DIJK R. E., PAQUET M., KADEN J. C., PRADEL R., HATCHWELL B. J., COVAS R., DOUTRELANT C., 2015: Disruptive viability selection on a black plumage trait associated with dominance. *Journal of Evolutionary Biology* 28/11: 2027-2041.

ADOBE SYSTEMS, 2012: Adobe Photoshop CS6 [ver. 13.0]. Online: <<https://www.adobe.com/products/photoshop.html>> [cit. 12. 4. 2016].

AKEO K., AMAKI S., SUZUKI T., HIRAMITSU T., 2000: Melanin granules prevent the cytotoxic effects of L-DOPA on retinal pigment epithelial cells in vitro by regulation of NO and superoxide radicals. *Pigment Cell Research* 13/2: 80-88.

ALONSO-ALVAREZ C., GALVÁN I., 2011: Free Radical Exposure Creates Paler Carotenoid-Based Ornaments: A Possible Interaction in the Expression of Black and Red Traits. *PLoS One* 6/4: e19403.

ANDERSON P. J. B., ROGERS Q. R., 2002: Cats Require More Dietary Phenylalanine or Tyrosine for Melanin Deposition in Hair than for Maximal Growth. *Journal of Nutrition* 132/7: 2037-2042.

ANDERSSON M., 1986: Evolution of Condition-Dependent Sex Ornaments and Mating Preferences: Sexual Selection Based on Viability Differences. *Evolution* 40/4: 804-816.

ANDERSSON S., PRAGER M., 2006: Quantifying Colors. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge (MA, USA): 41-89.

AVERILL C. K., 1923: Black wing tips. *The Condor* 25/2: 57-59.

BAGNARA J. T., MATSUMOTO J., FERRIS W., FROST S. K., 1979: Common Origin of Pigment Cells. *Science* 203/4379: 410-415.

BARRAL D. C., SEABRA M. C., 2004: The Melanosome as a Model to Study Organelle Motility in Mammals. *Pigment Cell Research* 17/2: 111-118.

BARROWCLOUGH G. F., SIBLEY F. C., 1980: Feather Pigmentation and Abrasion: Test of a Hypothesis. *The Auk* 97/4: 881-883.

BAUEROVÁ P., 2012: Ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální kondici a kvalitě prostředí. Dep. FŽP ČZU, Praha.

BORTOLOTTI G. R., BLAS J., NEGRO J. J., TELLA J. L., 2006: A complex plumage pattern as an honest social signal. *Animal Behaviour* 72/2: 423-430.

BROMMER, J. E., AHOLA K., KARSTINEN T., 2005: The colour of fitness: plumage coloration and lifetime reproductive success in the tawny owl. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 272/1566: 935-940.

- BENEDETTO J. P., ORTONNE J. P., VOULOT C., KHATCHADOURIAN C., PROTA G., THIVOLET J., 1981:** Role of thiol compounds in mammalian melanin pigmentation. I. Reduced and oxidized glutathione. *Journal of Investigative Dermatology* 77/5: 402-405.
- BONSER R. H. C., 1995:** Melanin and the Abrasion Resistance of Feathers. *The Condor* 97/2: 590-591.
- BONSER R. H. C., WITTER M. S., 1993:** Indentation Hardness of the Bill Keratin of the European Starling. *The Condor* 95/3: 736-738.
- BOROVANSKÝ J., 1994:** Zinc in pigmented cells and structures, interactions and possible roles. *Sborník lékařský* 95/4: 309-320.
- BOROVANSKÝ J., 1996:** Free radical activity of melanins and related substances: biochemical and pathobiochemical aspects. *Sborník lékařský* 97/1: 49-70.
- BOROVANSKÝ J., HORČIČKO J., DUCHOŇ J., 1976:** The hair melanosome: another tissue reservoir of zinc. *Physiologia Bohemoslovaca* 25/1: 87-91.
- BOWNESS J. M., MORTON R. A., 1952:** Distribution of copper and zinc in the eyes of fresh-water fishes and frogs. Occurrence of metals in melanin fractions from eye tissues. *Biomechanical Journal* 51/4: 530-535.
- BROWN M. E., 1996:** Assessing Body Condition in Birds. In: Nolan V. Jr., Ketterson E. D. [eds]: *Current Ornithology* 13. Plenum Press, New York: 67-135.
- BUCHANAN K. L., EVANS M. R., GOLDSMITH A. R., BRYANT M. D., ROWE L. V., 2001:** Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 268/1474: 1337-1344.
- BURTT E. H., 1979:** Tips on wings and other things. In: Burtt E. H. [ed.]: *The behavioral significance of color*. Garland STPM Press, New York: 75-110.
- BURTT E. H., 1986:** An Analysis of Physical, Physiological, and Optical Aspects of Avian Coloration with Emphasis on Wood-Warblers. *Ornithological Monographs* 38/1: 1-126.
- BURTT E. H., ICHIDA J. M., 1999:** Occurrence of Feather-Degrading Bacilli in the Plumage of Birds. *The Auk* 116/2: 364-372.
- BURTT E. H., ICHIDA J. M., 2004:** Gloger's Rule, Feather-Degrading Bacteria, and Color Variation among Song Sparrows. *The Condor* 106/3: 681-686.
- BUSH S. E., KIM D., MOYER B. T., LEVER J., CLAYTON D. H., 2006:** Is Melanin a Defense against Feather-Feeding Lice? *The Auk* 123/1: 153-161.
- CHAKAROV N., BOERNER M., KRÜGER O., 2008:** Fitness in common buzzards at the cross-point of opposite melanin–parasite interactions. *Functional Ecology* 22/6: 1062-1069.
- CHATELAIN M., GASPARINI J., JACQUIN L., FRANTZ A., 2014:** The adaptive function of melanin-based plumage coloration to trace metals. *Biology Letters* 10/3: 20140164.

- CHO E. S., SAHYOUN N., STEGINK L. D., 1981:** Tissue glutathione as a cyste(e)ine reservoir during fasting and refeeding of rats. *Journal of Nutrition* 111/5: 914-922.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L., 1999:** Multiple factors in the evolution of animal coloration. *Naturwissenschaften* 86/3: 123-132.
- DANIELS F., 1959:** The Physiological Effects of Sunlight. *Journal of Investigative Dermatology*: 32/2: 147-155.
- DAUWE T., EENS M., 2008:** Melanin- and carotenoid-dependent signals of great tits (*Parus major*) relate differently to metal pollution. *Naturwissenschaften* 95/10: 969-973.
- DOERING T. L., NOSANCHUK J. D., ROBERTS W. K., CASADEVALL A., 1999:** Melanin as a potential cryptococcal defence against microbicidal proteins. *Medical Mycology* 37/3: 175-181.
- DUCREST A. L., KELLER L., ROULIN A., 2008:** Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* 23/9: 502-510.
- DUNN P. O., GARVIN J. C., WHITTINGHAM L. A., FREEMAN-GALLANT C. R., HASSELQUIST D., 2010:** Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. *Functional Ecology* 24/1 149-158.
- EVANS M. R., GOLDSMITH A. R. NORRIS S. R. A., 2000:** The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47/3: 156-163.
- FIGUEROLA J., SENAR J. C., 2000:** Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the Great Tit *Parus major*. *Ibis* 142/3: 482-484.
- FISHER R., 1930:** The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford, UK.
- FITZE P. S., RICHNER H., 2002:** Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13/3: 401-407.
- FRANTÍK D., ROM J., KARNECKÁ J., 2008:** Čimický a Ďáblický háj. Online: <[http://envis.praha-mesto.cz/\(xynsph45wbtmp451oqpr3n5\)/zdroj.aspx?typ=4&Id=67837](http://envis.praha-mesto.cz/(xynsph45wbtmp451oqpr3n5)/zdroj.aspx?typ=4&Id=67837)> [cit. 12. 4. 2016].
- FREEMAN-GALLANT C. R., TAFF C. C., MORIN D. F., DUNN P. O., WHITTINGHAM L. A., TSANG S. M., 2010:** Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution* 64/4: 1007-1017.
- FOLSTAD I., KARTER A. J., 1992:** Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *The American Naturalist* 139/3: 603-622.
- GALVÁN I., ALONSO-ALVAREZ C., 2008:** An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *PLoS One* 3/10: e3335.

- GALVÁN I., ALONSO-ALVAREZ C., 2009:** The expression of melanin-based plumage is separately modulated by exogenous oxidative stress and a melanocortin. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 276/1670: 3089-3097.
- GALVÁN I., BIJLSMA R. G., NEGRO J. J., JARÉN M., GARRIDO-FERNÁNDEZ J., 2010:** Environmental constraints for plumage melanization in the northern goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Avian Biology* 42/5: 523-531.
- GEREMIA E., CORSARO C., BONOMO R., GIARDINELLI R., PAPPALARDO P., VANELLA A., SICHEL G., 1984:** Eumelanins as free radicals trap and superoxide dismutase activities in Amphibia. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 79/1: 67-69.
- GIRAUDEAU M., MATEOS-GONZALEZ F., COTÍN J., PAGANI-NUÑEZ E., TORNÉ-NOGUERA A., SENAR J. C., 2015:** Metal exposure influences the melanin and carotenoid-based colorations in great tits. *Science of the Total Environment* 532/1: 512-516.
- GLADBACH A., 2011:** Individual fitness correlates in consecutive years of pair bond in Upland Geese. Online: <https://edoc.ub.uni-muenchen.de/13488/1/Gladbach_Anja.pdf> [cit. 12. 4. 2016].
- GOLDSTEIN G., FLORY K. R., BROWNE B. A., MAJID S., ICHIDA J. M., BURTT E. H., 2004:** Bacterial Degradation of Black and White Feathers. *The Auk* 121/3: 656-659.
- GONZALEZ G., SORCI G., SMITH L. C., DE LOPE F., 2001:** Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociology* 50/6: 557-562.
- GRANDE J. M., NEGRO J. J., TORRES M. J., 2004:** The evolution of bird plumage colouration: a role for feather-degrading bacteria? *Ardeola* 51/2: 375-383.
- GRANT B. R., 1990:** The significance of subadult plumage in Darwin's finches, *Geospiza fortis*. *Behavioral Ecology* 1/2: 161-170.
- GRIFFITH S. C., 2000:** A trade-off between reproduction and a condition-dependent sexually selected ornament in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267/1448: 1115-1119.
- GRIFFITH S. C., PARKER T. H., OLSON V. A., 2006:** Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71/4: 749-763.
- GRUNST A. S., SALDAGO-ORTIZ J., ROTENBERRY J. T., GRUNST M. L., 2014:** Phaeomelanin- and carotenoid-based pigmentation reflect oxidative status in two populations of the yellow warbler (*Setophaga petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68/4: 669-680.
- GUINDRE-PARKER S., GILCHRIST H. G., BALDO S., LOVE O. P., 2013:** Alula size signals male condition and predicts reproductive performance in an Arctic-breeding passerine. *Journal of Avian Biology* 44/3: 209-215.

- GUINDRE-PARKER S., LOVE O. P., 2014:** Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *Journal of Avian Biology* 45/1: 29-33.
- HADLEY M. E., QUEVEDO W. C., 1966:** Vertebrate Epidermal Melanin Unit. *Nature* 209/5030: 1334-1335.
- HALPRIN K. M., OHKAWARA A., 1966:** Glutathione and human pigmentation. *Archives of Dermatology*: 94/3: 355-357.
- HEGYI G., SZIGETI B., TÖRÖK J., EENS M., 2007:** Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 38/6: 698-708.
- HILL G. E., 2000:** Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31/4: 559-566.
- HILL G. E., 2006:** Environmental Regulation of Ornamental Coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge (MA, USA): 507-560.
- HILL G. E., 2011:** Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters* 14/7: 625-634.
- HILL G. E., 2015:** Sexiness, Individual Condition, and Species Identity: The Information Signaled by Ornaments and Assessed by Choosing Females. *Evolutionary Biology* 42/3: 251-259.
- HILL G. E., BRAWNER W. B., 1998:** Melanin-Based Plumage Coloration in the House Finch is Unaffected by Coccidial Infection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265/1401: 1105-1109.
- HILL G. E., HOOD W. R., 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. *Journal of Experimental Biology* 212/8: 1225-1233.
- HORČIČKO J., BOROVIANSKÝ J., DUCHOŇ J., PROCHÁZKOVÁ B., 1973:** Distribution of zinc and copper in pigmented tissues. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie* 354/2: 203-204.
- HÓRAK P., SILD E., SOOMETS U., SEPP T., KILK K., 2010:** Oxidative stress and information content of black and yellow plumage coloration: an experiment with greenfinches. *Journal of Experimental Biology* 213/13: 2225-2233.
- HUDON J., OLIPHANT W., 1995:** Reflective organelles in the anterior pigment epithelium of the iris of the European starling *Sturnus vulgaris*. *Cell and Tissue Research* 280/2: 383-389.
- 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*. *Journal of Avian Biology* 42/1: 11-15.
- JAKOB E. M., MARSHALL S. D., UETZ G. W., 1996:** Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77/1: 61-67.

- JAWOR J. M., BREITWISCH R., 2003:** Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120/2: 249-265.
- JÄRVI T., BAKKEN M., 1984:** The function of the variation in the breast stripe of the Great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* 32/2: 590-596.
- JÄRVI T., RØSKAFT E., BAKKEN M., ZUMSTEG B., 1987:** Evolution of Variation in Male Secondary Sexual Characteristics: A Test of Eight Hypotheses Applied to Pied Flycatchers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20/3: 161-169.
- KASRAEE B., SORG O., SAURAT J. H., 2003:** Hydrogen peroxide in the presence of cellular antioxidants mediates the first and key step of melanogenesis: a new concept introducing melanin production as a cellular defence mechanism against oxidative stress. *Pigment Cell Research* 16/5: 571-571.
- KECK W. N., 1933:** Control of the Bill Color of the Male English Sparrow by Injection of Male Hormone. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 30/1: 1140-1141.
- KIAMA S.G., BHATTACHARJEE J., MAINA J. N., WEYRAUCH K. D., 1994:** A scanning electron microscope study of the pecten oculi of the black kite (*Milvus migrans*): possible involvement of melanosomes in protecting the pecten against damage by ultraviolet light. *Journal of Anatomy* 185/3: 637-642.
- KINGMA S. A., SZENTIRMAI I., SZÉKELY T., BÓKONY V., BLEEKER M., LIKER A., KOMDEUR J., 2008:** Sexual Selection and the Function of a Melanin-Based Plumage Ornament in Polygamous Penduline Tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62/8: 1277-1288.
- KODRIC-BROWN A., BROWN J. T., 1984:** Truth in Advertising: The Kinds of Traits Favored by Sexual Selection. *The American Naturalist* 124/3: 309-323.
- KORPIMAKI E., TOLONEN P., BENETT G. F., 1995:** Blood parasites, sexual selection and reproductive success of European kestrels. *Ecoscience* 2/4: 335-343.
- KOSE M., MAND R., MØLLER A. P., 1999:** Sexual selection for white tail spots in the Barn Swallow in relation to habitat choice by feather lice. *Animal Behaviour* 58/6: 1201-1205.
- KRIŠTÍN A., VALERA F., HOI C., HOI H., 2007:** Do melanin-based tail patterns predict individual quality and sex in Lesser Grey Shrikes *Lanius minor*? *Journal of Ornithology* 148/1: 1-8.
- LABOCHA M. K., SCHUTZ H., HAYES J. P., 2014:** Which body condition index is best? *Oikos* 123/1: 111-119.
- LENER A. B., FITZPATRICK T. B., 1950:** Biochemistry of melanin formation. *Physiological Reviews* 30/1: 91-126.
- LESSELLS C. M., BOAG P. T., 1987:** Unrepeatable Repeatabilities – A Common Mistake. *The Auk* 104/1: 116-121.
- LIBREOFFICE CONTRIBUTORS, 2015:** LibreOffice Calc [ver. 4.4.7]. Online: <<https://www.libreoffice.org/>> [cit. 12. 4. 2016].

- LUCAS A. M., STETTENHEIM P. R., 1972:** Avian Anatomy: Integument. In: *Agriculture handbook* 362. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- MAGOMEDOV N. M., DZHAFAROV A. I., YUSIFOV E. Y., 1990:** On melanin role in regulation of free-radical processes in the eye pigmental epithelium under the acute-hypoxia. *Biofizika* 35/6: 977-980.
- MASON K. A., FROST MASON S. K., 2000:** Evolution and Development of Pigment Cells: At the Crossroads of the Discipline. In: *17th International Pigment Cell Conference*. Nagoya, Japan: International Federation of Pigment Cell Societies, 1999. *Pigment Cell Research* 13/s8: 150-155.
- MCGINNESS J., PROCTOR P. H., 1973:** The importance of the fact that melanin is black. *Journal of Theoretical Biology* 39/3: 677-678.
- MCGRAW K. J., 2003:** Melanins, metals, and mate quality. *Oikos* 102/2: 402-406.
- MCGRAW K. J., 2006a:** Mechanics of Carotenoid-Based Coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge (MA, USA): 177-242.
- MCGRAW K. J., 2006b:** Mechanics of Melanin-Based Coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge (MA, USA): 243-294.
- MCGRAW, K. J., 2007:** Dietary mineral content influences melanin-based ornamental coloration. *Behavioral Ecology* 18/1: 137-142.
- MCGRAW, K. J., 2008:** An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell & Melanoma Research* 21/2: 133-138.
- MCGRAW K. J., HILL G. E., 2000:** Differential Effects of Endoparasitism on the Expression of Carotenoid- and Melanin-Based Ornamental Coloration. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267/1452: 1525-1531.
- MCGRAW K. J., MACKILLOP E. A., DALE J., HAUBER M. E., 2002:** Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205/23: 3747-3755.
- MCGRAW K. J., DALE J., MACKILLOP E. A., 2003:** Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53/2: 116-122.
- MILLAR J. S., HICKLING G. J., 1990:** Fasting Endurance and the Evolution of Mammalian Body Size. *Functional Ecology* 4/1: 5-12.
- MINIAS P., KACZMAREK K., WŁODARCZYK R., JANISZEWSKI T., 2014:** Melanin-based coloration covaries with fluctuating asymmetry, nutritional state and physiological stress response in common snipe. *Journal of Avian Biology* 45/1: 51-58.
- MONTGOMERIE R., 2006:** Analyzing Colors. In: Hill G. E., McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge (MA, USA): 90-147.

- MORENO J., MØLLER A. P., 2006:** Are melanin ornaments signals of antioxidant and immune capacity in birds? *Acta Zoologica Sinica* 52/1: 202-208.
- MORRIS J. G., YU S., ROGERS Q. R., 2002:** Red Hair in Black Cats Is Reversed by Addition of Tyrosine to the Diet. *Journal of Nutrition* 132/6: 1646S-1648S.
- MORRISON W. L., 1985:** What is the function of melanin? *Archives of Dermatology* 121/9: 1160-1163.
- MØLLER A. P., 1991:** Parasites, sexual ornaments, and mate choice in the Barn Swallow. In: Loye J. E., Zuk M. [eds]: *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution, and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford: 328-343.
- MØLLER A. P., POMIANKOWSKI A., 1993:** Why Have Birds Got Multiple Sexual Ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32/3: 167-176.
- MUCK C., GOYMANN W., 2011:** Throat patch size and darkness covaries with testosterone in females of a sex-role reversed species. *Behavioral Ecology* 22/6: 1312-1319.
- MUNDY N. I., 2005:** A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage colouration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 272/1573: 1633-1640.
- NIECKE M., HEID M., KRÜGER A., 1999:** Correlations between melanin pigmentation and element concentration in feathers of White-tailed Eagles (*Haliaeetus albicilla*). *Journal of Ornithology* 140/3: 355-362.
- NIECKE M., ROTHLAENDER S., ROULIN A., 2003:** Why Do Melanin Ornaments Signal Individual Quality? Insights from Metal Element Analysis of Barn Owl Feathers. *Oecologia* 137/1: 153-159.
- NORRIS K. J., 1990a:** Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27/4: 275-281.
- NORRIS K. J., 1990b:** Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26/2: 129-138.
- NORRIS K. J. 1993:** Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits *Parus major*. *Nature* 362/6420: 537-539.
- OHTSUKA Y., YABUNAKA N., FUJISAWA H., WATANABE I., AGISHI Y., 1994:** Effect of thermal stress on glutathione metabolism in human erythrocytes. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 68/1: 87-91.
- OWENS I. P. F., BURKE T., 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* 144/1: 76-100.
- PAREJO D., SILVA N., DANCHIN E., AVILES J. M., 2011:** Informative content of melanin-based plumage colour in adult Eurasian kestrels. *Journal of Avian Biology*: 42/1: 49-60.

- PARKER T. H., STANSBERRY B. M., BECKER C. D., GIPSON P. S., 2003:** Do Melanin- or Carotenoid-Pigmented Plumage Ornaments Signal Condition and Predict Pairing Success in the Kentucky Warbler? *The Condor* 105/4: 663-671.
- PEKÁR S., BRABEC M., 2009:** Moderní analýza biologických dat. 1. Zobecněné lineární modely v prostředí R. Scientia, Praha.
- PIAULT R., VAN DEN BRINK V., ROULIN A., 2012:** Condition-dependent expression of melanin-based coloration in the Eurasian kestrel. *Naturwissenschaften* 99/5: 391-396.
- POIANI A., GOLDSMITH A. R., EVANS M. R., 2000:** Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavior Ecology and Sociology* 47/4: 230-242.
- POSTON J. P., HASSELQUIST D., STEWART I. R. K., WESNEAT D. K., 2005:** Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour* 70/5: 1171-1181.
- POTTERF S. B., VIRADOR V., WAKAMATSU K., FURUMURA M., SANTIS C., ITO S., HEARING V. J., 1999:** Cysteine transport in melanosomes from murine melanocytes. *Pigment Cell Research* 12/1: 4-12.
- PÖYSÄ H., 1988:** Feeding consequences of the dominance status in Great Tit *Parus major* groups. *Ornis Fennica* 65/2: 69-75.
- PRICE D. K., BURLEY N. T., 1994:** Constraints on the Evolution of Attractive Traits: Selection in Male and Female Zebra Finches. *The American Naturalist* 144/6: 908-934.
- PROTA G., 1992a:** An Introduction to Melanin Research. In: Prota G.: *Melanins and Melanogenesis*. Academic Press, New York: 1-13.
- PROTA G., 1992b:** Melanin-Producing Cells. In: Prota G.: *Melanins and Melanogenesis*. Academic Press, New York: 14-33.
- PRUM R. O., WILLIAMSON S., 2002:** Reaction-Diffusion Models of within-Feather Pigmentation Patterning. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 269/1493: 781-792.
- QUESADA J., 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* 37/6: 609-616.
- QUESADA J., SENAR J. C., 2007:** The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defence in the Great Tit. *Ethology* 113/7: 640-647.
- R CORE TEAM, 2015:** R: A language and environment for statistical computing [ver. 3.2.3]. Online: <<https://www.r-project.org/>> [cit. 12. 4. 2016].
- RAWLES M. E., 1944:** The migration of melanoblasts after hatching into pigment-free skin grafts of the common fowl. *Physiological Zoology* 17/2: 167-183.

- REMEŠ V., 2011:** Yolk androgens in great tit eggs are related to male attractiveness, breeding density and territory quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65/6: 1257-1266.
- RILEY P. A., 1992:** Materia melanica: further dark thoughts. *Pigment Cell Research* 5/3: 101-106.
- RILEY P. A., 1997:** Melanin. *International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 29/11: 1235-1239.
- RIYAH S., MATS BJÖRKLUND M., ÖDEEN A., SENAR J. C., 2015:** No association between the melanocortin-1 receptor (MC1R) and black belly stripe size variation in the Great Tit *Parus major*. *Bird Study* 62/1: 150-152.
- ROBBINS L. S., NADEAU J. H., JOHNSON K. R., KELLY M. A., ROSELLI-REHFUSS L., BAACK E., MOUNTJOY K. G., CONE R. D., 1993:** Pigmentation phenotypes of variant extension locus alleles result from point mutations that alter MSH receptor function. *Cell* 72/6: 827-834.
- ROSENDORF P., 2006:** Přírodní památka Ládvi a Ďáblický háj. Online: <http://csop-krivatec.cz/file_download/13/PP_Ladvi_web.pdf> [cit 01-01-2016].
- ROULIN A., JUNGI T. W., PFISTER H., DIJKSTRA C., 2000:** Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267/1446: 937-941.
- ROULIN A., RIOLS C., DIJKSTRA C., DUCREST A. L., 2001:** Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology* 12/1: 103-110.
- ROULIN A., DAUWE T., BLUST R., EENS M., BEAUD M., 2006:** A link between eumelanism and calcium physiology in the barn owl. *Naturwissenschaften* 93/9: 426-430.
- ROULIN A., DUCREST A. L., 2013:** Genetics of colouration in birds. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 24/6-7: 594-608.
- RÓŽANOWSKA M., SARNA T., LAND E. J., TRUSCOTT T. G., 1999:** Free radical scavenging properties of melanin interaction of eu- and pheo-melanin models with reducing and oxidising radicals. *Free Radical Biology and Medicine* 26/5-6: 518-525.
- SÁNCHEZ-FERRER A., RODRÍGUEZ-LÓPEZ J. N., GARCÍA-CÁNOVAS F., GARCÍA-CARMONA. F., 1995:** Tyrosinase: a comprehensive review of its mechanism. *Biochimica et Biophysica Acta-Protein Structure and Molecular Enzymology* 1247/1: 1-11.
- SCHAMBER J. L., ESLER D., FLINT P. L., 2009:** Evaluating the validity of using unverified indices of body condition. *Journal of Avian Biology* 40/1: 49-56.
- SHCHERBA V. V., BABITSKAYA V. G., KURCHENKO V. P., IKONNIKOVA N. V., KUKULYANSKAYA T. A., 2000:** Antioxidant properties of fungal melanin pigments. *Applied Biochemistry and Microbiology* 36/5: 491-495.

SCHIÖTH H. B., HAITINA T., LING M. K., RINGHOLM A., FREDRIKSSON R., CERDÁ-REVERTER J. M., KLOVINS J., 2005: Evolutionary conservation of the structural, pharmacological, and genomic characteristics of the melanocortin receptor subtypes. *Peptides* 26/10: 1886-1900.

SENAR J. C., POLO V., URIBE F., CAMERINO M., 2000: Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour* 59/1: 103-110.

SENAR J., C., FIGUEROLA J., DOMÈNECH J., 2003: Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90/5: 234-237.

SHAWKEY M. D., PILLAI S. R., HILL G. E., 2003: Chemical Warfare? Effects of Uropygial Oil on Feather-Degrading Bacteria. *Journal of Avian Biology* 34/4: 345-349.

SIES H., 1997: Oxidative stress: oxidants and antioxidants. *Experimental physiology* 82/2: 291-295.

SIGEL H., 1986: Concepts on Metal Ion Toxicity. In: *Metal Ions in Biological Systems* 20: Marcel Dekker Inc., New York.

SLAGSVOLD T., LIFJELD J. T., 1992: Plumage Color is a Condition-Dependent Sexual Trait in Male Pied Flycatchers. *Evolution* 46/3: 825-828.

STRASSER R., SCHWABL H., 2004: Yolk testosterone organizes behavior and male plumage coloration in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56/5: 491-497.

ŠŤASTNÝ K., HUDEC K. [eds], 2011: Rod *Parus* Linnaeus – Sýkora. In: Šťastný K., Hudec K. [eds]: *Fauna ČR: Ptáci* 3/2. Academia, Praha, 703-713.

SURMACKI A., STĘPNIEWSKI J., STĘPNIEWSKA M., 2015: Juvenile sexual dimorphism, dichromatism and condition-dependent signaling in a bird species with early pair bonds. *Journal of Ornithology* 156/1: 65-73.

SVOBODOVÁ J., GABRIELOVÁ B., SYNEK P., MARŠÍK P., VANĚK T., ALBRECHT T., VINKLER M., 2013: The health signalling of ornamental traits in the Grey Partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Ornithology* 154/3: 717-725.

TRINKAUS J. P., 1948: Factors concerned in the response of melanoblasts to estrogen in the brown Leghorn fowl. *Journal of Experimental Zoology* 109/1: 135-169.

VGHÚ 2012: Digitální model území 25. Vojenský geografický a hydrometeorologický úřad, Dobruška. Online: <<https://geoportal.gov.cz/web/guest/map/>> [cit. 12. 4. 2016].

VINKLER M., SCHNITZER J., MUNCLINGER P., VOTÝPKA J., ALBRECHT T., 2010: Haematological health assessment in a passerine with extremely high proportion of basophils in peripheral blood. *Journal of Ornithology* 151/4: 841-849.

- WAKAMATSU K., ITO S., 2002:** Advanced Chemical Methods in Melanin Determination. *Pigment Cell Research* 15/3: 174-183.
- WALKER W. P., GUNN T. M., 2010:** Shades of meaning: the pigment-type switching system as a tool for discovery. *Pigment Cell & Melanoma Research* 23/4: 485-495.
- WARD J. M., BLOUNT J. D., RUXTON G. D., HOUSTON D. C., 2002:** The adaptive significance of dark plumage for birds in desert environments. *Ardea* 90/2: 311-323.
- WEST P. M., PACKER C., 2002:** Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science* 297/5585: 1339-1343.
- WHITTINGHAM L. A., FREEMAN-GALLANT C. R., TAFF C. C., DUNN P. O., 2015:** Different ornaments signal male health and MHC variation in two populations of a warbler. *Molecular Ecology* 24/7: 1584-1595.
- WIEBE K. L., VITOUSEK M. N., 2015:** Melanin plumage ornaments in both sexes of Northern Flicker are associated with body condition and predict reproductive output independent of age. *The Auk* 132/2: 507-517.
- WOLF B. O., WALSBERG G. E., 2000:** The role of plumage in heat transfer processes in birds. *American Zoologist* 40/4: 575-584.
- YU S., ROGERS Q. R., MORRIS J. G., 2001:** Effect of low levels of dietary tyrosine on the hair colour of cats. *Journal of Small Animal Practice* 42/4: 176-180.
- YU M. K., YUE Z. C., WU P., WU D. Y., MAYER J. A., MEDINA M., WIDELITZ R. B., JIANG T. X., CHUONG C. M., 2004:** The biology of feather follicles. *International Journal of Developmental Biology* 48/2-3: 181-191.
- ZAHAVI A., 1975:** Mate Selection – A Selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53/1: 205-214.
- ZUK M., JOHNSON K., THORNHILL R., LIGON J. D., 1990:** Parasites and Male Ornaments in Free-Ranging and Captive Red Jungle Fowl. *Behaviour* 114/1-4: 232-248.

7. Přílohy

Příloha 1: Studie zabývající se vztahem melaninových ornamentů a kondice.

Druh	Řád	Opeření	Kondice	Korelace	Reference
Achromatické druhy					
<i>Ficedula hypoleuca</i>	pěvci	zbarvení těla	hmotnost při opeřování	+	Järvi et al. 1987
<i>Ficedula hypoleuca</i>	pěvci	zbarvení těla	hmotnost při opeřování	+	Slagsvold et Lifjeld 1992
<i>Geospiza fortis</i>	pěvci	zbarvení těla	přežití	-	Grant 1990
<i>Lanius minor</i>	pěvci	velikost ocasních skvrn	přežití	0	Krištín et al. 2007
<i>Passer domesticus</i>	pěvci	velikost hrdelní plošky	přežití	+	Griffith 2000
<i>Plectrophenax nivalis</i>	pěvci	velikost křídélkové plošky	IgY v plazmě	+	Guindre-Parker 2013
<i>Remiz pendulinus</i>	pěvci	velikost masky	hmotnost	+	Kingma et al. 2008
<i>Philetairus socius</i>	pěvci	velikost náprsňní plošky	tělesná kondice	+	Acker et al. 2015
<i>Charadrius morinellus</i>	dlohokřídli	zbarvení těla	hmotnost	+	Owens et al. 1994
<i>Gallinago gallinago</i>	dlohokřídli	velikost plošky pod křídlem	triglyceridy, proteiny a albumin v plazmě, poměr H/L	+	Minias et al. 2014
<i>Accipiter gentilis</i>	dravci	koncentrace eumelaninu na kostrči	tělesná kondice	+	Galván et al. 2010
<i>Falco tinnunculus</i>	dravci	velikost ocasních pruhů, zbarvení kostrče	tělesná kondice	+	Parejo et al. 2011
<i>Falco tinnunculus</i>	dravci	velikost ocasních pruhů	tělesná kondice	+	Piault et al. 2012
<i>Strix aluco</i>	sovy	zbarvení těla	odchovaná mláďata	+	Brommer et al. 2005
<i>Alectoris rufa</i>	hrabaví	velikost břišní plošky	H/L poměr	-	Bortolotti et al. 2006
<i>Chloephaga picta</i>	vrubozobí	zbarvení zrcátka	tělesná kondice	+	Gladbach 2011
<i>Turnix suscitator</i>	krátkokřídli	zbarvení a velikost hrdelní plošky	tělesná kondice	+	Muck et Goymann 2011

Druh	Řád	Opeření	Kondice	Korelace	Reference
Chromatické druhy					
<i>Carduelis tristis</i>	pěvci	zbarvení a velikost čepičky	kokdiciální infekce a hmotnost	0	McGraw and Hill 2000
<i>Carduelis tristis</i>	pěvci	zbarvení a velikost čepičky	kokdiciální infekce a hmotnost	0	Hill et al. 2009
<i>Carduelis chloris</i>	pěvci	plocha břišní plošky	H/L poměr	-	Bortolotti et al. 2006
<i>Carduelis chloris</i>	pěvci	zbarvení špičky ocasu	erytrocytové GSH / MDA v plazmě	- / +	Hörak et al. 2010
<i>Carduelis spinus</i>	pěvci	velikost náprsní plošky	hmotnost	+	Senar et al. 2000
<i>Geothlypis trichas</i>	pěvci	velikost masky	přežití, hmotnost, IgY v plazmě	+ / 0 (různé populace)	Dunn et al. 2010
<i>Geothlypis trichas</i>	pěvci	velikost masky	přežití, hmotnost	0	Freeman-Gallant et al. 2010
<i>Geothlypis trichas</i>	pěvci	velikost masky	MHC II	+ / 0 (různé populace)	Whittingham et al. 2015
<i>Panurus biarmicus</i>	pěvci	velikost loreální a hřbetní plošky	tělesná kondice	+	Surmacki et al. 2015
<i>Parus major</i>	pěvci	velikost a reflektance břišního pruhu	zamoření blechami	+ / 0	Fitze and Richner 2002
<i>Parus major</i>	pěvci	velikost břišního pruhu	tělesná kondice	0	Senar et al. 2003
<i>Parus major</i>	pěvci	velikost břišního pruhu	tělesná kondice	0	Hegyi et al. 2007
<i>Setophaga petechia</i>	pěvci	zbarvení břišních proužků	oxidační stres	+	Grunst et al. 2014
<i>Taeniopygia guttata</i>	pěvci	velikost náprsního pruhu	přežití	-	Price et Burley 1994
<i>Oporornis formosus</i>	pěvci	velikost masky	tělesná kondice	+	Parker et al. 2003
<i>Colaptes auratus</i>	šplhavci	velikost ocasních plošek, plošky na líci, zbarvení hrdelní plošky	tělesná kondice a velikost	+	Wiebe et Vitousek 2015
<i>Perdix perdix</i>	hrabaví	velikost náprsního ornamentu	H/L poměr	+	Svobodová et al. 2013