

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**SEKUNDÁRNÍ POHLAVNÍ ZNAKY OBRATLOVCŮ A
JEJICH VZTAH K STÁRNUTÍ**

**Secondary sexual traits of vertebrates and their
relationship to ageing**

Bakalářská práce

Bakalant: Lenka Pelikánová

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

2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Lenka Pelikánová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Sekundární pohlavní znaky obratlovců a jejich vztah k stárnutí

Název anglicky

Secondary sexual traits of vertebrates and their relationship to ageing

Cíle práce

Pohlavním výběr vede k evoluci specifických druhotných pohlavních znaků. Tyto znaky mají často ornamentální povahu a mohou fungovat jako indikátory kvality jedince při výběru partnera. Vzhledem k tomu, že exprese ornamentů je často náročná na nutriční zdroje, mohou některé ornamente fungovat jako signály schopnosti nalézt dostatek kvalitní potravy (Hill et al. 2002) a mohou tudíž pozitivně korelovat s věkem a zkušenostmi jedince (Rosenthal & Hebets 2015; Ohlsson et al. 2002). Na druhou stranu zhoršování fyziologických funkcí v průběhu stárnutí však může naopak působit na expresi znaku s přibývajícím věkem negativně (Osmond et al. 2013; Cornwallis et al. 2014). Vztahem mezi expresí ornamentů a stárnutím se bude zabývat tato práce.

1. Práce podá přehled o studiích, které testovaly vztahy mezi expresí ornamentů, věkem a přežíváním.
2. Dále bude testovat vztah mezi plochou břišního ornamentu a věkem sýkory koňadry.

Metodika

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

Doporučený rozsah práce

20 stran

Klíčová slova

ornament, přežívání, senescence, signál, věk

Doporučené zdroje informací

Cornwallis C, Dean R, Pizzari T 2014. Sex-Specific Patterns of Aging in Sexual Ornaments and Gametes. *Am Nat* 184: E66–E78

Hill GE, Caron Y, Inouye CY and Montgomerie R 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1119–1124

Ohlsson T, Smith HG, Råberg L, Hasselquist D 2002. Pheasant Sexual Ornaments Reflect Nutritional Conditions during Early Growth. *Proc Biol Sci* 269: 21–27

Osmond MM, Reudink MW, Germain RR, Marra PP, Nocera JJ, Boag PT et al. 2013. Relationships between carotenoid-based female plumage and age, reproduction, and mate colour in the American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Can J Zool* 91: 589–595

Rosenthal MF, Hebets EA 2015. Temporal patterns of nutrition dependence in secondary sexual traits and their varying impacts on male mating success. *Anim Behav* 103: 75–82

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2020

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 9. 3. 2020

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 09. 03. 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod odborným vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D., a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu, ze kterých jsem čerpala. Plochu melaninového ornamentu jsem neanalyzovala, data mi byla poskytnuta. Podílela jsem se na sběru dat v terénu.

V Říčanech dne 29.6.2020

.....
Pelikánová Lenka

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, kteří se podíleli na sběru dat sýkory koňadry. Také bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům, kteří mě podporovali během celého studia.

V Říčanech dne 29.6.2020

.....
Pelikánová Lenka

Abstrakt

Sekundární pohlavní znaky vznikly díky pohlavnímu výběru, přičemž kvalita a exprese nese rozdílné reprodukční úspěchy jedince. Pohlavní dimorfismus je evolucí pohlavního výběru a důvod vzniku druhotných sexuálních znaků. Ty jsou většinou ornamentální a snaží se zaujmout druhé pohlaví. Fungují i jako indikátory kvality a fitness jedince. Životaschopnost je signalizována dvěma způsoby. Přímo, kdy exprese signalizuje kondici a předpovídá budoucí přežívání, nebo nepřímo, kdy je ornament vázán na věk a ornament mají pouze jedinci, kteří byli schopni dožít se vysokého věku. Naopak ve vyšším věku může ornament vlivem senescence degradovat a jeho exprese slábné. Cílem bakalářské práce je porovnat studie, které se zabývají sekundárními pohlavními znaky. Z rešerše jsem zjistila, že u různě starých jedinců je rozdílná exprese ornamentů, ve většině případů pozitivně korelují s věkem. V mé vlastní práci jsem zjistila, že roční samci sýkory koňadry mají menší melaninový ornament, starší jedinci měli ornamente větší.

Klíčová slova: přežívání, senescence, signál, věk, ornament

Abstract

Secondary sexual traits arised because of sexual selection. Quality and expression carry different reproductive successes of the individual. Sexual dimorphism is a part of the evolution of sexual selection. Another reason for making secondary sexual traits is to try to capture attentions of the opposite sex (these traits are mostly oramental). Traits mentioned above also work as the indicators of individuals quality and fitness. Viability can be expressed in two ways. Either directly, when expression singsnals the condition and predicts future surviving, or indirectly, when an ornament is age-dependent and is only available to individuals who have been able to reach a high age. Conversely, at higher age, the ornament may degrade due to senescence, and its expression fade. The aim of this thesis is to compare studies dealing with secondary sexual traits. In the papers I read I found out that the expression of ornaments is different in individuals with different age. In most papers they are significant due to agiing. In my own work, I found out that one year olds males have a smaller melanin ornament than older individuals who have larger ornaments.

Key words: surviving, aging, signal, age, ornament

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce.....	2
3. Evoluce sekundárních pohlavních znaků	3
3.1 Pohlavní výběr vs. přírodní výběr	3
3.2 Evoluční hypotézy.....	4
3.3 Stárnutí	5
3.4 Vývoj sekundárních znaků	7
3.5 Sekundární pohlavní znaky ptáků	8
4. Vztahy mezi ornamenti, věkem a přežíváním	10
4.1 Karotenoidní ornamenti.....	10
4.2 Melaninové ornamenti.....	13
4.3 Strukturální zbarvení	16
4.4 Bílé zbarvení	17
4.5 Prodloužená pera.....	19
4.6 Laloky a hřebínky	22
4.7 Zpěv.....	23
5. Diskuze k literární rešerši.....	25
6. Vlastní práce	32
6.1 Metodika.....	32
6.2 Výsledky a diskuze.....	34
7. Závěr	37
8. Bibliografie.....	38
9. Seznam obrázků, tabulek a grafů.....	49

1. Úvod

Pohlavní výběr je jeden ze základních evolučních mechanismů a závisí na rozdílném reprodukčním úspěchu jedince (Darwin, 1871). Úspěch jedince a jeho atraktivita u druhého pohlaví je dána expresí druhotných pohlavních znaků a předpokládá se, že vypovídá o kvalitě jedince (Pfennig, 1998). Nejlépe se tyto sekundární znaky zkoumají u ptáků. Proto se v této práci budu zabývat ptáky a studii, které zkoumají sekundární pohlavní znaky a jejich vztah ke stáří. Tyto sekundární pohlavní znaky mohou korelovat se schopností vyššího přežívání, kterému musíme věnovat pozornost (Andersson, 1994). Většinou se sekundární pohlavní znaky vyvíjí v nápadné struktury, které mohou schopnost přežívání naopak omezovat, ba dokonce i snižovat fitness jedince (Kirkpatrick, 1986).

Některé ornamenty slouží jako signál kondice a vykazují schopnost jedince získat kvalitní a nutričně bohaté zdroje a tím pádem starší a zkušenější jedinci mají zpravidla nápadnější ornamenty. Na druhou stranu stárnutí zhoršuje fyziologické funkce a může působit negativně na ornamenty, které postupem času degradují a opotřebovávají se (Osmond et al., 2013). Stále není mnoho empirických studií, které by prokazovaly vliv ornamentu na stárnutí jedince. Víme ale, že některé ornamenty, zejména karotenoidní a melaninové, mohou souviset s kvalitou jedince. Jejich exprese závisí na potravě a schopnosti ji získat. Tato schopnost může pozitivně korelovat s věkem a zkušenostmi jedince (Rosenthal & Hebets, 2015). Na druhou stranu může působit negativně senescence, která znaky může degradovat.

Cílem bakalářské práce je porovnat studie, které se zabývaly expresí druhotných pohlavních znaků a jejich vztahu k stárnutí. Díky možnosti zpětného odchyty, ale i díky viditelnosti znaků (karotenoidní, melaninové, bílé atd.) se tyto znaky dobře sledují u ptáků. U ostatních obratlovců je toto zkoumání těžší, proto se v mé práci zaměřím na ptáky. Nejdříve popíšu evoluci sekundárních znaků a evoluční hypotézy. Poté pomocí odborných článků vysvětlím vznik jednotlivých druhotných znaků a jejich vztah ke stárnutí. Vynechala jsem porfyrinové struktury, protože jsem nenašla žádné studie, které by se jimi zabývaly. V praktické části práce budu u samců sýkory koňadry (*Parus major*) testovat, zda velikost břišního melaninového ornamentu souvisí s jejich věkem. Předpokládám, že se plocha melaninového ornamentu bude s věkem zvětšovat.

2. Cíle práce

Cílem rešeršní části práce je porovnat studie, které se zaměřují na sekundární pohlavní znaky ptáků a jejich souvislost k stárnutí a přežívání. Hlavní otázkou mé práce je, zda se exprese ornamentů liší u různě starých jedinců a zda jsou rozdíly podmíněny přežíváním a fitness jedince, či je exprese ornamentu ovlivněna stárnutím jedince.

V druhé části budu testovat souvislost břišního melaninového ornamentu s věkem jedinců sýkory koňadry (*Parus major*). Jako další kondiční parametry budou použity váha a délka tarsu jedince. V práci předpokládám pozitivní souvislost mezi věkem a velikostí břišního melaninového pruhu.

3. Evoluce sekundárních pohlavních znaků

3.1 Pohlavní výběr vs. přírodní výběr

Přírodní výběr je důležitý nejen pro přežívání, ale i k vytváření rozdílů, které dávají jedincům větší šanci na přežití. Pohlavní výběr je spojen s existencí takových struktur (např. ornamenty), které odráží rozdílný reprodukční úspěch mezi jedinci. (Darwin, 1871). Jedním z předních vlivů na oba tyto výběry jsou ekologické faktory jako jsou zdroje potravy, predace a prostředí ve kterém žijí. Přírodní selekce závisí na vztazích mezi jedinci a jejich prostředím. Na rozdíl od toho sexuální selekce závisí na interakci mezi danými jedinci, a díky tomu dochází ke vzniku pohlavního dimorfismu. Ekologické rozdíly by mohly napomáhat udržet pohlavní dimorfismus ve znacích, jako je velikost jedince, přestože to primárně souvisí se sexuálním výběrem (Slatkin, 1983). Evoluční teorie stárnutí předpovídá, že vlastnosti související s tělesným postižením, včetně reprodukčního výkonu, budou mít starší jedinci nižší, protože síla výběru klesá. Naopak teorie sexuálního výběru předpovídá, že se samčí reprodukční výkon bude s věkem zvyšovat (Maklakov et al., 2009).

Snaha a schopnost uspět při pohlavním výběru měly za následek vyvinutí celé škály ornamentů, kterým říkáme sekundární sexuální znaky. Pro každý druh se tyto znaky liší (Andersson, 1994). Sexuální dimorfismus se utváří díky kompetici mezi samci a také díky určitým preferencím samic (Lande, 1981). Samice dávají přednost samcům, kteří mají extrémně vyvinuté ornamenty. Z tohoto důvodu se mohou ornamenty vyvíjet do takových rozměrů, že mohou ovlivnit schopnost přežití samců (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Někdy je sekundární pohlavní znak společný jak pro kompetici, tak i pro výběr samic (Andersson, 1994). Sexuální selekci podléhají většinou samci, ale není tomu výhradně tak, čemuž se věnuje tzv. Darwin-Batemanovo paradigma. Jedním z důvodů větší proměnlivosti reprodukčního úspěchu je větší chťič se spářit a zároveň vybíravost partnerek. Na rozdíl od samic samci získávají výhody z vícero páření (Ah-King, 2011). Samice dávají přednost samcům, kteří jim mohou nabídnout lepší benefity, např. v podobě potravních zdrojů. Předpokládáme však, že samice se snaží těžit z fyzické kondice a kvalit samce, které následně budou předány potomkům (Neff & Pitcher, 2005).

Ve zvířecí říši rozlišujeme monogamii a polygamii. U polygamií živočichů je větší pohlavní dimorfismus než u monogamií (Nunney, 1993). V těchto systémech si polygamií samci udržují harémy se samicemi. Samci mezi sebou bojují

o harémy a vzájemnou dominanci. Samci se páří s většinou samic, kdežto samice pouze s jedním samcem. U dominantní polygynie dochází k neustálým soubojům mezi samci, kteří bojují o dominantní samice. Ty se mohou pářit i s více samci (Nunney, 1993). Typickými představiteli této strategie jsou tzv. lekové druhy například dropovítí či tetřevovítí (Chargé et al., 2010). U sociálně monogamních druhů se zvířata párují a vychovávají spolu potomky, ale může docházet i k mimo párovému plození potomků (Invernizzi & Gilman, 2015). Monogamie převládá u druhů, kde je zapotřebí péče o mladé obou dvou rodičů. Polygamie je právě proto rozšířená u druhů, kde se o potomky stará převážně jen jeden z rodičů, nebo u druhů, kde je rodičovská péče minimální, nebo v případě, že příroda poskytuje dostatek potravy a tak se o mláďata může postarat pouze jeden z rodičů (Nunney, 1991).

3.2 Evoluční hypotézy

Máme několik hypotéz týkajících se evoluce sekundárních pohlavních znaků. První hypotézou je hypotéza sexy synů (*the sexy son hypothesis*) testována například u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) (Evans, Gustafsson, & Sheldon, 2011), která spočívá v nepřímém přínosu pro samici spářící se samcem, který je preferován ostatními samicemi. Potomek poté zdědí po samci atraktivní znak, a proto je jeho šance na nalezení partnerky vyšší. Pro samice je tedy přínosem to, že její potomci budou atraktivní a zanechají tím pádem větší množství potomků. Evoluce výrazných znaků usnadňuje fakt, že u potomstva samic, které preferují nějaký určitý znak, dojde ke kombinaci genů pro preferenci výrazných ornamentů. Genetická vazba se fixuje preferencí ornamentu a kondicí samců, která usnadňuje další šíření genů. Ze suboptimálního hlediska přírodního výběru nejspíše vznikla evoluce fenotypu a atraktivity pro samčí fitness. Znak a jeho evoluce k větší extravagantnosti probíhá pomocí runaway procesu, ale pouze do té doby, než se ornament stává naopak zátěží pro přežití živočicha (Fisher 1930).

Hypotéza smyslového tahu (*the sensory choice hypothesis*) předpokládá, že se ornament vyvíjí na základě citlivosti smyslů k barvám a strukturám. Tuto hypotézu reprezentují především ryby druhu *Pundamilia*. Díky získaným preferencím na základě smyslového vnímání vzniká preference k ornamentu (Arak & Enquist, 1993). Tyto signály napodobují podměty, které vyvolávají jak pozitivní, tak negativní reakci v opačném pohlaví. Napodobují například oblíbenou potravu, či predátora.

I negativní reakce je pro samce přínosná. Samice ztuhne a samec se může přiblížit a spářit se (Pascoal et al., 2016).

Indikátorová hypotéza (the *indicator hypothesis*) nám říká, že ornamenty mohou fungovat jako signály kvalit, kterými samec disponuje (kondice, zdravotní stav). Samice si vybírají kvalitní samce, aby získaly výhody. Vyplývá to ze studie živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) (Grether, 2000). Mezi přímé výhody patří materiální věci. Samec se stará o samici a mláďata, dokáže obstarat potravu, zprostředkuje přístup do teritoria s úkrytem. Chrání je také před predátory a pomáhají s péčí o mladá. Přímou výhodou je také kvalita spermií a s tím spojená vyšší pravděpodobnost oplození vajíček. Tohle vše má vliv na fitness a reprodukční úspěch jedince (Wagner, 2011).

Nepřímé výhody znamenají dobré geny a nesou tedy nepřímý užitek pro samice. Kvalitní geny samec předává potomkům, proto se další hypotéza nazývá hypotéza dobrých genů (the *good genes hypothesis*). Kvalita genotypu a vitalita samce se odráží jako atraktivita jeho ornamentu. Mezi zástupce reprezentující tuto hypotézu patří i sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*) (Hadfield et al., 2006). Potomek zdědí výrazný ornament a schopnost přežít po otci a po matce zdědí geny, které preferují daný znak. Vede to k lepšímu reprodukčnímu úspěchu mláďat, ale i k jejich přežívání. Podmínkou však je, aby tyto geny byly dědičné (Bertram et al., 2016). Kondice a odolnost vůči chorobám spolu úzce souvisí. Samice proto vybírají samce podle výraznějších ornamentů, protože to je znak, který vykazuje odolnost vůči parazitům. Tuto hypotézu nazýváme *Hamilton-Zuk hypothesis* (Møller, 1991).

Hypotéza hendikepů (the *handicap hypothesis*) se váže na předchozí hypotézu. Rozumíme tím, že druhotný znak se stává hendikepem, pokud je pro nositele nákladný a zároveň snižuje pravděpodobnost přežití, jako je tomu například u pávů korunkatých (*Pavo cristatus*) (Manning, 1989). Pokud se jedinec dožije dospělosti, je nositelem genů pro vysokou životaschopnost. Kvalitní ornamenty si mohou dovolit pouze kvalitní jedinci (Kirkpatrick, 1986). Intenzivnější ornamenty se vytvářejí do doby, kdy jsou stále preferovány samicemi a dokud jsou samci schopni přežít a dožít se dalšího období rozmnožování (Zahavi, 1975).

3.3 Stárnutí

Senescence neboli stárnutí je proces, který zkoumají evoluční biologové po celém světě, protože je těžké vysvětlit, z jakého důvodu k němu dochází. Tento proces začíná

okamžitě, tedy hned při početí jedince. Pro mnohobuněčné organismy je proces stárnutí nevyhnutelný a jeho projevem je rozpadání těla a postupná ztráta vitality. Tělo potom funguje méně efektivně a je náchylné na různé choroby, které mohou vést k úmrtí jedince (Troen, 2003). Dalším faktorem je, že s vyšším věkem klesá možnost se rozmnožovat (Ricklefs, 2008). Dlouhověcí jedinci by teoreticky měli mít vícero příležitostí k páření a tím pádem i vyšší míru přežívání (delší život) a měli by být preferováni před krátkověkými jedinci (Williams, 1957). V mnoha případech tomu tak není. U některých druhů jsou krátkověcí jedinci v převaze, například datli, potápky, vrabci a budníčci. Mezi dlouhověké zařazujeme plameňáky, papoušky, pelikány, vrány a tučňáky (Wasser & Sherman, 2010).

Je mnoho teorií, které se zabývají mechanismem stárnutí. Je to například endokrinní teorie (the *endocrine theory*), která považuje insulin (IGF-1) za signální dráhu. Ten může negativně působit na délku života kvůli vytváření volných kyslíkatých radikálů (Lambert & Merry, 2004). Stárnutí je urychlováno i například v důsledku chyb při replikaci buněk, tzv. teorie hromadění defektů (the *defect accumulation theory*) (Troen, 2003).

S první teorií stárnutí přišel August Weismann (1889), který se domníval, že degradace organismu je nevyhnutelná a že zároveň existuje přírodní výběr, na jehož popud si samice nevybírají již degradované samce z populace (Weismann 1889). Další hypotéza evolučního stárnutí se nazývá teorie o akumulaci mutací (the *mutation accumulation theory*), a zabýval se jí Medawar (1952). Předpokládal, že s vyšším věkem se přírodní selekce snižuje a přibývá riziko úmrtnosti díky opotřebenosti organismu. Tento selekční stín má za následek to, že se pouze malé množství jedinců dožije vyššího věku. Samotný přírodní výběr není natolik silný, aby dokázal redukovat či odstranit mutace, které mají negativní vliv ve vyšším věku (Medawar, 1952). Hypotéza antagonistické pleiotropie (the *antagonistic pleiotropy hypothesis*) je rozvinutí Medawarovi teorie. Zde by měla přírodní selekce působit přes výběr pleiotropických genů, které mají kladný účinek na organismus v mládí, ale záporný účinek ve stáří (Williams, 1957). Během života se v těle hromadí poškození, tělo má omezené zdroje a energii, které je schopno využít pro rozmnožování a udržování kondice, toto nazýváme jako teorie těla na jedno použití. Důležitým faktorem je mortalita, která je způsobena vnějšími vlivy. V případě, že je vysoká, je třeba investovat do rozmnožování a tím pádem energetické náklady na údržbu těla

jsou malé. Když je vnější mortalita nízká, je preferován výběr, kdy se organismus zaměřuje na délku života a rozmnožování není tak rychlé (Kirkwood, 2002).

Jako jeden z nejběžnějších důvodů, proč dochází ke stárnutí organismu, je uváděno zkracování telomer. Telomery jsou nukleoproteinové struktury, které se nacházejí na koncích chromozomů (Campisi & Di Fagagna, 2007). Při každém dělení buněk (diploidních) dochází ke zkrácení telomer. Když jsou telomery zkráceny na kritickou délku a dělení nemůže dále pokračovat, dojde k úmrtí buňky (Moorhead & Hayflick, 1961).

Když organismus není schopný přijímat a metabolizovat živiny (kvůli degradaci a stárnutí organismu), které slouží nejenom k fitness jedinců, ale i k tvorbě sekundárních znaků, dochází ke zhoršení fyziologických funkcí (Beamonte-Barrientos et al., 2014). Dalším faktorem senescence může být i schopnost jedinců si obstarat potravu. Starší jedinci s nižším fitness nemusí být schopni získávat tolik potravy, jako jedinci, kteří jsou na vrcholu svých sil (Lecomte et al., 2010).

Jedinci, kteří mají malé šance dožít se dalšího období rozmnožování, jsou schopni veškeré zdroje investovat do exprese ornamentů, aby měli v tomto období vyšší šance na reprodukci. To vše udělají na úkor přežití a soustředí se na vytvoření další generace potomků (Charlesworth & Leon 1976).

3.4 Vývoj sekundárních znaků

Studie naznačují, že se sekundární pohlavní znaky (často ornamentální povahy) vyvinuly jako indikátory kvality a vitality nositelů (Andersson & Simmons, 2006). Výraznost ornamentů se však může zvyšovat s věkem a sloužit jako signál stáří jedince. Samice si tak mohou vybírat partnera, který se dožil vysokého věku a má tedy předpoklady dobré životaschopnosti. Získávají tím výhodu pro své mladé, ti pravděpodobně tuto schopnost zdědí po otci. Dlouho žijící jedinci mají více příležitostí k rozmnožování a zanechají více potomků. Zkušenosti také souvisí se stářím, zkušenější jedinci častěji vítězí v soubojích o partnery a dokážou uhájit své teritorium. Schopnost nalézt dostatek kvalitní potravy je jeden z důvodů, který může zajišťovat výraznější expresi znaků starších jedinců (Alatalo et al., 1986).

Expresi ornamentů nemusí být závislá na věku, ale může fungovat pouze jako ukazatel zdatnosti (Andersson & Simmons, 2006). Jedinci s výraznou expresí ornamentů mají zároveň geny pro zajištění vyšší životaschopnosti. Proto se tito jedinci

dožívají průměrně delšího věku než ti jedinci, kteří nemají expresi ornamentů tak výraznou. Z populace tedy budou mizet rychleji jedinci s horšími ornamenty a s věkem bude přibývat jedinců, kteří mají výraznější ornamenty. Tento jev nazýváme selektivní přežívání. Výraznější ornamenty budou nosit starší jedinci ve větším poměru, nežli jedinci mladší (Forstmeier et al., 2006).

S přežíváním souvisí i odolnost vůči parazitům a oxidačnímu stresu, což způsobuje nerovnováhu mezi produkcí volných radikálů a antioxidačním obranným systémem organismu nazýváme oxidační stres. Volné radikály jsou chemické látky s nepárovými elektrony, které vznikají v přírodě, nebo jako vedlejší produkt biochemických procesů (Amidon et al., 2011). Tyto radikály poškozují bílkoviny, membránové lipidy, nukleonové kyseliny a způsobují tím narušení fyziologických funkcí a je to považováno za hlavní příčinu stárnutí (Gomes et al., 2009). K tvorbě karotenoidních a pheomelaninových pigmentů se používají látky jako je tyrosin, proteiny, vitamíny, které jsou potřeba k obraně těla, protože mají antioxidační funkci (von Schantz et al., 1999). V tomto případě si může výrazný ornament dovolit pouze kvalitní jedinec s kvalitním antioxidačním systémem. Důležitý je i přísun látek z potravy, kde se nachází antioxidanty například v podobě vitamínů. Nákladná je nejen tvorba, ale případné nošení některých znaků jako je u savců paroží nebo prodloužená ocasní pera u ptáků. Mohou ztěžovat pohyb a být energeticky náročné kvůli své hmotnosti a velikosti (Zahavi, 1975). Nároky, které jsou zvýšeny kvůli těmto strukturám, znamenají hendikep v podobě větší produkce volných radikálů, které vznikají v důsledku oxidativní fosforylace. Organismus vynaloží více energie na tvorbu antioxidačních mechanismů a dochází k rychlejšímu stárnutí (von Schantz et al., 1999).

3.5 Sekundární pohlavní znaky ptáků

Nejrozmanitější a nejnápadnější sekundární znaky v živočišné říši najdeme u ptáků. Ptačí samci jsou ozdobeni výrůstky, hřebínky, laloky, nafouknutými vaky, chocholkami či ozdobnými pery. Při dvoření používají tyto ozdoby společně s vokálním doprovodem. Tyto znaky jsou jasně zbarvené a slouží k lákání samic. Obvykle je zbarvený i zobák, holá kůže na hlavě a peří. Zpěvem se mezi sebou ptáci dorozumívají, slouží ke komunikaci na mezidruhové a zejména vnitrodruhové úrovni, kdy zpěv slouží k lákání samic. Samečci zpěvných ptáků mají silnější svaly v hrtanu

nežli samice. Pěvci jsou jediní, kteří mají rozdíl ve fyziologii zpěvného ústrojí mezi pohlavími. Ve většině případů samci zpívají výrazněji a vytrvaleji než samice (Darwin, 1871).

Ptačí pera mají velmi složitou strukturu a u obratlovců nemají konkurenci v barevnosti. Zbarvení vzniká třemi způsoby: 1) ukládáním pigmentů do pera během vývoje, 2) strukturálním zbarvením, lomem a odrazem světla určitým morfologickými strukturami pera a 3) ukládáním barevných pigmentů na povrch již zrohovatělého pera (Veselovský, 2001). Kvalita zbarvení ornamentů se dá změřit pomocí jasů, tónů, vlnové délky (odrazy), intenzity (Hunt et al., 1998). Měříme i velikost plochy, délku, šířku a symetrii ornamentu (Badyaev & Young, 2004). Zbarvení zobáků a laloků souvisí s karotenoidním a melaninovým zbarvením.

Výzkumy zabývající se zbarvením ptačích ornamentů se zaměřují na zbarvení jako ukazatel kondiční kvality. Vznik barevnosti ornamentů je velmi náročný a nákladný proces a z toho důvodu si ho mohou dovolit a udržovat pouze kvalitní jedinci (Dale, 2000). Pomocí zbarvení ornamentů se předává informace o jistých kvalitách jako je kondice, rodičovská péče, stáří a s tím spojené zkušenosti (von Schantz et al., 1996). V další kapitole se budu zabývat jednotlivými druhy sekundárních pohlavních znaků ptáků. Vynechám porfyriny, protože nepatří mezi významné pigmenty v peří ptáků a nejsou empirické studie, které by se tímto sekundárním znakem ve vztahu k stárnutí zabývaly.

4. Vztahy mezi ornamenti, věkem a přežíváním

V dalších kapitolách se budu zabývat empirickými studiemi, které v průběhu let zkoumaly a porovnávaly, jak se sekundární pohlavní znaky ptáků mění s věkem. Studie jsem vybírala z odborných publikací pomocí hesel jednotlivých druhotných znaků a stárnutí. Výsledky jsem seřadila do tabulek, kde je vidět, jak znak souvisí se stárnutím (věk) a jaký má vliv na jedince a jeho kondici (přežívání), které budou komentovány v diskuzi. Na začátku každé kapitoly představím jednotlivý ornament a jak vzniká. Všechny mnou uvedené studie jsou longitudinální. Dalším typem studie je studie průřezová, které jsou vzácné, proto je neuvádím.

4.1 Karotenoidní ornamenti

Karotenoidní pigmenty jsou rozšířeným zdrojem ornamentálního zbarvení u obratlovců. Bylo zjištěno, že karotenoidní ornamenti jsou důležité kritérium při výběru samčího protějšku, zejména u ptáků. Na rozdíl od ostatních pigmentů nemohou být syntetizovány organismem, nýbrž se musí získávat z potravy. Zbarvení je ovlivněno množstvím potravy, která je přijímána. Například samci hýla rudoprského (*Carpodacus mexicanus*) konzumující potravu s vyšší koncentrací karotenoidů a tím pádem mají výraznější okrasné peří (Hill et al., 2002). Karotenoidy jsou nejčastější zástupci lipochromů, tedy barviv rozpustných v tucích. Mezi karotenoidy patří karoteny, tvořené uhlíkem a vodíkem, dále velmi podobné xantofyly, které z nich vznikají oxidací. Získávání karotenoidů je pro ptáky energeticky velmi náročné (Badyaev & Hill, 2000). Proto tyto znaky značí kvalitu jedince a jsou hlavním znakem, podle kterého si samice vybírají protějšek (Gray, 1996).

Hypotéza fyziologických a genotypových limitů organismu (*hypothesis of physiological and genotypic limits of organism*) předpokládá, že jsou karotenoidy omezeně využívány, i přes to, že jich je v potravě dostatečné množství. Přístup ke karotenoidům je závislý na přírodě (Olson & Owens, 1998). Využívat karotenoidy je částečně dáno i dědičností, důkazem je podobnost zbarvení otce a synů. Když si samice vybere barevného samce, získává výhodu pro své potomky v podobě dobrých genů (Hill, 1991).

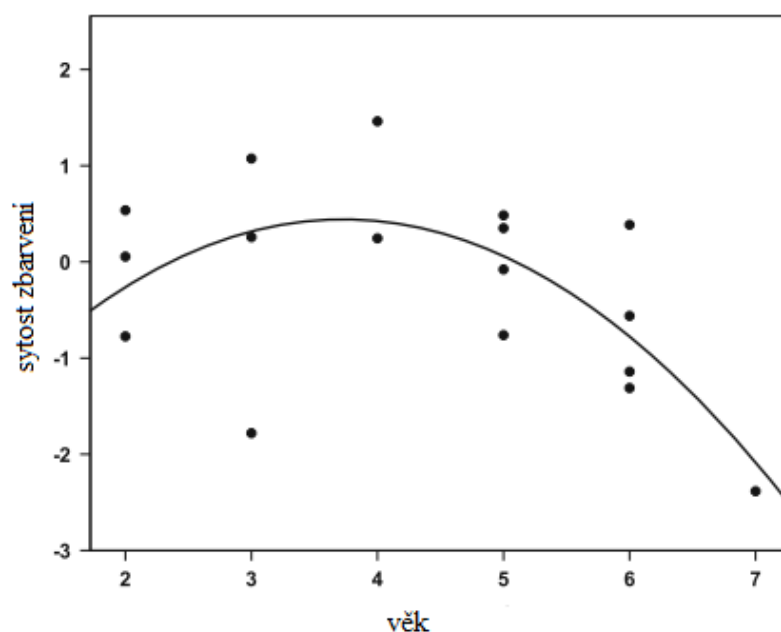
Rozdíly v odstínech, velikostí barevných polí jsou nejenom mezi populacemi stejného druhu, ale i uvnitř populací a mezi věkovými skupinami. Důsledkem nejsou jen zdroje potravy v rozdílných habitatech, ale i genetické rozdíly a schopnost ukládání

karotenoidů do peří (Hill, 1993). Starší a zkušenější jedinci mívají sytější ornamenty, protože ví, která potrava je na karotenoidy bohatá (Val et al., 2011). Zároveň s přibývajícím věkem musí jedinci investovat energii do životních funkcí kvůli stárnutí. To vše je na úkor exprese ornamentů (Cornwallis et al., 2014). Symetrický a výrazný ornament svědčí o zdravotním stavu jedince. Jedinci, kteří mají světlejší ornamenty, jsou náchylnější k parazitům a následnému úmrtí (Hōrak et al., 2001). S věkem by se tedy karotenoidní zbarvení mělo zvětšovat a zvýrazňovat, protože se získává z potravy a jedinci se během života naučí získávat potřebné zdroje pro jejich expresi.

Většina studií se zabývá expresí ornamentů a vztahem ke kondici u samců, zatímco málo studií je věnováno samicím. Bylo zjištěno, že žlutá barva ocasních per u samic lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*) je indikátorem věku a kvality jedince. Expese ornamentů je spojena s věkem, mateřskou péčí a schopností vyvést mladé. Mladší samice mají zpravidla jasnější ocasní pera. Po druhém roce života peří začíná blednout a s rostoucím věkem je světlejší. Během hnízdění se samicím neukládají karotenoidy do ornamentů, ale využívají se pro efektivnost krmení mláďat a ke snášení vajec. U samců tohoto druhu lesňáčka je to naopak. Oranžovočervené zbarvení jeho ocasních per se s věkem zvýrazňuje a je indikátorem kvality jedince (Osmond et al., 2013). Jelikož výzkum probíhal na poměrně velkém vzorku (59 samic), domnívám se, že signifikantní výsledek určuje trend a starší samice mají světlejší peří než samice do 2 let.

U snovače kaferského (*Eiplectes orix*) se zjistilo, že přednostně ukládají metabolity do imunitního systému a teprve poté do peří a vzniká mezi nimi trade-off. Výrazné zbarvení si tedy mohou dovolit pouze kvalitní jedinci. Velmi mladí a velmi staří jedinci mají mnohem světlejší opeření než jedinci, kteří jsou na vrcholu svých sil. Mladí samci karotenoidy využívají pro ukládání do peří a vytváří výraznější zbarvení. Tímto se stávají atraktivnější pro samice a jejich šance na reprodukci je vyšší. Je tomu tak i u některých starších jedinců, kteří je také ukládají do peří, ale to vše dělají na úkor dalšího přežívání. Většinou ale alokují karotenoidy na udržení imunitního systému a do antioxidační obrany organismu, aby zmírnili efekt stárnutí. Na vině poklesu barevnosti může být i vyšší hladina melaninu. Po pátém roce věku svatební šat snovačů rok od roku blednul a snovači ukládali karotenoidy spíše do imunitního systému, viz Obrázek 1. Toto se nazývá trade-off mezi expresí ornamentu a přežíváním (Edler &

Friedl, 2012). Vzorek u této studie čítal 17 jedinců ve věku 0-7 let. Pozitivum této studie je věková variabilita, ale velikost testované populace není dostačující.



Obrázek 1 Vztah mezi karotenoidním zbarvením samce snovače kaferského (*Euplectes orix*) a věkem (Edler & Friedl, 2012)

V newyorské populaci lesňáčků žlutohrdlých (*Geothypis trichas*) jsou černá maska a žluté hrdlo znaky kvality a zároveň ukazatelem věku. Maska a její velikost souvisí s postavením samce ve skupině a jeho dominancí nad ostatními samci. Se zvětšováním těla se zvyšuje i hladina testosteronu stejně jako velikost a kvalita ornamentu a vše tedy závisí na věku jedince. Kvůli trade-off mezi sexuálním výběrem a investováním do ostatních aktivit může mít za následek jiné chování a rozdílnost ornamentů v různých životních etapách. Expresí znaků koreluje se schopností obstarat potravu bohatou na karotenoidy, s věkem se znak na hrdle zvětšuje, díky schopnosti sehnat kvalitnější potravu. Dále bylo zjištěno, že čím zářivější je hrdlo samce, tím je menší pravděpodobnost poškození DNA oxidačním stresem (testováno na vzorku krve a následná PCR a elektroforéza). Samice tedy dávají přednost starším a zároveň zdravějším samcům (Freeman-Gallant et al., 2009). Výzkum byl proveden celkem na 111 samcích, kteří byli znovu odchyceni. U 43 bylo potvrzeno, že jasnější hrdlo souvisí se stárnutím a starší jedinci mají hrdla více zbarvená než jedinci mladší. Zbytek vzorku pozitivně koreloval s velikostí masky, která se s věkem zvětšovala.

Kardinálové červení (*Cardinalis cardinalis*), kteří mají výraznější červené zbarvení v hrudní oblasti, jsou zpravidla úspěšnější v reprodukci během

rozmnožovacího období, zatímco světle zbarvení jedinci méně. U tohoto druhu jsou malé fenotypové variace a jejich peří není závislé na věku (mladí jedinci nemají odlišné opeření). Jako variabilní charakter je odstín skvrn v hrudní oblasti. Zbarvení je spojeno s kondicí, kvalitou genů jedince, věkem, ale není spojeno s úsilím v krmení potomků. Studie probíhala na dvou populacích (Ohio a New York). Znovu odchycení jedinci byli zpravidla červenější, ale to mohlo být zapříčiněno měnící se potravou v teritoriu (v Ohiu kvůli poklesu ovoce byli znovu odchycení jedinci světlejší). Na základě této studie se kvalita samce projevuje jasnějším červeným zbarvením a roli hraje i kvalita území, která ovlivňuje úspěch samců (Wolfenbarger, 2002). V newyorské populaci se zbarvení s věkem měnilo a rok od roku byli jedinci výraznější. Podle týmu za to mohly environmentální faktory, protože populace v Ohiu se neměnila z důvodu snižující se potravní nabídky.

4.2 Melaninové ornamenty

Melanin je chemický derivát aminokyseliny tyrosinu a vytváří se ve zvláštních buňkách (melanoblastech), které se během embryonálního vývoje rozšíří z nervové trubice do celého těla a pak z nich v pokožce vznikají melanocyty (Veselovský, 2001). Melaniny se nezískává z potravy, ale živočichové je sami syntetizují pomocí enzymu tyrozinázy. Rozdělujeme je na eumelanin, který má barvu černou až tmavě hnědou, a pheomelanin, který má barvu žlutavou až červenohnědou (Prota, 1980). Protein, který rozhoduje, jaký typ melaninu bude vytvořen, se jmenuje agouti (Slominski et al., 2004). Hormon stimulující melanin (α -MSH) je vázaný na receptor Mc1r, stimuluje melanocyty a vytváří eumelanin, zatímco protein agouti inhibuje hormon vázaný na Mc1r a vzniká pheomelanin. Protein agouti je zodpovědný za pigmentový vzor peří ptáků a srsti savců (Kelsh, 2004).

Ornamenty tvořené z těchto pigmentů považujeme za méně senzitivní ukazatele kvality jedince (např. Gangonso et al. 2011) oproti karotenoidním ornamentům, protože obratlovci dokážou melaniny syntetizovat *de novo* tj. nejsou limitovány prostředím (Hill & MacGraw 2006). U vybraných taxonů jsou velikosti samičí exprese srovnatelné se samčími (např. u datla zlatého (*Colaptes auratus*), Wiebe & Vitousek, 2015). U ptáků jsme svědky toho, že se postupem času mění. Jsou více výrazné a tudíž během stárnutí dochází ke změně (Veiga, 1993). Závislost těchto ornamentů souvisí i se sociálním statutem, ne však tolik jako s fitness jedince (Budden & Dickinson,

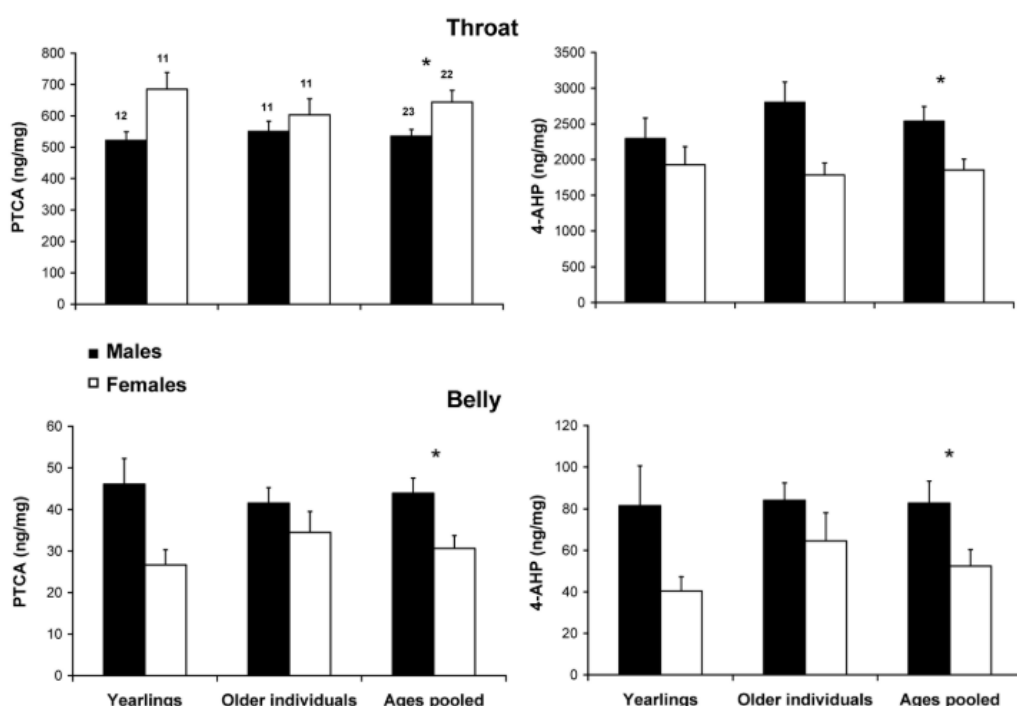
2009). Samice a jejich ornamenty se také mohou zvýrazňovat se zvyšujícím se věkem, nepodléhají tomu jen samci (Potti et al., 2014). U obou pohlaví je pozitivní korelace mezi znakem a věkem jedince (Roulin & Dijkstra, 2003). Melaninové ornamenty jsou dědičné, pokud si samice vyberou partnera podle melaninového zbarvení, zajistí dobré geny pro své potomky (Hill, 1991).

V souladu s hypotézou sexuálního výběru u obou pohlaví datla zlatého (*Colaptes auratus*) nejméně 1 ze 4 melaninových ornamentů koreluje s velikostí nebo kondicí u samců i samic. Kromě toho bylo v rámci věkových tříd podle melaninových ornamentů pozitivní výběrové párování (párování na základě vnější podobnosti) a alespoň jeden melaninový ornament předpověděl složku reprodukčního výkonu u obou pohlaví. Šířka ocasního pásu a velikost skvrn se primárně rozšiřovala mladším jedincům než dospělým ptákům, kdy maximální exprese nastala ve druhém roce života. Hrdelní skvrna se stávala výraznější do třetího roku života, poté výraznost poklesla. Roční jedinci mohou být obecně pod větším energetickým stresem než dospělí, proto je zde větší variabilita melaninových ornamentů. Šířka ocasní pásky a tmavá hrdelní skvrna u samic předpověděly schopnost snášet vejce brzy na jaře, což znamená, že měly dobrou tělesnou kondici (Wiebe & Vitousek, 2015). Rozsah a intenzita ocasní pásky, hrdelní skvrny a ventrální zbarvení korelovala s věkem, kdy se intenzita a rozsah zvětšovaly do třetího roku života a poté se exprese zmenšovala. Studie byla prováděna na 106 samcích a 112 samicích. Věkové kategorie byly rozděleny na 1, 2, 3 a více než 4leté jedince. Negativum tohoto článku vidím v tom, že všichni jedinci starší 4 let byli dáni do jedné kategorie a nelze zde pozorovat růst trendu mezi stářím a velikostí ornamentu po čtvrtém roce života.

Studie lesňáčka žlutého (*Setophaga petechia*) prokázala, že samci s méně výraznými pruhy na hrudi vyvedli více mladých než samci s výraznějšími pruhy, a to nezávisle na jejich stáří. Tyto výsledky dále podporují předpoklad, že samci s menším pruhováním odráží signál reprodukční strategie. U samic intenzita množství hnědých pruhů nesouvisí s počtem vyvedených mláďat. Samice naopak vykazují, že se s věkem tyto pruhy mění. Tyto pruhy na žlutém podkladu kontrastovaly, což může souviset s jejich individuální kvalitou. U starších samic tyto pruhy byly mnohem výraznější než u mladších samic (Crary & Rodewald, 2012). U samic exprese ornamentů rostla s věkem a neznámila jejich úspěšnost při reprodukci. Zatímco u samců žádná závislost nebyla prokázána vůči věku, pouze jejich reprodukce

závisela na intenzitě ornamentu, kdy samci s méně výraznějšími pruhy byli reprodukčně úspěšnější. Mapovali celkem 252 hnízd a páry, které zde vyváděli mladé.

Melaninová barva břišního peří vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) se značně liší. Variace jsou od bílé až po hnědočernou. Liší se nejenom mezi geografickými populacemi, ale i mezi jedinci ve stejné populaci. Barva břišního peří ve stejné populaci závisí na koncentraci eumelaninu i pheomelaninu. Čím větší koncentrace obou forem melaninu tím tmavší hnědočerné odstíny. Tyto pigmenty nezávisí na věku jedince, souvisí pouze s reprodukční úspěšností. Jelikož život vlaštovek není dlouhý, patří snaha přežít mezi hlavní determinanty přežívání. Snáší málo vajec a vyvádí jedno až dvě mláďata, úspěšnost vyvedení je tedy vysoká (Saino et al., 2013). Samci, u kterých převládalo eumelaninové zbarvení nad pheomelaninovým zbarvením, měli vyšší úspěch v přežívání. Eumelaninové zbarvení také souvisí s protizánětlivou a antioxidační odpovědí imunitního systému. Tmavší jedinci mají tedy lepší vitalitu (Ducrest et al., 2008). Studie byla prováděna na 23 samcích a 22 samicích. Kategorie byly rozděleny na roční, starší (2-4 let) a staré jedince (starší 4 let), viz Obrázek 2.



Obrázek 2 Vztah melaninového ornamentu samců a samic vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a jejich věku. PTCA je pheomelanin, 4-AHP je eumelanin. (Saino et al. 2013)

4.3 Strukturální zbarvení

Lesk ptačího pera způsobuje interference světla, která se odráží od jemných sktruktur pera. Nekoherentní struktury, jako je korunka, jsou vytvářeny rozptylem světla vnitřní mikrostrukturou peří (Prum, 2004). Chroma a UV chroma závisí na pravidelnosti a počtu rozptylových částic, kde je odstín určen velikostí těchto částic (Shawkey & Hill, 2005). Kromě vlastní struktury se na dokonalém barevném lesku peří podílejí i tenké vrstvičky plochých zrníček purinu na nahloučených paprscích, které absorbují různé vlnové délky spektra. Čím je těchto vrstviček více, tím je lesk silnější (Veselovský, 2001).

Strukturální zbarvení je stejně jako pigmentové zbarvení kondičně závislé a vypovídá o kvalitě jedince (De Lanuza et al., 2014). Samci sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*) využívají své zbarvení a lákají samičky na své modré čepičky, které vzpřimují (Andersson et al., 1998). Věkové rozdíly v barvě korunky sýkory modřínky jsou patrné mezi jednorocními a staršími jedinci. Starší modřínky mají jasnější, chromatičtější peří na hlavičce (korunka), než mladší jedinci. Korunky se s věkem neustále zvětšují (Delhey et al., 2003). Největší nárůst intenzity byl mezi prvním a druhým rokem (Møller, 1991). Vysvětlení, proč jsou mladší jedinci světlejší a méně sexuálně přitažliví, je z důvodu potlačování agresivity ze strany dospělých jedinců (Slatkin, 1983). Rozdíly mezi juvenilny a dospělci jsou nejspíše z důvodu vývojového omezení nebo nedostatku zdrojů, které brání v získávání plně dospělého opeření (Landmann & Kollinsky, 1995). Světlost peří a sytost UV zbarvení tedy pozitivně koreluje s věkem modřinek (Delhey et al., 2006). Jak u samců, tak i u samic má vliv intenzita zbarvení korunky na přežívání. Testováno bylo 58 samců a 20 samic. Bylo prokázáno, že starší jedinci mají barevnější peří na hlavičce, tento ornament je tedy výraznější. V této studii se spíše zaměřovali na fitness jedince a p hodnota věku vyšla signifikantní.

Následující studie se zabývala samci slavíka modráčka (*Luscinia svecica*). Jedinci, kteří měli sníženou reflexi ornamentu na hrdle, se začali pářit později a zpívali méně (Johnsen et al., 1998). Samice preferovaly samce s výraznějším UV zbarvením hrdla, byli pro samice mnohem atraktivnější. Předpokládá se, že věk odráží kvalitu samce. Starší samec má výrazněji zbarvené hrdlo, než mladší samci a je to zároveň znak kvality jedince. Důležité jsou i ostatní atributy jako je velikost ornamentu a zpěv (Johnsen et al., 1998). Pro samičky byla výraznost hrdla hlavním znakem, podle

kterého se párovaly. V průběhu této studie zkoumali dohromady 321 samců, u kterých byl prokázán pozitivní trend věku a výraznosti zbarvení hrdla. Velikost tohoto vzorku je dostačující k prokázání závislosti.

UV chrom strukturální barvy předpovídá, kteří samci salašníka modrého (*Sialia sialia*) získají hnízdní lokalitu (Siefferman & Hill, 2005). Strukturální zbarvení souvisí s nutričním stavem a vitalitou (Badyaev & Hill, 2000). Odrazivost se mění v průběhu roku kvůli opotřebením se a nečistotám na peří (Delhey et al., 2003). Starší samci jsou lépe schopni získávat omezené zdroje, proto je jejich zbarvení jasnější. Samice získávají výhody od samců, kteří jsou výrazněji ornamentováni. Dokáží se postarat o potomky tak, že jim seženou dostatek kvalitní potravy a při vyvádění z hnízda mají mláďata zpravidla vyšší hmotnost (Siefferman & Hill, 2003). V případě salašníků je tento znak nejenom ukazatelem kondice, ale i věku. 35 samců, kteří byli znovu odchytáváni na hnízdě ukazuje, že s věkem jejich zbarvení bylo výraznější. Bohužel tento vzorek je poměrně malý pro podpoření této teorie.

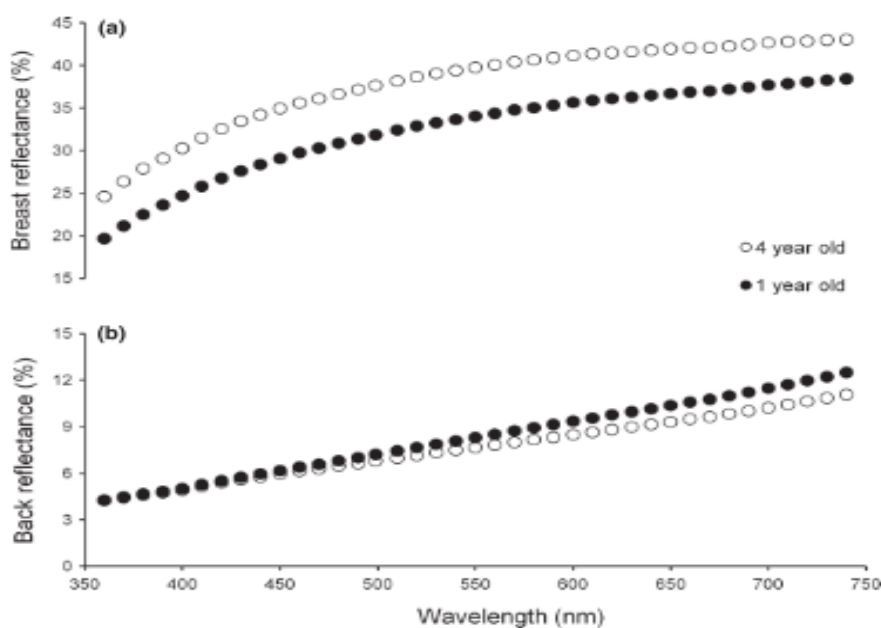
4.4 Bílé zbarvení

Bílá barva ornamentu vzniká přítomností nepigmentového keratinu. Bílé zbarvení je také způsobeno různou koncentrací melaninových pigmentů v peří, které jej zpevňuje (Prum, 2004). Dalším způsobem vzniku bílého zbarvení, je obrušování peří bakteriemi. Přírodní výběr pak tlačí na vznik odolnějších struktur, buď ukládáním melaninu nebo nanášením barvicích a ochranných látek z mazových žláz (Castañeda et al., 2015). Bílé ornamenty se dědí a vyskytují se u mnoha ptačích druhů. Signalizují nejenom sociální status, ale i preference samic k danému znaku. Bílé peří většinou obklopují jinak barevná pera a vzniká kontrast. Tento kontrast může značit kvalitnějšího jedince. Například při pozorování růstu bílého peří na hlavičce sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*) bylo zjištěno, že jedinec, který je v sociálním žebříčku výše, má lepší přístup k zdrojům potravy a peří mu roste rychleji, zároveň může věnovat více času péči o peří, je jeho bílé zbarvení hlavičky je jasnější (Mennill et al., 2003).

Studie zkoumající strnadce zimního (*Junco hyemalis*) zjistila, že samice preferují samce, kteří mají bělejší ocasní pera (McGlothlin et al., 2005). Ale ne všechny dávaly přednost tomuto zbarvení. Některé se zaměřovaly na chování a intenzitu námluv, která značí kondici samce. Starší jedinci měli intenzivnější a jasnější bílá pera nežli mladší

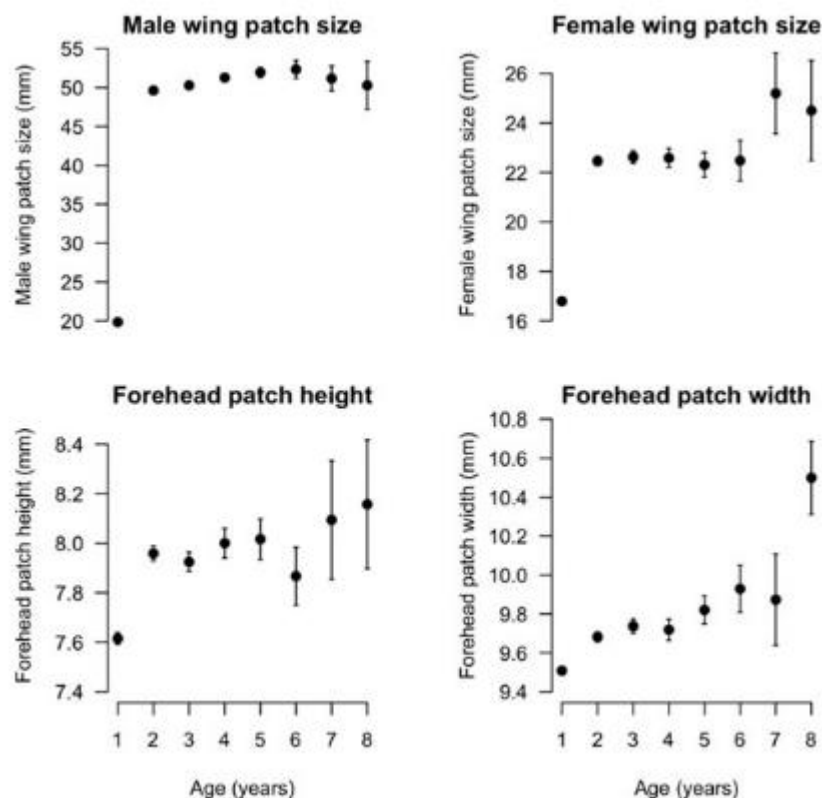
jedinci. Samice tak dávaly přednost starším a kvalitnějším samcům. Samci strnadce zimního, kteří mají větší bílá pole na ocasním peří jsou častěji terčem útoků ostatních samců, a proto by mohly být znakem kvality samce (McGlothlin et al., 2005). Během studie bylo 258 samic 313 samců podrobena zkoumání. Tento vzorek je dost velký na to, aby byla tato studie byla považována za průkaznou. Bohužel je vzorek rozdělený pouze na juveliny a starší jedince.

Samice a samci lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) nevykazují rozdíly ve zbarvení světlého peří náprsenky. S věkem roste intenzita zbarvení a starší jedinci mají bělejší odstín. Bílá skvrna na čele samic, která se také zvětšuje s přibývajícím věkem stejně jako u samců, je maskulinní ornament, který se nachází přibližně u třetiny samic. Expresí ornamentů se u nich během let může lišit a měnit. V tomto případě narůstá hladina androgenů a ty vytváří bílé zbarvení na čele (Potti et al., 2014). Intenzita zbarvení u samic roste exponenciálně s věkem viz Obrázek 3, ale pouze u samců to značí kvalitu jedince, protože samice se stávají více maskulinní. Důležitý je i kontrast na hrudní části, který stejně jako skvrna na čele s věkem u samic roste. Tato studie byla provedena na 379 samicích. Zaměřili se na rozdíly mezi ročními a 4letými samicemi, kdy byl vidět pozitivní trend. Bohužel v této studii nejsou zvýrazněny výsledky na samcích, jen je zde zmínka, že stejně jako u samic jejich bílé zbarvení roste s věkem.



Obrázek 3 Vztah bílého zbarvení na hrudi lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) k věku samic (Potti et al. 2014)

U samic lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) bílá skvrna na čele a na křídlech ukázala, že se s věkem zvětšuje a je jasnější. K tomu dochází na úkor reprodukčního úspěchu, který se projevuje na velikosti snůšky samic a času Zahnízdění. Bílé zbarvení samců a samic vykazuje věkově pozitivně závislou expresi a ornamente se zvětšují s přibývajícím věkem viz Obrázek 4. Jedinci tedy investují do druhotných pohlavních znaků, je zde tedy trade-off mezi znakem a reprodukcí. Tato studie taky zjistila, že samci s většími skvrnami se zpravidla dožívají vyššího věku, než samci s menšími (Evans et al., 2011). Nejenom, že u obou pohlaví se exprese ornamentu zvyšuje s přibývajícím věkem, ale také samci, kteří mají větší a výraznější zbarvení se zpravidla dožívají vyššího věku než samci, kteří jsou méně nápadní. Tato studie probíhala 25 let a nasbírala celkem data od 2650 samců a 2559 samic. Délka studie a velikost sesbíraných dat je velice pozitivní, stejně jako rozsah věku jedinců, který je 1-8 let.



Obrázek 4 Vztah věku a ornamentů (křídlo a čelo) samců a samic lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) (Evans et al. 2011)

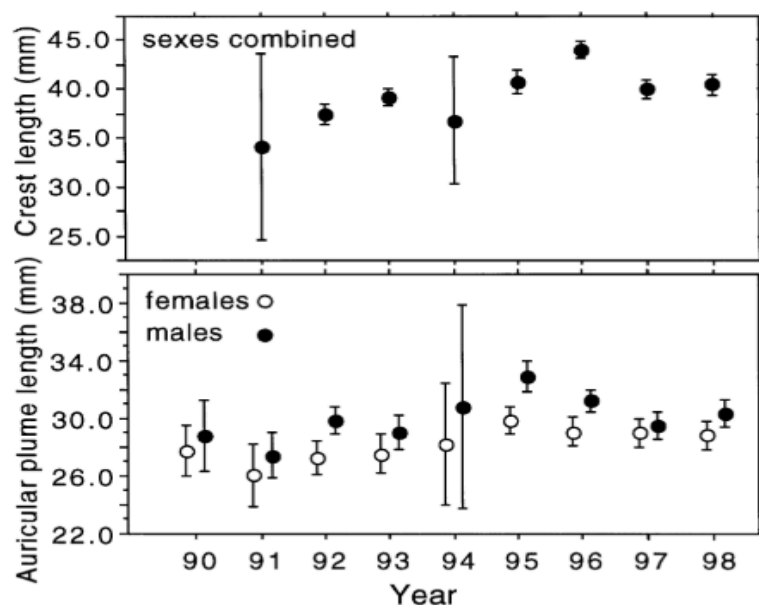
4.5 Prodloužená pera

U spoustu druhů ptáků se u samců vyvinula nápadná a prodloužená ocasní pera nejen vlivem pohlavního výběru, ale i přírodního výběru. Ocasní pera stejně jako

ornamenty vypovídají o kondici daného jedince. Jeden z nejběžnějších druhů, na kterém může demonstrovat tento znak, je vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Vlaštovky mají vidlicovitý ocas a dvě prodloužená krajní pera. Experimentální úpravou délky krajních ocasních per se zjistilo, že kvůli pohlavnímu výběru by ocasní pera mohla být prodloužena o 7-15 mm vůči aerodynamickému optimu. Při zkrácení o 11 mm se zlepšil zdravotní stav (snížená koncentrace leukocytů v krvi) a zároveň mohli ptáci lépe manévrovat při letu a chytat hbitý hmyz (Møller, 1987).

Alkounek chocholatý (*Aethia cristatella*) a jeho prodloužená ocasní pera dorůstala větších rozměrů u samců než u samic (Jones et al., 2000). Chocholka a její velikost nekoreluje s reprodukčním úspěchem jedinců. Dospělci měli vždy větší chocholku a delší pera v oblasti uší, nežli jednoletí jedinci, velikost per se v oblasti uší s přibývajícím věkem zvyšuje. Je zde tedy pozitivní korelace s přibývajícím věkem. Čím starší jedinec, tím větší pera v oblasti uší. Během 8 let se znovu odchytlo 172 jedinců, na kterých mohla tato studie probíhat.

Prodloužená pera u druhu faeton červenoocasý (*Phaeton rubricauda*) mají samci zpravidla delší oproti samicím a nesouvisí s jejich kvalitou (Veit & Jones, 2003). Velikost se v průběhu let jedince neměnila, pakliže ke změně došlo, nebyla nijak výrazná. Při přepeřování faetonům narostla vždy přibližně stejně dlouhá okrasná pera viz Obrázek 5. Ty rostou nejvýrazněji do třetího roku života. Během studie bylo odchyceno 241 samců a 192 samic v době hnízdění. U tohoto druhu není žádná souvislost mezi délkou prodloužených per a věkem.



Obrázek 5 Vztah věku a prodloužených per samců a samic faetona červenoocasého (*Phaeton rubricauda*) (Veit & Jones 2003)

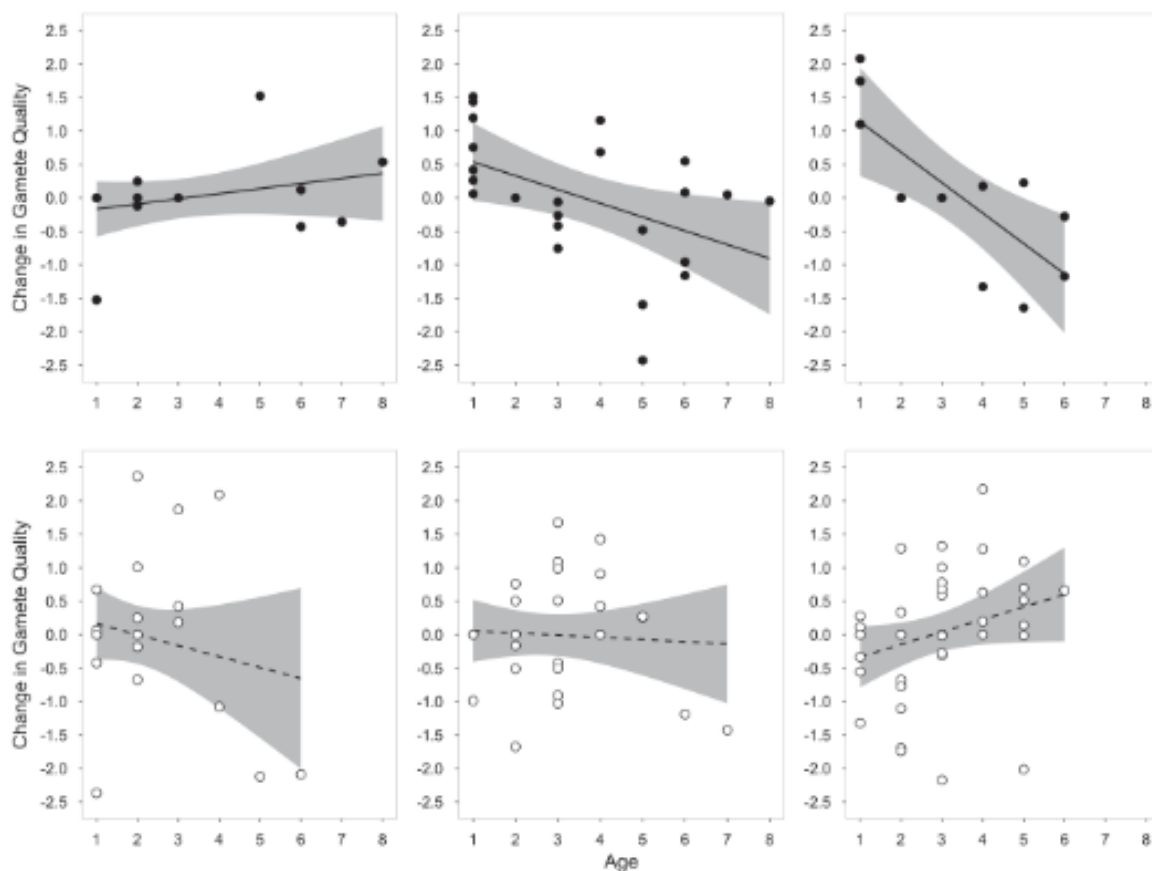
Podle jedné anglické studie páva korunkatého (*Pavo cristatus*) upřednostňovaly samice samce s největšími ocasy. Vlečky jsou indikátorem věku a kvality samce, protože se pera prodlužují s věkem. Samice tedy dávají přednost starším a kvalitnějším samcům (Manning, 1989). Tato studie se zabývala 28 jedinci a měla mezi sebou jedince od 3 do 14 let. Jiná studie však zjistila, že velikost vlečky nekoreluje s věkem samce a samice nedávají přednost starším jedincům. Jejich výběr se týká nejzdatnějších jedinců různého stáří, kteří jsou nositeli dobrých genů a zaručí vitalitu svým potomkům (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Ocas tedy není ukazatelem věku a jeho velikost je variabilní. Tato studie probíhala v zoo a zvířata nebyla vystavěna predaci. Do této studie bylo zařazeno 200 pávů a probíhala 6 let. Ve volné přírodě by se pravděpodobně uplatnila jiná schopnost přežití a vyselektovala by samce s menšími ocasy (Petrie, 1992). Tříletí samci měli menší ocasy než starší z důvodu, že jim vlečka narostla poprvé. U jedinců starších čtyř let byly rozdíly ve velikostech různé a délka nezávisela na věku jedince, ale pouze na zdatnosti (Petrie, 1993). Data studie ze zoo jsou zkreslená, protože na pávy nebyl vyvíjen žádný tlak, co se přírodního výběru týče. Jejich vlečky mohly růst do větších rozměrů. Bylo ale ze všech studií potvrzeno, že jejich ocasy rostou nejvíce do věků 3 let, poté jejich nárůst není nijak velký.

U poddruhu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica transitiva*), jejíž populace byla zkoumána v mediteránu, samice preferovaly starší samce, kteří měli delší ocasní pera. Tito samci měli větší reprodukční úspěch. Vliv délky ocasních per na přežívání tato studie neprokázala (Vortman et al., 2011). Jiná studie zjistila, že se ocasní pera prodlužují od prvního roku života do čtyř let a od pátého roku se naopak zkracují a projevuje se stárnutí (Balbontín et al., 2010). Další studie zaznamenala zvětšování per pouze do druhého roku života u obou pohlaví a poté se velikost neměnila a spíše stagnovala (Møller, 1991). Samci, kteří měli větší ocasní pera, jsou schopni lépe odolávat parazitům a přežívat environmentální stres (Møller, 1989). Jiná studie na tomto druhu popsala snižování exprese ornamentů od pátého roku. Pera nejenom, že se zkracovala, ale začala být i asymetrická. V důsledku stárnutí se také zhoršovala kondice jedinců. Reprodukční výkon se snížil, samci se na hnízdiště vraceli později. Podepsalo se to i na jejich úspěšnosti při lovu. Trvalo jim déle obstarat si potravu a nezbýval jim čas na péči o peří, které začalo být náchylné na parazity (Møller & De Lope, 1999).

4.6 Laloky a hřebínky

Hřebínky a laloky se vytváří hlavně u hrabavých druhů ptáků. Čím větší hladina testosteronu u kurů, tím obvykle větší hřebínek, testosteron také působí na intenzitu červené barvy, protikladem je parazitace, která působí na zbarvení negativně (Yang et al., 2013).

Hřebínek kura bankivského (*Gallus gallus*) je znakem kvality samce a jeho životaschopnosti (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Samičí výběr je vázán na samce s větším a červenějším hřebínkem, protože dokážou odolávat environmentálnímu stresu. Účinky stárnutí u kura byly výraznější u samců než u samic. Investice v raném věku do reprodukce byla vyšší u samců, což vedlo ke snížení délky jejich života. Samičí hřebínky byly největší ve střední fázi života a poté se zmenšovaly. U samců se jejich velikost od raného věku snižovala (Cornwallis et al., 2014) viz Obrázek 6. Domestikace se zaměřila na vysokou nadprodukcii vajec během raného stádia života, což by mělo mít za následek rychlejší a kratší životní etapu. Výzkum ale ukázal, že se samice dožívají delšího věku, než samci (Cornwallis et al., 2014).



Obrázek 6 Vztah mezi kvalitou gamet a věkem kura bankivského *Gallus gallus*. Horní řádek znázorňuje samce, spodní samice (Cornwallis et al. 2014)

4.7 Zpěv

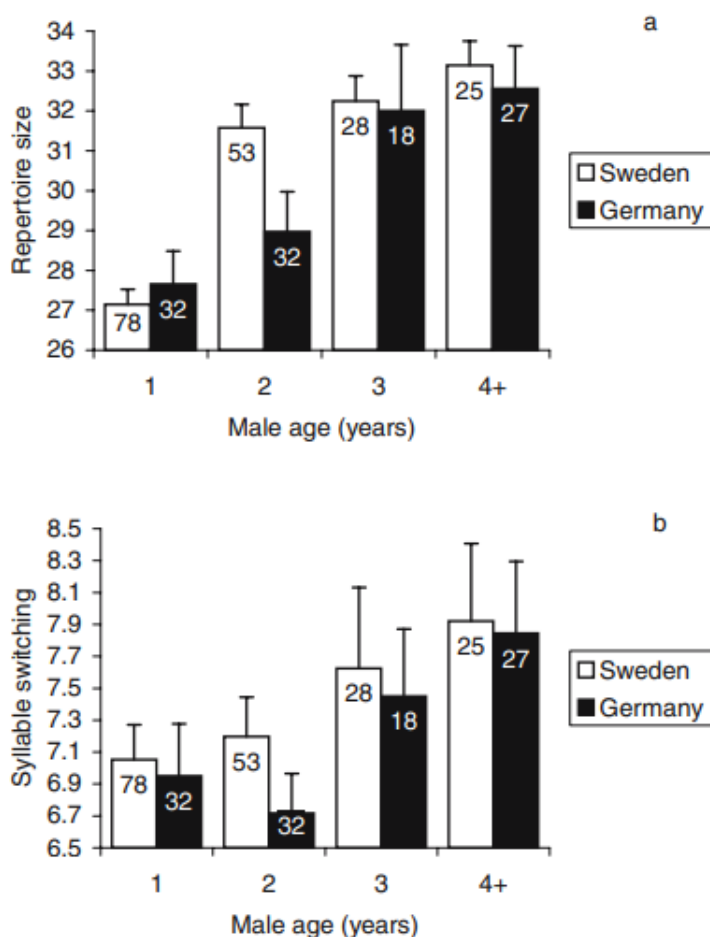
Mnoho druhů nesází na pestrost a zbarvení, ale na vokální projev. V předním mozku ptáků jsou oblasti zodpovědné za učení a produkci písní. Oblasti jsou tvořeny velkým množstvím neuronů, které u ptáků reagují na zvukové podněty. S rostoucím věkem roste i schopnost učit se nové písničky. To se samozřejmě liší u různých druhů. Některé druhy se učí nové písničky snáz, jiné hůře (Doupe & Kuhl, 1999). V rané fázi života si živočich zapamatovává specifické zvukové projevy pro svůj druh. Ptáci se učí zpěvu napodobováním písní nebo sami vynalézají melodie (Araya-Salas & Wright, 2013). Vedle schopnosti učit se novým písním záleží i na věku jedince.

Samčí písničky vrabce skalního (*Petronia petronia*) odrážejí jejich věk a reprodukční úspěch. Samci, kteří měli vyšší reprodukční úspěšnost, zpívali hlasitěji při nižších rychlostech písní a zplodili více mimo párových potomků. Rychlost zpěvu je signálem věku vrabců. Starší samci se lišili svým výkonem od samců ročních (zpívali hlasitěji a s větší intenzitou), kteří měli zároveň nižší reprodukční úspěšnost. Jejich zpěv je primárně zaměřen na samice svého druhu, avšak ostatní samci agresivně reagují na své rivaly, kteří se nacházejí poblíž jejich hnízd (Nemeth et al., 2012). Testováno bylo 25 samců, kde se sledovala délka a hlasitost zpěvu. Dle mého názoru není velikost vzorku této studie dostačující.

U slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) se starší jedinci při jejich typickém trylkování přibližovali výkonnostním limitům. Trylkovali rychleji a měli širší tónový rozsah. Výzkum byl prováděn ve Francii na dvouletých a starších samcích. Jejich hlasový projev je považován za indikátor věku i přes to, že zde nebyl přímo důkaz o vztahu mezi věkem a zdokonalováním trylkování a zda jejich hlasový projev závisí na schopnosti přežívání (Sprau et al., 2013). Do studie bylo zahrnuto 12 samců, což není moc velký vzorek na porovnávání. Kdyby byl větší vzorek, mohli bychom získat důkazy, že zde je přímé spojení mezi věkem a zpěvem.

Data u sýkor koňader (*Parus major*) odhalila rozdílné velikosti repertoáru písní závislé na věku samců. Mladí ptáci (ve věku 1–2 roky) a staří (5–6 let) vykazovali menší rozptyl repertoáru ve srovnání s ptáky ve středním věku (ve věku 3–4 roky), kteří ho měli největší. Velikost repertoáru se tedy měnila s věkem samců (Rivera-Gutierrez et al., 2012). Celkem 45 samců bylo monitorováno v průběhu 4 let. Jelikož tento druh je jeden z nejrozšířenějších v Evropě, mohlo by na tomto druhu v budoucnu probíhat více studií, aby se tyto výsledky potvrdily nebo naopak vyvrátily.

V německé populaci rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) korelovala pozitivně velikost repertoáru s věkem samců. Samci s větším repertoárem se zpravidla dožívali vyššího věku. U švédské populace rákosníků nebyla zjištěna závislost mezi repertoárem a délkou života viz Obrázek 7. Zpěv tedy nelze považovat za důležitý indikátor vitality, protože se u populací liší. Samci mající kvalitnější teritorium měli větší repertoár písní. Existuje tedy pozitivní závislost mezi kvalitou samce, schopností udržet si území a jeho zpěvem (Forstmeier et al., 2006). Během 6 let se sesbírala data 29 jedinců v Německu a 45 jedinců ve Švédsku. Je zde vidět, že u jednoho druhu mohou být mezi populacemi rozdíly. U švédské populace nebyla žádná závislost i přes to, že bylo sesbíráno více dat.



Obrázek 7 Vztah zpěvu a věku dvou populací (Německo a Švédsko) samců rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) (Forstmeier et al. 2006)

5. Diskuze k literární rešerši

Z celkového počtu dvaceti osmi studií bylo dvacet čtyři studií provedeno na pěvcích. Studie jsem hledala na Web of Science a jako klíčová slova jsem volila stárnutí a příslušný sekundární pohlavní znak (karotenoid, melanin, strukturální zbarvení, okrasná pera, laloky). Věkový rozsah studovaných jedinců nebyl nijak velký, věk se pohyboval od jednoho roku do osmi let. Všechny studie probíhaly ve volné přírodě, výjimka byla studie zabývající se pávem korunkatým (Manning, 1989), která probíhala v zoo a věk jedinců byl v průměru vyšší, protože zde nebyl přirozený predátor páva.

U karotenoidního zbarvení peří jsem porovnávala šest vědeckých článků zkoumající jejich vztah ke stárnutí. U tří studií bylo zaznamenáno, že se s věkem exprese ornamentu zvyšuje. V jednom případě exprese rostla a poté se snižovala nejspíše vlivem stárnutí (Edler & Friedl, 2012). Ve dvou případech exprese ornamentů nezávisela nijak na věku jedince (Dale, 2000; Senar & Escobar, 2002). Výsledky dávají zcela najevo trend mezi stárnutím a karotenoidními ornamenty. Jak jsem již zmiňovala v předchozí kapitole, tak ptáci karotenoidy získávají pouze z potravy (Olson & Owens, 1998), takže to je ukazatel, jak si dokážou jednotlivci obstarat potravu. Karotenoidy mají antioxidační funkci, souvisí tedy s kondicí jedince, to pro samice znamená, že si právě budou vybírat samce, kteří mají intenzivnější zbarvení (Gray, 1996). Na základě mých poznatků z přečtených studií vyplývá, že karotenoidní zbarvení souvisí se stárnutím jedinců, kdy se s přibývajícím věkem ornament zvětšuje do určitého věku viz Tabulka 1. Studií na karotenoidní zbarvení je poměrně mnoho, což shledávám jako pozitivum pro hlubší zkoumání závislostí mezi ornamenty a věkem.

Tabulka 1 Karotenoidní ornamenty ptáků a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
lesňáček lejskovitý	ocasní pera	intenzita	M,F	zvyšuje se	(Osmond et al., 2013)
snovač kaferský	oranžový snubní šat	intenzita	M	zvyšuje pak snižuje	(Edler & Friedl, 2012)

lesňáček žlutohrdlý	zbarvení hrdla	intenzita	M	zvyšuje se	(Freeman- Gallant, et al., 2008)
čížek lesní	zbarvení na křídle	plocha	M,F	nezávisí na věku	(Senar & Escobar, 2002)
snovač kaféřský	zbarvení hlavy	intenzita	M	nezávisí na věku	(Dale, 2000)
kardinál červený	hrudní oblast	intenzita	M	zvyšuje se / světlejší Ohio	(Wolfenbarger, 2002)

Pro melaninové zbarvení per jsem si vybrala taktéž šest článků. U čtyř studií jsem zaznamenala pozitivní trend, kdy velikost či intenzita ornamentu rostla a zvětšovala se, největší intenzita/nárůst plochy probíhal mezi prvním a druhým rokem života (Freeman-Gallant et al., 2008; Freeman-Gallant et al., 2009; Crary & Rodewald, 2012; Potti et al., 2014). Jedna studie vlaštovky obecné neprokázala žádnou korelaci mezi věkem a měnícím se zbarvením (Saino et al., 2013). Z výsledků studií lze usoudit, že se stárnutím jedinců intenzita či plocha ornamentu se zvětšuje po celý život, což neplatilo pro datly zlaté. Ti mají nárůst ornamentu do třetího roku, poté se od čtvrtého roku ornamentace zeslabuje (intenzita/velikost). Výsledky ukazují, že tmavší jedinci jsou zdatnější a zároveň mají ornamenty individuálně variabilní. Expresse tmavších pheomelinů a eumelaninů byla závislá pozitivně na věku. Nebyli zde žádné velké rozdíly mezi samci a samicemi (Wiebe & Vitousek, 2015). Z mé rešerše tedy vyplývá, že melaninové ornamenty jsou indikátory věku, kondice a přežívání, kdy pouze v jednom případě nesouvisel ornament s věkem a v další studii po třetím roce života byl zaznamenán pokles exprese viz Tabulka 2. Taktéž můžeme pozorovat, že jedinci, kteří mají výraznější zbarvení, jsou mnohem úspěšnější v počtu vyvedených mláďat, jak ve své studii potvrzuje Wiebe & Vitousek (2015). Zároveň u tohoto zbarvení nenacházíme velké rozdíly mezi samci a samicemi, které tomuto zbarvení podléhají. U samic se stejně jako u samců setkáváme se stejnou spojitostí mezi ornamentem, stárnutím a kondicí.

Tabulka 2 Melaninové ornamenty ptáků a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
datel zlatý	ocasní páska, skvrny, hrdlo	plocha	M,F	do 3. roku rozšíření, poté pokles	(Wiebe & Vitousek, 2015)
datel zlatý	ocasní páska, skvrny, hrdlo	intenzita	M,F	do 3. roku výraznější, poté pokles	(Wiebe & Vitousek, 2015)
lesňáček žlutý	pruhy na hrudi	intenzita	M,F	u M nemění, u F se intenzita zvyšuje	(Crary & Rodewald, 2012)
lejsek černohlavý	dorsální strana těla	intenzita	F	zvyšuje se	(Potti et al., 2014)
lesňáček žlutohrdlý	maska	plocha	M	zvětšuje se	(Freeman-Gallant et al., 2008)
lesňáček žlutohrdlý	maska	plocha	M	zvětšuje se	(Freeman-Gallant et al., 2009)
vlaštovka obecná	bříško	intenzita	M	nezávisí na věku	(Saino et al., 2013)

Co se týkalo článků o strukturálním zbarvení peří, tak jsem porovnávala pouze tři studie, které probíhaly na volně žijících populacích. U všech tří jsem zaznamenala pozitivní trend exprese k věku a zároveň toto zbarvení pozitivně korelovalo s kvalitou jedince a přežíváním (Johnsen et al., 1998; Siefferman & Hill, 2003; Delhey et al., 2006) viz Tabulka 3. Zbarvení sýkory modřinky se také měnilo během ročních období, což bylo popsáno ve studii, kterou vedl Delhey et al. (2006), kdy největší změna probíhala mezi zimou a jarem. U všech studií bylo zjištěno, že tento znak je dědičný. O strukturálním zbarvení bylo publikováno málo studií a z mých třech vybraných nelze dělat relevantní závěry.

Tabulka 3 Strukturální zbarvení ptáků a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
sýkora modřinka	UV zbarvení na hlavě	intenzita	M,F	zvyšuje se	(Delhey et al., 2006)
slavík modráček	UV zbarvení na hrdle	intenzita	M	zvyšuje se	(Johnsen et al., 1998)
salašník modrý	UV zbarvení	intenzita	M	zvyšuje se	(Siefferman & Hill, 2003)

Studií zaměřených na bílé zbarvení je málo, protože se tento znak vyskytuje většinou s melaninovým zbarvením. U tří studií, které se zabývaly bílým zbarvením per, bylo prokázáno, že s věkem se exprese ornamentu zvětšuje. Zvyšuje se nejenom intenzita, ale i velikost skvrny. U bílého zbarvení je nesmírně důležitý i kontrast. Toto zbarvení je nejlépe pozorovatelné u jedinců, kteří mají právě melaninové zbarvení, které je tmavé. U všech studií jsem pozorovala pozitivní korelaci s velikostí a intenzitou ornamentu, která v průběhu let rostla (Hill, 1998; Evans et al., 2011; Potti et al., 2014). U samců lejska černohlavého ornament souvisel s přežíváním, u samic to nebylo nijak prokázáno. U samic tohoto druhu bylo pouze zjištěno, že skvrna na čele (samčí znak) u některých rostla a zvětšovala se (Potti et al., 2014) viz Tabulka 4. Bílé zbarvení není moc podrobené zkoumání. Myslím si, že je to z důvodu zaměření na právě melaninové ornamenty, které se vyskytují společně s ním.

Tabulka 4 Bílé zbarvení ptáků a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
strnadec zimní	bílá ocasní pera	intenzita	M	zvyšuje se	(Hill, 1998)
lejsek černohlavý	bílá skvrna na křídlech (na čele u M)	intenzita a rozsah	M,F	zvyšuje se	(Potti et al., 2014)

lejsek černohlavý	bílá skvrna na čele	intenzita a plocha	F	zvyšuje se	(Potti et al., 2014)
lejsek bělokrký	bílá skvrna na čele a na křídlech	intenzita a plocha	M,F	zvyšuje se	(Evans et al., 2011)

Studii týkající se kožních derivátů a zvětšených per jsem měla k dispozici devět. U hřebínků kurů bylo zjištěno, že se u samců s rostoucím věkem jejich hřebínek zmenšuje. Samice žily zpravidla déle a během raného věku velikost rostla a poté se zmenšovala (Cornwallis et al., 2014) viz Tabulka 6. U prodloužených per čtyři z osmi studií zjistily pozitivní vztah růstu per s věkem (Davison, 1981; Manning, 1989; Jones et al., 2000; Vortman et al., 2011). Ve většině případů exprese nejvíce rostla do třetího roku a jen u dvou studií byl zaznamenán pokles po třetím roku života (Møller & De Lope, 1999; Balbontín et al., 2010). Jedna studie ukázala, že velikost per nezávisí na věku a byla v průběhu let stále přibližně stejně velká (Jones & Montgomerie, 1992) viz Tabulka 5. U kožních derivátů bylo zjištěno, že ornament pozitivně koreluje s kondicí a počtem mláďat (Cornwallis et al., 2014). To znamená, že samice, které si vyberou staršího partnera s větším hřebínkem bude odolnější vůči enviromentálnímu stresu a tyto geny předá svým potomkům.

Tabulka 5 Prodloužená pera a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
alkounek chocholatý	prodloužená pera	délka	M,F	zvětšuje se	(Jones et al., 2000)
faeton červenooocasý	ocasní pera	délka	M,F	nezávisí na věku	(Veit & Jones, 2003)
alkounek nejmenší	pera na hlavě	délka	M,F	zvětšuje se M, nezávisí na věku F	(Jones & Montgomerie, 1992)
argus okatý	ocasní pera	délka	M	zvětšuje se	(Davison, 1981)

páv korunkatý	ocasní pera	délka	M	zvětšuje se	(Manning, 1989)
vlaštovka obecná	ocasní pera	délka	M,F	zvětšuje se	(Vortman et al., 2011)
vlaštovka obecná	ocasní pera	délka	M	zvětšuje, po 3 roce zmenšuje	(Balbontín et al., 2010)
vlaštovka obecná	ocasní pera	délka	M,F	zvětšuje, po 3 roce zmenšuje	(Møller & De Lope, 1999)

Tabulka 6 Laloky, hřebínky ptáků a stárnutí

druh	znak	char. znaku	pohlaví	vztah s věkem	článek
kur bankivský	hřebínek	velikost	M	zmenšuje se	(Cornwallis et al., 2014)
kur bankivský	hřebínek	velikost	F	zvyšuje se, poté zmenšuje	(Cornwallis et al., 2014)

Vybrala jsem si čtyři články zabývající se zpěvem, kondicí a věkem. Zpěv nemusí přímo souviset s věkem, ale může souviset také se schopností učit se novým písním. Velikost repertoáru byla ve třech studiích větší s přibývajícím věkem jedinců (Nemeth et al., 2012; Rivera-Gutierrez et al., 2012; Sprau et al., 2013), ale tento vztah se může lišit i na úrovni druhu a populace (Forstmeier et al., 2006) viz Tabulka 7. Dá se říct, že se zpěvem je to na posuzování těžké. Musíme brát v potaz fakt, že se pěvci dokážou učit písně v průběhu života. Samci, kteří mohou odposlouchat vícero melodií budou pak mít větší repertoár. Neučí se pouze melodie ostatních druhů, svého druhu (od starších samců), ale i ostatní zvuky, které mohou vydávat jiná zvířata. Jsou i důkazy, že se dokážou naučit odposlouchat zvuky z urbanizovaných ploch (Slabbekoorn & von Boer-Visser, 2007) U frekvence zpěvu to je jiné. Ta se v průběhu let zpravidla zvyšovala, což může být v důsledku posilování hlasivkových svalů (Nemeth et al., 2012).

Tabulka 7 Zpěv ptáků a stárnutí

druh	znak	pohlaví	vztah s věkem	článek
vrabec skalní	hlasitost	M	vyšší	(Nemeth et al., 2012)
vrabec skalní	rychlost zpěvu	M	nižší	(Nemeth et al., 2012)
slavík obecný	rychlost trylkování	M	rychlejší	(Sprau et al., 2013)
sýkora koňadra	velikost repertoáru	M	větší, poté menší	(Rivera-Gutierrez et al., 2012)
rákosník velký	velikost repertoáru, něm./švéd.	M	větší / nižší	(Forstmeier et al., 2006)

6. Vlastní práce

Cílem vlastní práce je otestovat, jak se velikost melaninového pruhu (na břišní straně) mění s věkem u samců sýkory koňadry (*Parus major*). Melaninový pruh souvisel s kondicí samců v populaci, je ukazatelem kvality samce a znakem, podle kterého si samice vybírají protějšek (Norris, 1990). Náš předpoklad je, že se melaninový ornament bude s přibývajícím věkem zvětšovat.

Sýkora koňadra, byla zvolena jako modelový druh, protože se hojně vyskytuje nejenom ve všech lesích, ale i ve městech, sadech a parcích v ČR. Samec si teritorium označuje zpěvem. Hnízdo je umístěno v budkách, dutinách stromů či pařezech. Sýkora hnízdí dvakrát do roka a o potomstvo se starají oba rodiče (Šťastný & Hudec, 2011).

6.1 Metodika

Data byla nasbívána v Čimickém háji (50°13'05.575"N, 14°44'17.083"E) a Ďáblickém háji (50°13'51.928"N, 14°46'42.175"E) viz. Obrázek 8 a Obrázek 9 v Praze-Kobylicích. Sbírána byla týmem z FŽP ČZU a PřF UK od roku 2011 do roku 2017. Období sběru dat bylo na jaře (duben-květen), kdy probíhalo hnízdění sýkor. Na obou lokalitách je nainstalováno dohromady 267 budek. Samci se odchytávali ornitologickou sítí před budkou. Odchycení jedinci se nejdříve vážili digitální vahou (Pesola PPS200 s přesností 0.02 g), dále se u nich měřila délka tarsu digitálním posuvným měřítkem (Kinex 6040.2 s přesností 0.01 mm). Na místě odchytu byl pták vyfotografován skenovacím zařízením (skenovací zařízení Epson Perfection V30 vybavené papírovým měřítkem) a velikost plochy melaninového pruhu byla poté měřena v programu Adobe Photoshop CS6 (Svobodová et al., 2018). Přesný věk byl zjištěn pomocí kroužků na noze, které jsou zadávány do databáze.



Obrázek 8 Mapa budek Čimického háje



Obrázek 9 Mapa budek Dáblického háje

Vztah mezi velikostí melaninového břišního ornamentu a věkem jedince byl testován lineárním modelem s náhodnými efekty (LMM). Celkový vzorek čítal 23 jedinců, kteří byli opakovaně odchyceni a změřeni. Vytvořený lineární model předpokládal normální rozdělení závislé proměnné, které bylo následně otestováno Shapiro-Wilk testem. Závislou proměnnou byla velikost ornamentu. Jako vysvětlující proměnné byly věk a také váha (váha/délka tarsu), protože melaninový ornament může souviset s kondicí. Z věku jsem vytvořila polynomy (lineární, kvadratický a kubický). Rok odchytu a ID jedince byly do modelu zahrnuty jako náhodné efekty. Statistická významnost jednotlivých proměnných byla zjišťována pomocí delekčních testů (Pekár & Brabec, 2009). Statistické testování probíhalo na samcích mladších pěti let, protože ve starších kategoriích bylo málo jedinců a byli z testování vynecháni. Testování jsem prováděla v R Studiu verze 1.1456 (R Studio Team, 2015). Nejlepší lineární model mi vyšel, když ornament závisel na lineárním věku + kvadratickém věku + kubickém věku + váha s náhodnými faktory jako je ID jedince a rokem, kdy proběhl odchyt ($\text{mod3} = \text{lmer}(\text{ornament} \sim \text{věk} + \text{věk}^2 + \text{věk}^3 + \text{váha} + (1|\text{id}) + (1|\text{rok}))$).

6.2 Výsledky a diskuze

Vytvořila jsem popisnou statistiku jednotlivých proměnných, abych zjistila průměrnou, minimální a maximální velikost proměnných. Dle mých výpočtů variabilita proměnných byla dostačující.

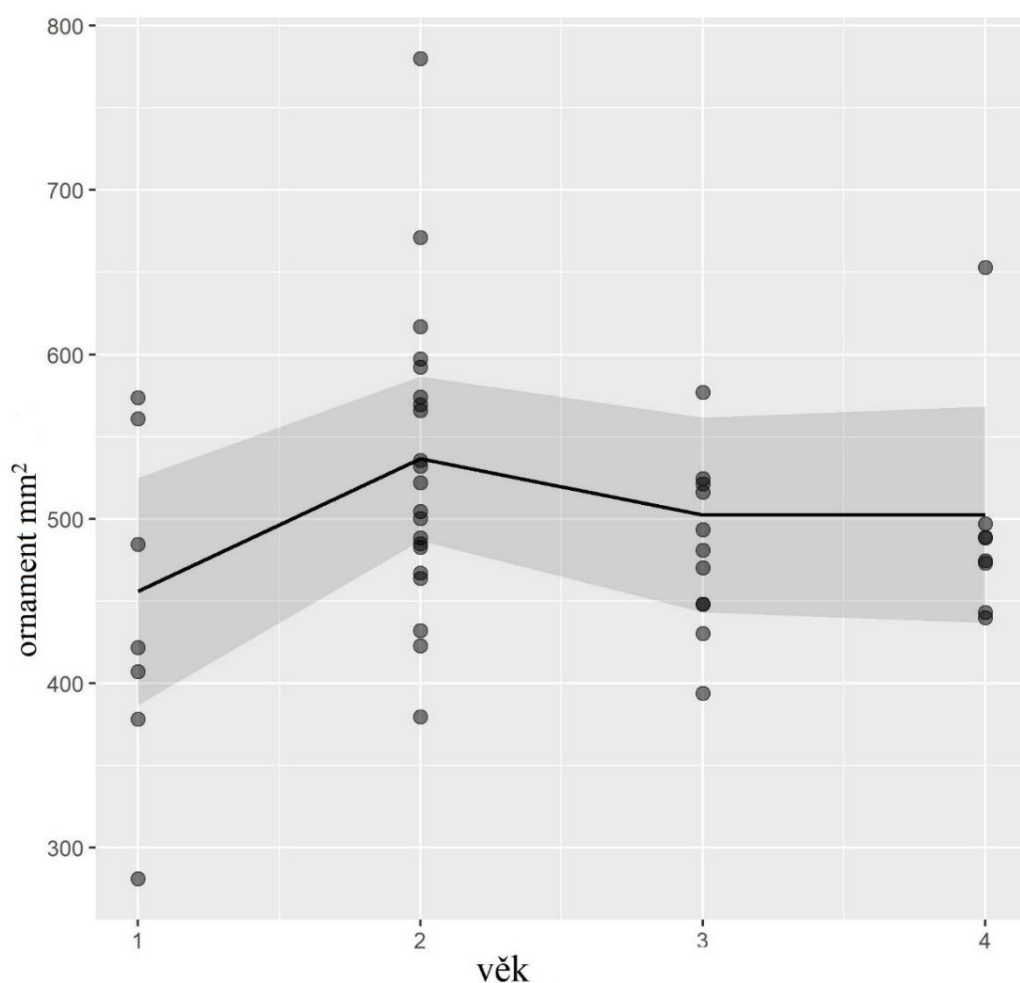
Tabulka 8 Popisná statistika ornamentu, hmotnosti a tarsu

	ornament(mm ²)	hmotnost (g)	tarsus(mm)
minimum	141,8	15,08	20,38
průměr	362,9	17,22	22,61
maximum	780	19,75	29,78

Jedinou signifikantně významnou proměnou v modelu byl pouze věk ve tvaru kubického polynomu. Obrázek 10 naznačuje, že pouze jednoletí samci mají menší melaninový ornament než samci starší. Výsledky z mého výsledného modelu jsem dala do Tabulky 9, kde jsou zaznamenány jednotlivé výsledky proměnných.

Tabulka 9 Výsledky lineárního LMM modelu, který testoval vztah mezi melaninovým ornamentem a věkem, $n=23$
 $lmer(\text{ornament} \sim \text{věk} + \text{věk}^2 + \text{věk}^3 + \text{váha} + (1|id) + (1|\text{rok}))$

proměnná	estimate	SE	DF	T hodnota	p hodnota
intercept	604,78	176,26	49,26	3,431	0,00123
věk lineární	-131,12	119,29	33,06	-1,099	0,2796
věk kvadratický	-187,47	102,19	36,94	-1,835	0,07464
věk kubický	216,76	100,82	41,33	2,15	0,03746
váha	-133,19	227,57	48,76	-0,585	0,56106



Obrázek 10 Vztah mezi melaninovým pruhem a věkem samců sýkory koňadry $n = 23$

Samice sýkor koňader si svého partnera vybírají na základě melaninového pruhu na hrudi a zároveň tento ornament značí kvalitu jedince (Norris, 1990). Při testování vztahu melaninového pruhu u samců sýkor bylo patrné, že ornament je u ročních jedinců je nejmenší. Do druhého roku rostl nejvíce, poté se začal zmenšovat. Mladší samci investují do ornamentu až po prvním roce života. Starší jedinci mohou být zkušenější a dokážou si tedy obstarat kvalitnější potravu, která

se poté projeví na zbarvení (Val et al., 2011). S interpretací výsledků však musíme být opatrní, protože tento vztah byl na hraně signifikance $p=0,037$. Navíc k dispozici byl relativně malý vzorek samců sýkor ($n=23$). Výsledek mé práce je podobný jako u dvou prací (Freeman-Gallant et al., 2008, 2009), kdy melaninová maska u lesňáčků žlutohrdlých pozitivně korelovala s věkem a mladší jedinci měli menší masku. Byl to znak kvality jedince a ornament závisel na hmotnosti. Podobného výsledku dosáhla i práce, která zkoumala datly zlaté a jejich melaninové ornamenty, které také pozitivně korelovaly s věkem a ornament také závisel na váze jedince (Wiebe & Vitousek, 2015). Ostatní studie melaninových ornamentů se zabývaly intenzitou zbarvení melaninového ornamentu. U datla zlatého, lesňáčka žlutého a lejska černohlavého intenzita ornamentu rostla s věkem (Crary & Rodewald, 2012; Saino et al., 2013; Potti et al., 2014). Vlaštovka obecná nezaznamenala žádnou závislost mezi věkem a intenzitou zbarvení, protože jedinci investovali do reprodukční úspěšnosti (Saino et al., 2013) viz. Tabulka 2.

Testování by bylo potřeba udělat na větším počtu jedinců, aby se potvrdily předpoklady tohoto testování, že se melaninový pruh mění pozitivně s přibývajícím věkem a nejenom pouze do druhého roku. Dalším ovlivňujícím faktorem byl věk jedinců, kdy chyběla data o jedincích starších pěti let, kteří museli být z mého vzorku odstraněni pro jejich nedostatek. Testování by na stejném vzorku mohlo proběhnout i na intenzitě zbarvení.

7. Závěr

- Cílem rešeršní části bylo porovnat studie, které zkoumaly vztah mezi sekundárními pohlavními znaky ptáků a jejich věkem a přežíváním (kondice).
- Produkce sekundárních pohlavních znaků je náročná a pouze kvalitní jedinci dokážou zpracovat a najít potřebné zdroje, proto starší a zkušenější jedinci by měli mít nápadnější a větší sekundární pohlavní znaky.
- Zaznamenala jsem trend, kdy vztah mezi expresí ornamentu a věkem roste, zejména u znaků karotenoidních a melaninových.
- Karotenoidní ornamentey mohou signalizovat kvalitu jedince, protože ptáci je získávají z potravy a značí to tedy jedince, kteří jsou schopni obstarat kvalitnější potravu. S věkem toto zbarvení koreluje jen v 65 % studií, u zbylých nebyla prokázána závislost mezi věkem a zbarvením.
- Melaninové ornamentey také mohou značit kvalitního jedince, ale tento předpoklad byl prokázán jen u dvou studií. Většina studií prokázala pozitivní korelaci s věkem a to v 70 % případů.
- Plocha a intenzita bílých ornamentů a strukturálního zbarvení se zvětšovala s věkem u všech mých vybraných studií.
- Většina studií zaměřených na velikost kožních derivátů (hřebínky, laloky) a prodloužená pera zjistila, že tyto ornamentey se zvětšují s přibývajícím věkem. Pouze dvě studie zaznamenaly zmenšování vlivem stárnutí organismu.
- Zpěv jako sekundární znak může být kondičně závislý a může být selektován pohlavním výběrem u řady druhů ptáků. V 60 % studií byli starší samci kvalitnější zpěváci, trylkovali rychleji a sdíleli písně.
- Ve vlastní práci jsem zjistila, že břišní melaninový pruh samců sýkory koňadry se měnil s věkem, kdy roční samci měli pruh mnohem menší než samci dvouletí. Tříletí a čtyřletí samci zaznamenali pokles ornamentu. Výsledek mé studie vyšel na hranici signifikance kvůli malému vzorku ($n=23$), kdy mi signifikantně vyšel kubický věk ($p=0,037$).
- Do budoucna by bylo třeba provést více studií zabývajících se sekundárními pohlavními znaky a stárnutím, zejména v zajetí, kde lze studovat větší věkový gradient jedinců. Získali bychom tak více starších jedinců, u kterých bychom mohli pozorovat stárnutí a možnou degradaci druhotných pohlavních znaků. V tuto chvíli není mnoho empirických studií řešící toto téma.

8. Bibliografie

- Ah-King, M. (2011). Female sexual selection in light of the Darwin–Bateman paradigm. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1142–1143. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr109>
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., & Lundberg, A. (1986). Do Females Prefer Older Males in Polygynous Bird Species? *The American Naturalist*, 127(2), 241–245. <https://doi.org/10.1086/284481>
- Amidon, J., Wein, S., Berdy, B., Freeman-Gallant, C. R., Haussmann, M. F., & Taff, C. C. (2011). Oxidative damage to DNA related to survivorship and carotenoid-based sexual ornamentation in the common yellowthroat. *Biology Letters*, 7(3), 429–432. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.1186>
- Andersson, M., & Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(6), 296–302. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.015>
- Andersson, S., Ornborg, J., & Andersson, M. (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 445–450. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0315>
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection* (Vol. 72). Princeton University Press.
- Arak, A., & Enquist, M. (1993). Hidden preferences and the evolution of signals. *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, 340(1292), 207–213. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0059>
- Araya-Salas, M., & Wright, T. (2013). Open-ended song learning in a hummingbird. *Biology Letters*, 9(5), 20130625. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0625>
- Badyaev, A. V., & Young, R. L. (2004). Complexity and integration in sexual ornamentation: An example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(6), 1317–1327. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00781.x>
- Badyaev, A. V., & Hill, G. E. (2000). of Carotenoid- Versus Melanin-Based Coloration. *Changes*, 69(2), 153–172. <https://doi.org/10.1006/bij1.1999.0350>
- Balbontín, J., de Lope, F., Hermosell, I. G., Mousseau, T. A., & Møller, A. P. (2010). Determinants of age-dependent change in a secondary sexual character. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(2), 440–448. <https://doi.org/10.1111/j.1420->

9101.2010.02183.x

- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., & Torres, R. (2014). Age-dependent effects of carotenoids on sexual ornaments and reproductive performance of a long-lived seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(1), 115–126. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1628-0>
- Bertram, S. M., Gowaty, P. A., Corlett, D. H., Loranger, M. J., Thomson, I. R., Reifer, M. L., ... Ferguson, G. L. (2016). Linking mating preferences to sexually selected traits and offspring viability: good versus complementary genes hypotheses. *Animal Behaviour*, 119, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.06.003>
- Budden, A. E., & Dickinson, J. L. (2009). Signals of quality and age: The information content of multiple plumage ornaments in male western bluebirds *Sialia mexicana*. *Journal of Avian Biology*, 40(1), 18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04344.x>
- Campisi, J., & D'Adda Di Fagagna, F. (2007). Cellular senescence: When bad things happen to good cells. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 8(9), 729–740. <https://doi.org/10.1038/nrm2233>
- Chargé, R., Jalme, M. Saint, Lacroix, F., Cadet, A., & Sorci, G. (2010). Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 843–850. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01696.x>
- Charlesworth, Brian & Alberto Leon, Jesus. (1976). The Relation of Reproductive Effort to Age. *American Naturalist*. 110. 449-459. 10.1086/283079.
- Cornwallis, C. K., Dean, R., & Pizzari, T. (2014). Sex-Specific Patterns of Aging in Sexual Ornaments and Gametes. *The American Naturalist*, 184(3), E66–E78. <https://doi.org/10.1086/677385>
- Crary, A. L., & Rodewald, P. G. (2012). Plumage coloration and ornamentation as predictors of nest survival and number of young fledged in Yellow Warblers. *Journal of Field Ornithology*, 83(2), 130–140. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00363.x>
- Dale, J. (2000). Ornamental plumage does not signal male quality in red-billed queleas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1458), 2143–2149. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1261>

- Davison, G.W.H. (1981). Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (Aves: Phasianidae). *Biol J Linnean Soc*, 15, 91–104
- Darwin, C. (1871). *The descent of man: And selection in relation to sex*. London: J. Murray.
- De Lanuza, G. P. i., Carazo, P., & Font, E. (2014). Colours of quality: Structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Animal Behaviour*, 90, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.017>
- Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S., & Kempenaers, B. (2003). Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1528), 2057–2063. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2460>
- Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A., & Kempenaers, B. (2006). Seasonal changes in blue tit crown color: Do they signal individual quality? *Behavioral Ecology*, 17(5), 790–798. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl012>
- Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). BIRDSONG AND HUMAN SPEECH: Common Themes and Mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22(1), 567–631. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.22.1.567>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>
- Edler, A. U., & Friedl, T. W. P. (2012). Age-related variation in carotenoid-based plumage ornaments of male Red Bishops *Euplectes orix* Age-related variation in carotenoid-based plumage ornaments of male Red Bishops *Euplectes orix*. (April 2011). <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0757-3>
- Evans, S. R., Gustafsson, L., & Sheldon, B. C. (2011). Divergent patterns of age-dependence in ornamental and reproductive traits in the collared flycatcher. *Evolution*, 65(6), 1623–1636. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01253.x>
- Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. OUP Oxford*
- Forstmeier, W., Hasselquist, D., Bensch, S., & Leisler, B. (2006). Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(5), 634–643. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0090-z>

- Freeman-Gallant, C. R., Whittingham, L. A., DeCoste, J., & Dunn, P. O. (2008). Geographic variation in the function of ornaments in the common yellowthroat *Geothlypis trichas*. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 66–72. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04113.x>
- Freeman-Gallant, C. R., Whittingham, L. A., Dunn, P. O., Morin, D. F., Taff, C. C., & Tsang, S. M. (2009). Sexual Selection, Multiple Male Ornaments, and Age- and Condition-Dependent Signaling in the Common Yellowthroat. *Evolution*, 64(4), 1007–1017. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00873.x>
- Gangonso, L., Grande, J.M., Ducrest, A.-L., Figuerola, J., Bortolotti, G.R., Andrés, J.A. and 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. doi:[10.1111/j.1420-9101.2011.02336.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02336.x)
- Gomes, P., Simão, S., Silva, E., Pinto, V., Amaral, J. S., Afonso, J., ... Soares-Da-Silva, P. (2009). Aging increases oxidative stress and renal expression of oxidant and antioxidant enzymes that are associated with an increased trend in systolic blood pressure. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2(3), 138–145. <https://doi.org/10.4161/oxim.2.3.8819>
- Gray, D. A. (1996). Carotenoids and Sexual Dichromatism in North American Passerine Birds. *The American Naturalist*, 148(3), 453–480. <https://doi.org/10.1086/285935>
- Grether, G. F. (2000). Carotenoid Limitation and Mate Preference Evolution : A Test of the Indicator Hypothesis in CAROTENOID LIMITATION AND MATE PREFERENCE EVOLUTION : A TEST OF THE INDICATOR HYPOTHESIS IN GUPPIES (*POECILIA RETICULATA*). 54(5), 1712–1724.
- Hadfield, J. D., Burgess, M. D., Lord, A., Phillimore, A. B., Clegg, S. M., & Owens, I. P. F. (2006). Direct versus indirect sexual selection: Genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1347–1353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3459>
- Hill E, G. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality . *Nature* , 350:337-33, 337–339.
- Hill, G. E. (1993). Geographic variation in carotenoid plumage pigmentation of house

- finches. *Biol J Lin Soc*, 49, 63–86. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00685.x>
- Hill, G. E., Inouye, C. Y., & Montgomerie, R. (2002). Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1496), 1119–1124. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.1980>
- Hill, J. A. (1998). Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behavioral Ecology*, 10(1), 91–96. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.1.91>
- Hill, G. E., & McGraw, K. J. (2006). *Bird coloration*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University.
- Hörak, P., Saks, L., & Ots, I. (2001). Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia*, 134(3), 301–307. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1125-z>
- Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., & Griffiths, R. (1998). blue tits *Parus caeruleus* are ultraviolet tits. *Proceeding of the Royal Society of London Biology*, 265(December 1997).
- Invernizzi, E., & Gilman, R. T. (2015). The evolution of sexual imprinting in socially monogamous populations. *Current Zoology*, 61(6), 1043–1061. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.6.1043>
- Johnsen, A., Andersson, S., Ornborg, J., & Lifjeld, J. T. (1998). Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): A field experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1403), 1313–1318. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0435>
- Johnson, K., Thornhill, R., Ligon, J. D., & Zuk, M. (1993). The direction of mothers' and daughters' preferences and the heritability of male ornaments in red jungle fowl (pp. 254–259). pp. 254–259. *Behavior Ecology*.
- Jones, I. L., Hunter, F. M., & Fraser, G. (2000). Patterns of variation in ornaments of Crested Auklets. *Journal of Avian Biology*, 2(landesson 1994), 119–127.
- Jones, I. L., & Montgomerie, R. (1992). Least auklet ornaments: do they function as quality indicators? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(1), 43–52. <https://doi.org/10.1007/BF00168593>

- Kelsh, R. N. (2004). Review : Pigment Gene Focus Genetics and Evolution of Pigment Patterns in Fish. *Pigment Cell Research*, (1), 326–336. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0749.2004.00174.x>
- Kirkpatrick, M. (1986). The Handicap Mechanism of Sexual Selection Does Not Work (pp. 222–240). pp. 222–240.
- Kirkpatrick, M., & Ryan, M. (1991). The evolution of mating preference and the lek. *Nature*, 350(6313).
- Kirkwood, T. B. L. (2002). Evolution of ageing. *Nature*, 270(5635), 301–304. <https://doi.org/10.1038/270301a0>
- Lambert, A. J., & Merry, B. J. (2004). Effect of caloric restriction on mitochondrial reactive oxygen species production and bioenergetics: reversal by insulin. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 286(1), R71–R79. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00341.2003>
- Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 78(6), 3721–3725.
- Landmann, A., & Kollinsky, C. (1995). Territory Defence in Black Redstarts, *Phoenicurus ochruros*: Effects of Intruder and Owner Age?
- Lecomte, V. J., Jaeger, A., Chastel, O., Gaillard, M., Faivre, B., Sorci, G., ... Trouve, C. (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(14), 6370–6375. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911181107>
- Maklakov, A. A., Hall, M. D., Simpson, S. J., Dessmann, J., Clissold, F. J., Zajitschek, F., ... Brooks, R. C. (2009). Sex differences in nutrient-dependent reproductive ageing. *Aging Cell*, 8(3), 324–330. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2009.00479.x>
- Manning, J. T. (1989). Age-advertisement and the evolution of the peacock 's train. 384, 379–384.
- McGlothlin, J. W., Parker, P. G., Nolan, V., & Ketterson, E. D. (2005). Correlational Selection Leads to Genetic Integration of Body Size and an Attractive Plumage Trait in Dark-Eyed Juncos Published by : Society for the Study of Evolution Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3448982> Accessed : 03-03-2016 15 : 53 UTC Your. 59(3), 658–671.
- Medawar, P. B. (1952) *An Unsolved Problem of Biology*. London, UK: H. K. Lewis

- Mennill, D. J., Doucet, S. M., Montgomerie, R., & Ratcliffe, L. M. (2003). Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla*: black and white signals of sex and rank. *Behav Ecol Sociobiol*, 53(6), 350–357. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0581-8>
- Møller, A. P. (1987). Variation in badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Animal Behaviour*, 35, 20–210.
- Møller, A. P. (1989). Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature*, 339, 360–362. <https://doi.org/10.1038/340301a0>
- Møller, A. P. (1991). Sexual Selection in the Monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of Tail Ornament Size. *Evolution*, 45(8), 1823. <https://doi.org/10.2307/2409834>
- Møller, A. P. (1991). Sexual Selection in the Monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of Tail Ornament Size. *Evolution*, 45(8), 1823. <https://doi.org/10.2307/2409834>
- Møller, A. P., & De Lope, F. (1999). Senescence in a short-lived migratory bird: Age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 163–171. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00274.x>
- Moorhead, P. S., & Hayflick, L. (1961). The serial cultivation of human cell strains'. *Experimental Cell Research*, 621(December 1962), 585–621.
- Neff, B. D., & Pitcher, T. E. (2005). Genetic quality and sexual selection: An integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, Vol. 14, pp. 19–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02395.x>
- Nemeth, E., Kempnaers, B., Matessi, G., & Brumm, H. (2012). Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS ONE*, 7(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043259>
- Nunney, L. (1991). The influence of age structure and fecundity on effective population size. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 246(1315), 71–76. <https://doi.org/10.1098/rspb.1991.0126>
- Nunney, L. (1993). The Influence of Mating System and Overlapping Generations on Effective Population Size. *Evolution*, 47(5), 1329. <https://doi.org/10.2307/2410151>
- Olson, V. A., & Owens, I. P. F. (1998). Costly sexual signals: Are carotenoids rare,

- risky or required? *Trends in Ecology and Evolution*, 13(12), 510–514.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01484-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01484-0)
- Osmond, M. M., Germain, R. R., Reudink, M. W., Nocera, J. J., Ratcliffe, L. M., Boag, P. T., & Marra, P. P. (2013). Relationships between carotenoid-based female plumage and age, reproduction, and mate colour in the American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Canadian Journal of Zoology*, 91(8), 589–595.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0017>
- Pascoal, S., Moran, P., & Bailey, N. W. (2016). Signal Evolution: “Shaky” Evidence for Sensory Bias. *Current Biology*, 26(2), R78–R80.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.11.045>
- Pekár, S. & Brabec, M. *Moderní analýza biologických dat*. Praha: Scientia, 2009. *Biologie dnes*. ISBN 978-80-86960-44-9.
- Petrie, M. (1992). Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation. *Animal Behaviour*, 44(PART 3), 585–586.
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(92\)90072-H](https://doi.org/10.1016/0003-3472(92)90072-H)
- Petrie, M. (1993). Do peacock’s trains advertise age? *Journal of Evolutionary Biology*, 6(3), 443–448. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1993.6030443.x>
- Pfennig, K. S. (1998). The evolution of mate choice and the potential for conflict between species and mate-quality recognition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1407), 1743–1748.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0497>
- Potti, J., Canal, D., & Camacho, C. (2014). Ontogenetic variation in the plumage colour of female European Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 156(4), 879–884. <https://doi.org/10.1111/ibi.12175>
- Prota, G. (1980). Recent advances in the chemistry of melanogenesis in mammals. *Journal of Investigative Dermatology*, 75(1), 122–127.
<https://doi.org/10.1111/1523-1747.ep12521344>
- Prum, R. O. (2004). Structural colouration of mammalian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *Journal of Experimental Biology*, 207(12), 2157–2172. <https://doi.org/10.1242/jeb.00989>
- Ricklefs, R. E. (2008). The evolution of senescence from a comparative perspective. *Functional Ecology*, 22(3), 379–392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01420.x>

- Rivera-Gutierrez, H. F., Pinxten, R., & Eens, M. (2012). Tuning and fading voices in songbirds: Age-dependent changes in two acoustic traits across the life span. *Animal Behaviour*, 83(5), 1279–1283. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.001>
- Rosenthal, M. F., & Hebets, E. A. (2015). Temporal patterns of nutrition dependence in secondary sexual traits and their varying impacts on male mating success. *Animal Behaviour*, 103, 75–82. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.001>
- Roulin, A., & Dijkstra, C. (2003). Genetic and environmental components of variation in eumelanin and pheomelanin sex-traits in the barn owl. *Heredity*, 90(5), 359–364. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800260>
- Castañeda, De, R., Burt, E. H., González-Braojos, S., & Moreno, J. (2015). Bacterial degradability of white patches on primary feathers is associated with breeding date and parental effort in a migratory bird. *Ibis*, 157(4), 871–876. <https://doi.org/10.1111/ibi.12281>
- Saino, N., Wakamatsu, K., Caprioli, M., Rubolini, D., Romano, M., Canova, L., ... Ambrosini, R. (2013). Sexual Dimorphism in Melanin Pigmentation, Feather Coloration and Its Heritability in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 8(2), e58024. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058024>
- von Schantz, T., Hasselquist, D., Wittzell, H., Bensch, S., & Grahn, M. (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1414), 1–12. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0597>
- Senar, J. C., & Escobar, D. (2002). Carotenoid derived plumage coloration in the siskin *Carduelis spinus* is related to foraging ability. *Avian Science*, 2(2), 19–24. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20875>
- Shawkey, M. D., & Hill, G. E. (2005). Carotenoids need structural colours to shine. *Biology Letters*, 1(2), 121–124. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0289>
- Siefferman, L., & Hill, G. E. (2003). Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology*, 14(6), 855–861. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg063>
- Siefferman, L., & Hill, G. E. (2005). UV-blue structural coloration and competition for nestboxes in male eastern bluebirds. *Animal Behaviour*, 69(1), 67–72. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.026>

- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E., & Viitala, J. (2002). Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 63(1), 97–102. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1870>
- Slabbekoorn, H. & von Boer-Visser, A. (2007). Cities Change the Songs of Birds. *Current biology : CB*, 16, 2326-31. [10.1016/j.cub.2006.10.008](https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.008).
- Slatkin, M. (1983). Ecological causes of sexual dimorphism. *Ecological Causes of Sexual Dimorphism*, 3(3), 622–630.
- Slominski, A., Tobin, D. J., Shibahara, S., & Wortsman, J. (2004). Melanin Pigmentation in Mammalian Skin and Its Hormonal Regulation. *Physiological Reviews*, 84(4), 1155–1228. <https://doi.org/10.1152/physrev.00044.2003>
- Sprau, P., Roth, T., Amrhein, V., & Naguib, M. (2013). The predictive value of trill performance in a large repertoire songbird, the nightingale *Luscinia megarhynchos*. *Journal of Avian Biology*, 44(6), 567–574. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00113.x>
- Svobodová, J., Bauerová, P., Eliáš, J., Velová, H., Vinkler, M., & Albrecht, T. (2018). Sperm variation in Great Tit males (*Parus major*) is linked to a haematological health-related trait, but not ornamentation. *Journal of Ornithology*, 159(3), 815–822. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1559-7>
- Šťastný, K.; Hudec, K. et al. (2011). *Ptáci - Aves: díl III/1, 2. 2., preprac. a dopl. vyd.* Praha: Academia. 1189 s. Fauna CR, 30/1, 2. ISBN 978-80-2001834-2.
- Troen, B. R. (2003). The biology of aging. *Journal of Musculoskeletal Neuronal Interactions*, 7(1), 340–341. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12516005>
- Val, E. del, Quesada, J., & Senar, J. C. (2011). Age-Related Differences in a Carotenoid-Based Coloration Trait are Due to Within-Individual Changes in Great Tits *Parus major*. *Ardea*, 98(2), 179–184. <https://doi.org/10.5253/078.098.0207>
- Veiga, J. P. (1993). Badge Size, Phenotypic Quality, and Reproductive Success in the House Sparrow: A Study on Honest Advertisement. *Evolution*, 47(4), 1161. <https://doi.org/10.2307/2409982>
- Veit, A. C., & Jones, I. L. (2003). Function of Tail Streamers of Red-Tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) as Inferred from Patterns of Variation. *The Auk*, 120(4), 1033–1043. <https://doi.org/10.2307/4090274>

- Veselovský, Z. *Obecná ornitologie*. Ilustroval Jan DUNGEL. Praha: Academia, 2001. ISBN 80-200-0857-8.
- von Schantz, T., Wittzell, H., Göransson, G., Grahn, M., & Persson, K. (1996). MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. *1992(December 1983)*, 265–271.
- Vortman, Y., Lotem, A., Safran, R. J., & Lovette, I. J. Dor, R. (2011). The sexual signals of the East-Mediterranean barn swallow: a different swallow tale. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1344–1352. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr139>
- Wagner, W. E. (2011). Direct Benefits and the Evolution of Female Mating Preferences. Conceptual Problems, Potential Solutions, and a Field Cricket. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 43). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-380896-7.00006-X>
- Wasser, D. E., & Sherman, P. W. (2010). Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *Journal of Zoology*, 280(2), 103–155. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00671.x>
- Weismann, A., Poulton, E.B., Schönland, S. (Selmar) & Shipley, A.E. (Arthur E. (1889). *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Oxford, Clarendon Press*
- 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. <https://doi.org/10.1642/auk-14-281.1>
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution*, 11(4), 398. <https://doi.org/10.2307/2406060>
- Wolfenbarger, L. L. (2002). Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology*, 10(1), 80–90. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.1.80>
- Yang, C., Wang, J., Fang, Y., & Sun, Y. H. (2013). Is sexual ornamentation an honest signal of male quality in the Chinese grouse (*tetrastes sewerzowi*)? *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082972>
- Zahavi, A. (1975). Mate Selection-A Selection for a Handicap. *Evolutionary Psychology*, 6(2), 205–214. <https://doi.org/10.1556/JEP.2007.1013>

9. Seznam obrázků a tabulek

Obrázek 1 Vztah mezi karotenoidním zbarvením samce snovače kaferského (<i>Euplectes orix</i>) a věkem (Edler & Friedl, 2012)	12
Obrázek 2 Vztah melaninového ornamentu samců a samic vlaštovky obecné (<i>Hirundo rustica</i>) a jejich věku. PTCA je pheomelanin, 4-AHP je eumelanin. (Sainno et al. 2013)	15
Obrázek 3 Vztah bílého zbarvení na hrudi lejska černohlavého (<i>Ficedula hypoleuca</i>) k věku samic (Potti et al. 2014)	18
Obrázek 4 Vztah věku a ornamentů (křídlo a čelo) samců a samic lejska bělokrkého (<i>Ficedula albicollis</i>) (Evans et al. 2011)	19
Obrázek 5 Vztah věku a prodloužených per samců a samic faetona červenoocasého (<i>Phaeton rubricauda</i>) (Veit & Jones 2003)	20
Obrázek 6 Vztah mezi kvalitou gamet a věkem kura bankivského <i>Gallus gallus</i> . Horní řádek znázorňuje samce, spodní samice (Cornwallis et al. 2014)	22
Obrázek 7 Vztah zpěvu a věku dvou populací (Německo a Švédsko) samců rákosníka velkého (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>) (Forstmeier et al. 2006)	24
Obrázek 8 Mapa budek Čimického háje	33
Obrázek 9 Mapa budek Ďáblického háje	33
Obrázek 10 Vztah mezi melaninovým pruhem a věkem samců sýkory koňadry $n = 23$	35
Tabulka 1 Karotenoidní ornamenty ptáků a stárnutí	25
Tabulka 2 Melaninové ornamenty ptáků a stárnutí	27
Tabulka 3 Strukturální zbarvení ptáků a stárnutí	28
Tabulka 4 Bílé zbarvení ptáků a stárnutí	28
Tabulka 5 Prodloužená pera a stárnutí	29
Tabulka 6 Laloky, hřebínky ptáků a stárnutí	30
Tabulka 7 Zpěv ptáků a stárnutí	31
Tabulka 8 Popisná statistika ornamentu, hmotnosti a tarsu	34
Tabulka 9 Výsledky lineárního LMM modelu, který testoval vztah mezi melaninovým ornamentem a věkem, $n=23$ $\text{lmer}(\text{ornament} \sim \text{věk} + \text{věk}^2 + \text{věk}^3 + \text{váha} + (1 \text{id}) + (1 \text{rok}))$	35