

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie



**Variabilita zbarvení vaječné skořápky ve snůškách
sýkory koňadry**

Diplomová práce

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

Autor diplomové práce: Bc. Petra Špatenková

Praha, 2014

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Petra Špatenková

Inženýrská ekologie

Název práce

Variabilita zbarvení vaječné skořápky ve snůškách sýkory koňadry

Anglický název

Variability of eggshell colouration in clutches of the great tit

Cíle práce

Vysoká variabilita ve zbarvení vaječných skořápek ptáků je způsobena dvěma pigmenty, biliverdinem a protoporphyrinem (CASSEY et al. 2011). Za skvrnitost skořápek je však zodpovědný pouze protoporphyrin (MIKŠÍK et al. 1996). Pro vysvětlení vysoké variability ve skvrnitosti vajec mezi i uvnitř snůšek bylo navrženo několik hypotéz, např. zpevňující či kryptická funkce pigmentu (WALLACE 1889), vliv pigmentu na permeabilitu (tj. ztrátu vody) skořápky (HIGHAM et GOSLER 2006) a identifikace vlastních vajec (LÓPEZ-DE-HIERRO et MORENO-RUEDA 2010). I když nejvíce pozornosti bylo věnováno signální funkci vajec, která informuje o kvalitě samic v postkopulačním období (MORENO et OSORNO 2003), vztah mezi ornamentací samic a skvrnitostí jejich vajec nebyl dosud analyzován.

Cíle práce:

1. Práce bude testovat, zda variabilita ve zbarvení podkladové barvy vaječné skořápky souvisí s kondicí samic sýkory koňadry (*Parus major*).
2. Práce bude testovat, zda variabilita v pigmentaci vaječných skořápek souvisí s kondičními parametry samic.

Metodika

Náš tým disponuje daty o samicích sýkory koňadry (hmotnost, základní míry, hematologická data, standardní digitální fotografie melaninového ornamentu, vzorky peří karotenoidního ornamentu), které byly odchyceny v blízkosti hnízdních budek na studijní ploše Čimický-Ďáblický háj. Plocha melaninového proužku bude analyzována v programu Adobe Photoshop, barva karotenoidního ornamentu a vaječné skořápky pak prostřednictvím spektrometru. Vztah ornamentů a kondičních parametrů samice ke zbarvení vaječné skořápky bude testován standardními statistickými metodami.

Rozsah textové části

30 až 60 stran včetně příloh

Klíčová slova

karotenoidní a melaninové ornamenty, *Parus major*, protoporfyrin, zbarvení vaječné skořápky

Doporučené zdroje informací

CASSEY P. et al., 2011: Why are birds eggs colourful? Eggshell pigments co-vary with life-history and nesting ecology among British breeding non-passerine birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 657 672.

HIGHAM J. et GOSLER A., 2006: Speckled eggs: water-loss and incubation behaviour in the great tit *Parus major*. *Oecologia* 149: 561 570.

LÓPEZ-DE-HIERRO M. D. G. et MORENO-RUEDA G., 2010: Egg-spot pattern rather than egg colour affects conspecific egg rejection in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 317 324.

MIKŠÍK I., HOLAN V. et DEYL Z., 1996: Avian eggshell pigments and their variability. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry and Molecular Biology* 113: 607 612.

MORENO J. et OSORNO J. L., 2003: Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters* 6: 803 806.

WALLACE A. R., 1889: *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. Macmillan, Londýn: 494 s.

Vedoucí práce

Ing. Jana Svobodová, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 13. 11. 2014

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 9. 12. 2014

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan FŽP ČZU

V Praze dne 10. 12. 2014

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma „Variabilita zbarvení vaječné skořápky ve snůškách sýkory koňadry“ vypracovala samostatně pod vedením Ing. Jany Svobodové, Ph.D. a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 20.11.2014.

.....
Petra Štorková

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat vedoucí své diplomové práce Ing. Janě Svobodové, Ph.D. za odborné vedení, ochotu, trpělivost a čas, který mi věnovala. Děkuji všem členům výzkumnému týmu, bez jejichž usilovné práce v terénu by se tato diplomová práce neobešla.

V Praze dne 20.11.2014.

.....
Petra Šortenková

Abstrakt

U ptáků je známá rozsáhlá variabilita ve zbarvení vaječné skořápky, které je většinou způsobeno dvěma pigmenty – biliverdinem a protoporfyrinem. Barevnost vajec se snaží objasnit řada hypotéz. Nejvíce diskutovaná je hypotéza signální funkce vajec, podle níž zbarvení či skvrnitost skořápky signalizuje kvalitu samice. Samice v dobré kondici produkují intenzivněji zbarvená či skvrnitá vejce, protože obsah barviv ve vaječné skořápce odráží jejich vysokou antioxidační kapacitu. Protoporfyrin může reflektovat i fyziologický stres samic, skvrnitější vejce pak snášejí samice ve špatné kondici. Tato diplomová práce se zabývá variabilitou zbarvení vaječné skořápky sýkory koňadry (*Parus major*) v souvislosti s kondičními parametry samic. Znakem dobré kondice mohou být i melaninové a karotenoidní ornamenty peří. Testovali jsme, zdali podkladová barva (chroma pro UV oblast světelného spektra a celkový jas) a skvrnitost vajec (procentické zastoupení skvrn, jejich odstín, jas a sytost) závisí na parametrech ornamentů peří (ploše břišního melaninového pruhu a sytosti karotenoidního ornamentu) či na dalších znacích samic a hnízdění (kondici jako body mass indexu, velikosti snůšky, dni snesení prvního vejce). Zjistili jsme, že sytost podkladové barvy vajec v UV oblasti světelného spektra signifikantně závisela na ploše břišního melaninového pruhu samic a její interakci s body mass indexem. Samice s nejnižším body mass indexem snášely vejce, kde sytost podkladové barvy klesala s narůstající velikostí černého břišního pruhu. U vajec ostatních samic s vyšším body mass indexem platil opačný trend. Nebyl zjištěn žádný vztah mezi jasnou podkladovou barvou vaječné skořápky a ornamentací a body mass indexem samic. Procentické zastoupení skvrn statisticky významně souviselo s body mass indexem samic, velikostí snůšky a jejich interakcí. Samicím s vysokým body mass indexem se skvrnitost vajec snižovala s rostoucí velikostí snůšky. U ostatních samic s nižším body mass indexem skvrnitost narůstala s velikostí snůšky. Parametry barvy protoporfyrinových skvrn se signifikantně vztahovaly k ploše břišního melaninového pruhu samic. Jejich odstín a jas se snižoval se vzrůstající plochou černého břišního pruhu. Sytost skvrn pozitivně závisela na ploše břišního melaninového pruhu. Prokázali jsme, že zbarvení vaječné skořápky sýkory koňadry, zejména parametry protoporfyrinových skvrn souvisí s kondičními znaky samic, konkrétně s velikostí břišního melaninového pruhu, body

mass indexem a velikostí snůšky. Nebyl nalezen žádný vztah mezi barevností vajec a karotenoidním ornamentem samic.

Klíčová slova: karotenoidní ornament, melaninový ornament, *Parus major*, protoporfyrin, vaječná skořápka

Abstract

Extensive variability is known in coloration of the eggshell with birds, which is mostly caused by two pigments - biliverdin and protoporphyrin. Number of hypotheses are trying to clarify eggs coloring. Most discussed hypothesis is signaling function of eggs, according to which color or spottiness of shells indicates the quality of the female. Females in good condition produce intensely colored or speckled eggs because the dye content in egg shell reflects their high antioxidant capacity. Protoporphyrin may also reflect female physiological stress, more speckled eggs then reflects females which suffer in bad shape. This thesis deals with the variability of color eggshell Great Tit (*Parus major*) in connection with fitness parameters of females. Mark of good condition can be melanin and carotenoid plumage ornaments. We tested whether the background color (chroma for the UV region of the spectrum and overall brightness) and speckled eggs (percentages of spots, their hue, brightness and saturation) depends on the parameters of feather ornaments (abdominal surface of melanin lane and saturation carotenoid ornament) or on other characters and nesting females (condition as body mass index, clutch size, date of first egg ablation). We found that the saturation of the background color of eggs in the UV light spectrum significantly depend on the abdominal surface melanin female strip and its interaction with body mass index. Females with the lowest body mass index laid eggs, where the base color saturation decreased with increasing size of belly black stripe. U eggs of other females with a higher body mass index applied to the opposite trend. There was no relationship between the brightness of the background color eggshell ornamentation and a body mass index of females. The percentage of spots statistically significantly associated with body mass index females, clutch size and their interactions. Females with a high body mass index with blotches of eggs decreased with increasing clutch size. For other females with lower body mass index blotches increased with clutch size. Parameters protoporphyrin color stains were significantly related to the abdominal area of melanin lane females. Their hue and brightness decreased with increasing abdominal flat black stripe. Saturation stain positively depended on the desktop abdominal melanin lane. We have shown that the color of eggshells Great Tit, especially related parameters protoporphyrinových spots with fitness female characters, namely the size of the

abdominal melanin lane, body mass index and clutch size. No relationship was found between the color of eggs and females carotenoid ornament.

Key words: carotenoid ornament, melanin-based ornament, *Parus major*, protoporphyrin, eggshell.

Obsah diplomové práce

Abstrakt.....	6
Abstract.....	8
1. Úvod.....	9
2. Cíle práce	10
3. Literární rešerše	11
3.1 Vznik a pigmentace vaječné skořápky	11
3.2 Strukturální funkce zbarvení vajec.....	12
3.2.1 Termoregulace, ochrana před škodlivým zářením	12
3.2.2 Zpevňující funkce pigmentů.....	14
3.3 Signální funkce zbarvení vajec.....	14
3.3.1 Antipredační funkce	15
3.3.2 Zbarvení vajec ve vztahu k hnízdnímu parazitismu	16
3.3.3 Identifikace vlastní snůšky a polohy vajec v hnízdě	18
3.3.4 Signální funkce zbarvení vajec v sexuální výběru	19
Zbarvení vajec jako signál kvality samic	20
Zbarvení vajec jako signál mateřských investic a kvality vajec	22
Vnitrosnůšková variabilita zbarvení vajec	24
Zbarvení vajec a ornamenty peří samic.....	26
Nedostatky hypotézy sexuální selekce pigmentace vajec	26
Případové studie: biliverdinová pigmentace vajec	27
Případové studie: protoporfyrinová pigmentace vajec	29
4. Metodika	31
4.1 Charakteristika studijní plochy.....	31
4.2 Sběr dat v terénu.....	31
4.3 Analýza ornamentů peří	32
4.4 Analýza zbarvení vaječné skořápky	33
4.5 Statistické analýzy	34
5. Výsledky	37
6. Diskuze	42
7. Závěr	43

Přehled literatury a použitých zdrojů.....	44
Seznam tabulek, obrázků a příloh.....	58
Přílohy.....	9

1. Úvod

U ptáků je známá rozsáhlá variabilita ve zbarvení jedinců, jak mezi jednotlivými druhy, tak v rámci téhož druhu. Rozmanité spektrum barev je charakteristické i pro skořápky ptačích vajec. Zbarvení vaječné skořápky je u většiny ptáků výsledkem ukládání pigmentů biliverdinu a protoporfyrinu (Kennedy et Vevers 1976). Biliverdin vytváří modrozelenou podkladovou barvu vajec, protoporfyrin způsobuje jejich načervenalou až hnědou skvrnitost (Mikšík et al. 1996).

Barevnost vajec vysvětluje několik hypotéz zaměřených na strukturální a signální funkci pigmentů: termoregulace (Bertram et Burger 1981), ochrana před škodlivým slunečním zářením (Bakken et al. 1978), zpevňující funkce (Gosler et al. 2005), vliv na permeabilitu skořápky (Higham et Gosler 2006), obrana před predací (Wallace 1889), význam z hlediska hnízdního parazitismu (Davies 2000), identifikace vlastních vajec (Birkhead 1978) a úloha v pohlavním výběru (Moreno et Osorno 2003).

Dle Moreno et Osorno (2003) intenzita podkladové barvy a skvrnitosti vaječné skořápky informuje samce o kvalitě samic a míře jejich mateřských investic. Od jejího posouzení se odvíjí úsilí samců věnované rodičovské péči. Samice v dobrém zdravotním stavu, s vysokou antioxidační kapacitou, snášejí skvrnitější a vybarvenější vejce (Moreno et Osorno 2003, Sanz et García-Navas 2009). Protoporfyrinová pigmentace však odráží i hladinu stresu. Vejce samic v dobré kondici jsou pak méně skvrnitá (Martínez-de la Puente et al. 2007).

Jedněmi ze znaků, které také vypovídají o kvalitách samic, jsou ornamenty peří. Jejich exprese je založena na ukládání karotenoidů, melaninů či na strukturních mechanizmech (Hill et McGraw 2006). Melaninové a karotenoidní ornamenty odráží kondici samic (Senar et al. 2003, Griffith et al. 2006). Lze tedy předpokládat, že pigmentace vaječné skořápky bude souviset se zbarvením peří snášejičích samic.

Tato diplomová práce se zabývá vztahem mezi variabilitou zbarvení vajec a ornamentací peří sýkory koňadry. Sýkora koňadra snáší krémově bílá vejce s hnědým protoporfyrinovým skvrněním (Gosler et al. 2005). Typickým karotenoidním ornamentem jejich per je žlutá spodní strana těla, melaninovým je černý břišní pruh (Senar et al. 2003).

2. Cíle práce

Cílem této diplomové práce je zjistit, zdali variabilita ve zbarvení vaječné skořápky souvisí s kondičními parametry samic sýkory koňadry. Konkrétně bude testován vztah mezi podkladovou barvou a skvrnitostí vajec, ornamentací peří (karotenoidním ornamentem, plochou břišního melaninového pruhu) a tělesnou kondicí samic, velikostí snůšky a dnem snesení prvního vejce, s přihlédnutím k sezóně sběru dat.

3. Literární rešerše

3.1 Vznik a pigmentace vaječné skořápky

Během vývoje ptačího vejce se vaječná buňka uvolňuje z vaječníku a postupuje vejcovodem, kde dochází k jejímu oplodnění a následnému obalení bílkem a podskořápkovými blánami (Večlová et Hořák 2009). Přibližně čtyři hodiny po uvolnění z vaječníku doputuje do spodní části vejcovodu (dělohy), ke skořápkové žláze (Board et Sparks 1991 in Deeming et Ferguson 1991). Zde během dalších asi dvaceti hodin probíhá biomineralizace vaječné skořápky (Butcher et Miles 2003). U většiny ptáků je převážná část skořápky tvořena vrstvičkami vertikálně uspořádaných krystalů uhličitanu vápenatého prostoupenými nerovnoměrně rozmístěnými póry (Mikhailov 1997). U drobných pěvců je tato struktura nahrazena souvislou vrstvou krystalů kalcitu s puchýřkovitými či šupinatými útvary, které zvětšují konektivitu prostorů mezi krystaly a póry, a tím i propustnost skořápky (Gosler 2005, Higham et Gosler 2006). Vnitřní část skořápky je vnořena do podskořápkových blan (Board et Sparks 1991 in Deeming et Ferguson 1991). Vnější povrch, včetně pórů, pokrývá tenká organická kutikula, která částečně zabraňuje odpařování vody a chrání vejce před mikroorganismy (Gill 2006). U některých druhů, jako je kormorán chocholatý (*Phalacrocorax aristotelis*), je kryta ještě další vrstvou z anorganického materiálu, která vejci propůjčuje křídově bílý vzhled (Burley et Vadehra 1989).

Pigmenty zodpovědné za podkladovou barvu a skvrnitost vajec jsou ukládány do vnější části skořápky a kutikuly přibližně čtyři hodiny před snesením vejce (Soh et al. 1993). Tato barviva se vytváří z hemu v krvi (Baird et al. 1975). Jejich akumulace ve skořápkové žláze je pravděpodobně stimulována steroidními hormony estradiolem a progesteronem (Soh et Koga 1994). Hladina progesteronu v krvi samic během období snášení vajec vzrůstá (Hammond et al. 1980). Sekrece a biosyntéza pigmentů zodpovědných za barvu vajec pravděpodobně probíhá i přímo ve skořápkové žláze (Poole 1966, Baird et al. 1975, Solomon 1997, Zhao et al. 2006, Wang et al. 2007).

Hlavními pigmenty vaječné skořápky jsou deriváty pyrolu: biliverdin IX α a protoporfyrin IX (Kennedy et Vevers 1976). Biliverdin je žlučové barvivo generující modré a zelené barvy (Kennedy et Vevers 1976, Mikšík et al. 1996). Má silné antioxidační účinky vůči peroxylovým a hydroxylovým radikálům a reaktivním kyslíkatým a dusíkatým částicím (Stocker et al. 1987, McDonagh 2001, Kaur et al. 2003). Je silným inhibitorem virových infekcí (Nakagami et al. 1992, McPhee et al. 1996). Za určitých okolností ale může působit i jako prooxidant (Asad et al. 2001). Vzniká, stejně jako jeho metabolit bilirubin, intracelulárně během oxidační degradace hemu v játrech (Hudson et Smith 1975, Bauer et Bauer 2002). Protoporfyrin je zodpovědný za načervenalé až hnědé zbarvení a skvrnitost vajec (Kennedy et Vevers 1973, Mikšík et al. 1994, Mikšík et al. 1996). Do skořápkové žlázy se dostává jako volný erytrocytární protoporfyrin difundující z krve (Kennedy et Vevers 1973) nebo jako metabolit degradace hemu poškozených či stárnoucích erytrocytů (Wang et al. 2009). Jeho molekulární struktura se podobá biliverdinu, protoporfyrin může také působit jako pro- či antioxidant (Williams et al. 1994, Afonso et al. 1999, Asad et al. 2001, McDonagh 2001).

3.2 Strukturální funkce zbarvení vajec

Zbarvení vaječné skořápky může mít strukturální význam v ochraně vyvíjejícího se embrya prostřednictvím termoregulace (Bertram et Burger 1981), obrany před škodlivým slunečním zářením (Bakken et al. 1978) a posílení pevnosti (Gosler et al. 2005) či omezení propustnosti vaječné skořápky (Higham et Gosler 2006).

3.2.1 Termoregulace, ochrana před škodlivým zářením

Pigmentace vaječné skořápky kryptickými, většinou tmavými, barvami má sice výhodu jako mimikry, ale zároveň představuje riziko přehřátí vajec vystavených přímému slunečnímu záření (Kilner 2006). Montevecchi (1976) zjistil, že teploty vaječného žloutku vajec racků a slepic malovaných khaki barvou byly na přímém odpoledním slunci o 3 °C vyšší než u kontrolních neobarvených vajec. Bertram et Burger (1981) měřili vnitřní teplotu vajec pštrosů při poledním slunci v Keni.

Teploty v přirozeně krémově bílých vejcích se vyšplhaly na 39.8 °C a v hnědě obarvených vejcích dosahovaly až 43.4 °C – hodnoty nad horní letální hranicí pro embryonální vývoj (Bertram et Burger 1981). Z toho vyplývá, že ptáci hnízdící na exponovaných místech musí bilancovat mezi hrozbou predace v případě málo pigmentovaných vajec či rizikem přehřátí a úhynu embrya v příliš pigmentovaných vejcích (Kilner 2006). U pštrosů je krémově bílá vaječná skořápka optimálním trade-off, jelikož vejce často zůstávají vystavena přímému slunci, zatímco je rodiče aktivně (a úspěšně) brání před predátory (Bertram et Burger 1981). Nicméně je nezbytné prozkoumat, zdali se teplotní charakteristiky uměle barvených vajec shodují s vlastnostmi přirozeně pigmentované skořápky (Kilner 2006).

U jiných druhů může být trade-off mezi krypsí a přehříváním vajec minimalizován charakterem pigmentů, které jsou obsaženy ve vaječné skořápce (Bakken et al. 1978). Více jak polovina slunečního záření dopadajícího na vaječnou skořápku je v rozsahu blízké infračervené oblasti spektra. Protoporfyrin a biliverdin odrážejí více než 90 % tohoto záření, čímž minimalizují zahřívání vejce. Naproti tomu melaninové pigmenty, zodpovědné za tmavě hnědé zbarvení, absorbují v těchto vlnových délkách mnohem větší množství světla. Bakken et al. (1978) změřili, že vejce zbarvená melaninem mohou být ponechána na přímém slunečním záření po dobu 20 minut bez rizika poškození embrya, vejce pigmentovaná protoporfyrinem nebo biliverdinem dokonce až 36 minut. Nicméně není známo, zdali jsou vejce v exponovaných hnízdech speciálně zbarvená pro reflektanci blízkého infračerveného spektra (Kilner 2006).

U vajec kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) bylo prokázáno, že intenzita pigmentace skořápky ovlivňuje spektrální charakteristiky světla procházejícího do vejce (Shafey et al. 2004) a líhnivost vajec (Shafey et al. 2005).

Povrch vaječné skořápky též odráží ultrafialové záření (Cherry et Bennett 2001), ale struktury či pigmenty zodpovědné za reflektanci světla těchto vlnových délek dosud nebyly popsány (Kilner 2006).

3.2.2 Zpevňující funkce pigmentů

Pigmenty jsou obsaženy i ve skořápce zdánlivě bílých vajec bez skvrnění (Kennedy et Vevers 1976, Mikšík 1994), kde zřejmě podporují její pevnost a flexibilitu (Gosler et al. 2005). To platí zejména pro drobné pěvce, (Gosler et al. 2005), u nichž jsou zásoby vápníku pro tvorbu skořápky limitovány relativně malou kostrou (Sugiyama et Kusuhara 2001). Samice postrádající vápník kompenzují lokální ztenčení vaječné skořápky navýšením depozice pigmentu do těchto míst (Gosler et al. 2005).

Zvýšená koncentrace protoporfyrinu posiluje skořápku, snižuje její permeabilitu (propustnost) a tím i ztrátu vody během inkubace (Higham et Gosler 2006, Cherry et Gosler 2010).

U sýkory koňadry Gosler et al. (2005) zkoumali vztah mezi protoporfyrinovou skvrnitostí vaječné skořápky (intenzitou, velikostí a distribucí), její tloušťkou a lokálním obsahem vápníku v púdě. Zjistili, že distribuce protoporfyrinových skvrn kopíruje místa se zeslabenou skořápkou a zároveň jejich intenzita negativně koreluje se silou skořápky a koncentrací vápníku v púdě. S pořadím vajec ve snůšce narůstá tmavost a četnost skvrn (Gosler et al. 2005), stejně jako míra ztenčení skořápky prokázaná v předchozích studiích, která odráží postupné vyčerpání zásob vápníku v těle (Tilgar et al. 1999, Bureš et Weidinger 2003).

V rozporu se zpevňující funkcí zbarvení vajec Sanz et García-Navas (2009) objevili u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) pozitivní korelaci mezi velikostí, intenzitou protoporfyrinových skvrn a tloušťkou skořápky. Při suplementaci vápníku do potravy samic se neprojevovalo snížení velikosti ani intenzity hnědého skvrnění vajec (García-Navas et al. 2011), u sýkory koňadry se jeho intenzita dokonce zvýšila (Mägi et al. 2012).

3.3 Signální funkce zbarvení vajec

Původní ptačí vejce bylo pravděpodobně bílé a beze skvrn (Wallace 1889). V důsledku působících selekčních tlaků prostředí se vyvinula široká variace podkladových barev, vzorů a skvrnění vajec (Kilner 2006).

Předpokládá se, že pigmentace vaječné skořápky zastává různé signální funkce: zamezení predace prostřednictvím krypse (Wallace 1889) nebo aposematismu (Swynnerton 1916), rozlišování vajec hostitele jako strategie proti intraspecifickému a interspecifickému hnízdnímu parazitismu (Davies 2000), mimikry vajec u hnízdních parazitů (Davies 2000), identifikace vlastních vajec v hustých hnízdních koloniích (Birkhead 1978), determinace polohy vajec v prostředí s nízkou hladinou světla (Lack 1958) a využití zbarvení vajec v pohlavním výběru (Moreno et Osorno 2003).

3.3.1 Antipredační funkce

Wallace (1889) zjistil, že ptáci, kteří hnízdí v dutinách, budují klenutá hnízda (např. moudivláček lužní, *Remiz pendulinus*), udržují své snůšky permanentně zakryté (např. holubi a hrdličky) či jsou dostatečně silní k obraně svých hnízd (např. pštros dvouprstý, *Struthio camelus*), kladou bílá vejce. Předpokládal tedy, že původní ptačí vejce byla bílá a různorodá zbarvení a vzory se vyvinuly za účelem splývání vajec se specifickým mikroprostředím hnízda a jako obrana před predátory.

Tuto hypotézu potvrdil Lack (1958) na zástupcích čeledi *Turdinae*. Druhy hnízdící v dutinách většinou snášejí bílá vejce, zatímco 80 % druhů, které budují hnízda na nechráněných místech, snáší červenohnědě skvrnitá vejce. Westmoreland et Best (1976) narušovali permanentní inkubaci u hrdličky karolinské (*Zenaida macroura*) a zároveň snižovali nápadnost jejích bílých vajec přetřením hnědou barvou. Zjistili, že u snůšek s vyrušovanými rodiči se zvýšila jejich zranitelnost vůči predátorům. Tento efekt byl méně výrazný u hnědých vajec. K podobným závěrům dospěli i Bertram et Burger (1981) manipulací s barvami pštrosů.

Nicméně experimentální důkazy na podporu Wallaceho hypotézy celkově dochází ke smíšeným závěrům. Tyto studie jsou většinou založeny na umístění různě obarvených vajec do jednoho hnízda a následném sledování míry predace. Jejich častým výsledkem je, že mezi různě zbarvenými vejci neexistuje signifikantní rozdíl v napadení predátory (např. Tinbergen et al. 1962, Montevecchi 1976, Götmark 1992, Weidinger 2001). Nicméně je možné, že manipulace se snůškou zvýší atraktivnost hnízda, např. zajímavými pachy pro savčí predátory.

Také vejce, která se zdají kryptická lidskému oku, mohou být naopak pro predátory více nápadná (Bennett et al. Norris 1994). Již Tinbergen et al, (1962) a Montevocchi (1976) zjistili, že uměle malovaná vejce byla více predována než vejce s přirozeným zbarvením. Další komplikací některých výzkumů je používání umělých hnízd, která jsou obvykle mnohem méně kryptická než hnízda budovaná ptáky (Underwood et Sealy 2002).

Underwood et Sealy (2002) předpokládají, že zbarvení vajec může mít kryptickou funkci, ale rozhodujícím faktorem v míře predace je samotná kryse hnízda. Predátoři primárně vyhledávají hnízda, pak teprve vejce (Skutch 1976; Götmark 1992). Nejvíce kryptická vejce pak snášejí ptáci, kteří hnízda nestaví (Götmark, 1992, Götmark 1993, Underwood et Sealy 2002).

Kryptický význam zbarvení vaječné skořápky byl navržen i pro blankytně modrá vejce drozdovitých (*Turdidae*) a zástupců podčeledi lejskovitých (*Saxicolinaea*). Ta mohou být kryptická ve světle filtrovaném vegetaci ve hnízdech, která si tito ptáci staví v lesním podrostu a křovinách (Lack 1958, Oniki 1979, Oniki 1985). Kilner (2006) však podotýká, že modrozelená pigmentace vajec se nemohla vyvinout jen pro krysi v hnízdech skrytých ve vegetaci. Jako příklad uvádí pěnici černohlavou (*Sylvia atricapillus*), která staví hnízda ukrytá v křovinách, ale snáší krémově bílá, hnědě skvrnitá vejce. Naopak špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), hnízdící v dutinách, klade modrá vejce. I výsledky experimentální manipulace s modrými a modrozelenými vejci drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) neprokázaly odlišnou míru predace různě kolorovaných vajec a nepodporují kryptickou funkci jejich přirozeného zbarvení (Götmark 1992, Kim et al. 1995, Weidinger 2001).

Kryse jako hlavní selekční tlak tedy pravděpodobně nepůsobí u pěvců budujících kalichovitá hnízda (Götmark 1992, Westmoreland & Kiltie 1996, Weidinger 2001).

3.3.2 Zbarvení vajec ve vztahu k hnízdnímu parazitismu

Hnízdní parazité snáší svá vejce do hnízd jiných ptáků, čímž přenáší náklady rodičovské péče na své oběti. Fakultativní parazité mohou klást vejce do hnízd příslušníků stejného druhu (Yom-Tov, 2001).

Obligatorní parazité svá vlastní mláďata nikdy nechovají a kladou vejce do hnízd odlišných druhů. Obligatorní parazitismus je pro hostitele velmi nákladný, protože ztrácí vlastní reprodukční úspěch a zároveň je pro ně chov nepříbuzných potomků energeticky náročný. Náklady spjaté s hnízdním parazitismem vyvolaly evoluční závody ve zbrojení hostitelů i parazitů. Zatímco hostitelé rozvíjejí obrany vůči napadení, parazité vyvíjejí strategie, jak své hostitele přelstít (Davies 2000).

Většina těchto evolučních bitev je vedena ve stadiu snášení a inkubace vajec a jednou z nich jsou i změny zbarvení vaječné skořápky (Kilner 2006). Ptáci, kteří jsou potencionálními hostiteli, mohou být schopni identifikace zvláště vypadajícího vejce. Někteří pak vejce vyhazují z hnízda či opouštějí celou snůšku (Davies 2000). Bylo prokázáno, že vzor vlastní snůšky, se kterým ptáci porovnávají další vejce, se učí při prvním hnízdění (Lotem et al. 1995). Snovač zahradní (*Ploceus cucullatus*), například rozlišuje vejce nejprve podle základní barvy a následně hodnotí jejich skvrnitost (Lahti et Lahti 2001).

Naopak hnízdní parazité kladou vejce co nejvíce podobná hostitelským, aby unikla detekci a odmítnutí hostitelem (Davies 2000). Dokonalost mimetismu parazitických vajec závisí na schopnosti identifikace hostitelského druhu. Například pěvuška modrá (*Prunella modularis*) ze snůšky neodmítá ani velmi odlišná vejce (Davies et Brooke 1989a). Proto její častý parazit, kukačka obecná (*Cuculus canorus*) neklade vejce s mimetickým zbarvením (Brooke et Davies 1988).

Pokud hnízdní parazit klade mimetická vejce, hostitelé se mohou bránit tím, že si vlastní vejce podepisují tak složitým vzorem, který parazité nejsou schopni napodobit. Potom populace ptáků, které jsou využívána hnízdními parazity, snáší složitě zbarvená vejce oproti neparazitovaným populacím téhož hostitelského druhu (Swynnerton 1918, Davies et Brooke 1989b). To nebylo prokázáno porovnání vajec britské populace konipasa bílého (*Motacilla alba*), žijícího v sympatrii s kukačkou obecnou a jeho islandskou populací, která se dosud s hnízdním parazitismem nesetkala. Vejce ptáků z obou populací byla shodně skvrnitá. Totéž platilo u dvou ekvivalentních populací lindušky luční (*Anthus pratensis*; Davies et Brooke 1989b), rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*; Moskát et al. 2002).

Yom-Tov (1980) navrhli, že hostitel může snášet jinak zbarvené pouze poslední vejce, čímž potencionálnímu parazitovi signalizuje, že je snůška kompletní a začala inkubace. Jakékoli vejce přidané do snůšky po započetí inkubace může být vystaveno nebezpečí nevyklíhnutí se. Pokud by se parazitické mládě vyklubalo, pravděpodobně by neobstálo v potravní konkurenci s ostatními, dříve se vylíhnutými „sourozenci“. Z toho vztahu tedy těží hostitel i parazit (mutualismus). Nicméně parazit místo hledání jiného hostitele může zničit celou snůšku, a tím restartovat chov v potencionálním hostitelském hnízdě (Kilner 2006). Na druhou stranu, pokud by hostitel snesl jinak zbarvené první vejce, vyhnul by se parazitismu úplně (Ruxton et al. 2001).

Další možností je redukce vnitrosnůškové variability ve vzhledu a zbarvení vajec. Minimální rozdíly ve zbarvení vajec v rámci snůšky by vedly ke snazší determinaci odlišného cizího vejce (Davies et Brooke 1989b, Jackson 1998). Cizí parazitické vejce je pak snazší k postřehnutí v rámci uniformní než variabilní snůšky hostitelských vajec. Alternativně mohou hostitelé produkovat vejce co nejvíce odlišná od vzoru parazitických vajec, tedy i různorodá v rámci snůšky (Swynnerton, 1918, Davies et Brooke 1989b, Jackson 1998; Takasu 2003).

3.3.3 Identifikace vlastní snůšky a polohy vajec v hnízdě

Pigmentace vajec může hrát významnou roli u koloniálně hnízdících ptáků, rodiče podle zbarvení vaječné skořápky identifikují vlastní snůšku (Birkhead 1978). Tuto hypotézu však vyvrací Shugart (1987) a Gaston et al. (1993), kteří sledovali zbarvení vajec a chování rodičů v kolonii rybáka velkozobého (*Sterna caspia*) a alkouna tlustozobého (*Uria lomvia*). Chovné páry své snůšky vyhledávaly spíše podle umístění hnízda než na základě zbarvení vajec.

Světlé zbarvení vajec ptáků hnízdících v dutinách může být adaptací na tlumeně osvětlené prostředí (Lack 1958). Rodiče jsou schopni rozeznávat polohu vajec a lépe o ně pečovat. Aviles et al. (2006) zjistili, že barva vajec ptáků hnízdících v tmavých hnízdech má vyšší hodnoty jasu a odrazivosti v UV světelném spektru.

3.3.4 Signální funkce zbarvení vajec v sexuální výběru

Modrozelené zbarvení vajec může být sexuálně selekčním znakem informujícím samce o kondici či genetické kvalitě samic a i jejich potomků (Moreno et Osorno 2003). Podle hypotézy rozdílné alokace aplikované na znaky samic (Burley 1986, Sheldon 2000), samci vyvíjejí větší rodičovské úsilí (krmení samice, obrana a udržování hygieny hnízda, krmení mláďat; Reynolds et al. 2009) u kvalitnějších partnerek se zveličenými signály – výrazněji pigmentovanými vejci (Moreno et al. 2004, Soler et al. 2005, Moreno et al. 2006b). Samice tím získávají vlastní prospěch skrze zlepšení kondice potomstva (Moreno et al. 2006a).

Schopnost hodnocení vzhledu vajec je klíčová zejména u polygynních a sociálně monogamních samců s mimopárovou paternitou, kteří rozdělují paternální investice mezi potomky různých matek (Moreno et Osorno 2003). Hypotéza je aplikovatelná zejména u ptáků, kde samci sedí na vejcích a jsou tedy v intenzivním kontaktu se snůškou. Ale i u druhů s výhradně samičí inkubací mají samci mnoho příležitostí k návštěvám hnízda (např. při krmení samic). Ty mohou využít k determinaci kvality partnerek a kondičně závislých maternálních investic, vyjádřených prostřednictvím zbarvení vajec. Samci vyhodnocují koloraci vaječné skořápky bez předchozího pozorování různých snůšek. Ta jsou možná pouze u koloniálně hnízdících druhů, případně u soliterně hnízdících polygynních ptáků (např. lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*)) či monogamních druhů s mimopárovou kopulací (sýkora modřinka, sýkora koňadra), kde samci mohou srovnávat alespoň snůšky různých partnerek. Samčí schopnost hodnocení vajec se rozvíjí s věkem a zkušenostmi (Moreno et Osorno 2003). Míra přitažlivosti či odpudivosti vzhledu vaječné skořápky může být pevně evolučně dána v rámci druhu, nebo je výsledkem smyslové zaujatosti jedince (Ryan 1998).

Moreno et Osorno (2003) předpokládají, že ptáci s biparentální či samčí uniparentální péčí kladou výrazněji zbarvená, modrozelená vejce. Naopak u druhů s malou variabilitou v přidělované paternální péči (mnoho mořských ptáků) není sexuální selekce pro pigmentaci vajec stěžejní. U ptáků, kde samci nepečují o mláďata či nemají možnost pozorovat snůšky (lekující ptáci) převažuje zbarvení vajec selektované krypsí. Evoluci barevnosti vaječné skořápky pro signalizaci v pohlavním výběru podporují Soler et al. (2005).

Podle jejich srovnávací studie druhy s dlouhodobější péčí o potomky, které mají větší zájem o co nejefektivnější přidělování svých investic a tedy i o posuzování parentálních kvalit partnerů, převážně kladou modrá vejce. Cassey et al. (2012b) zjistili signifikantní vztah mezi produkcí vajec pigmentovaných biliverdinem a rodičovskou biparentální péčí o potomky. Samice polygynních a sociálně monogamních druhů s extrapárovou paternitou snášejí modřejší vejce než samice striktně monogamních ptáků (Soler et al. 2005). Kilner (2006) na základě porovnání typu párovacího systému a zbarvení vajec zástupců dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) zjistila, že ptáci snášející modrá vejce jsou sice majoritně monogamními druhy, ale u monogamních druhů dlouhokřídlých nepřevažuje modrá kolorace vajec. Nepředpokládá, že by se modrá pigmentace vaječné skořápky vyvinula specificky pro signalizaci kvality snášejících samic, ale k tomuto účelu může být druhotně kooptována.

Hypotéza sexuální selekce pro zbarvení vaječné skořápky je závislá na klíčové predikci, že barevnost vajec je poctivým znakem genetických a fenotypických charakteristik samic a že samci zvýší svůj příspěvek v péči u potomků kvalitnější partnerky (Moreno et Osorno 2003). Na druhou stranu, pokud samice prezentuje vysoké kvality, je pravděpodobně schopná odchovávat svá mláďata více či méně bez pomoci partnera. Proto by samec mohl reagovat omezením svých rodičovských investic. Takové samice by pak maskovaly své genetické a fenotypové parametry za účelem získání co největšího paternálního úsilí (Kilner 2006).

Zbarvení vajec jako signál kvality samic

Stále více studií prokazuje, že modrozelené a červenohnědé zbarvení a skvrnitost vaječné skořápky souvisí se samičí kondicí, imunokompetencí či stresem (např. Moreno et Osorno 2003, Moreno et al. 2004, Moreno et al. 2006a, Krist et Grim 2007, Martínez-de la Puente et al. 2007, Hargitai et al. 2008, Sanz et García-Navas 2009) a současně odráží obsah pigmentů ve skořápce (Moreno et al. 2006a, López-Rull et al. 2008, Brulez et al. 2014).

Zvyšující se koncentrace progesteronu v krvi snášející samice (Hammond et al. 1980) vyvolává oxidativní stres a snižuje enzymatickou antioxidační obranu organismu (Dabrosin et al. 1998, Schantz et al. 1999, Wassmann et al. 2005).

V těle se zvyšuje poptávka po antioxidačních látkách regulujících oxidační stres, jako je biliverdin (McGraw 2005). Jeho ukládáním do vaječné skořápky samice omezuje vlastní množství antioxidantů určených pro fyziologickou obranu (Moreno et Osorno 2003). Podle teorie handicapu (Zahavi 1975) je depozice biliverdinu do skořápky pro samici, i přes vzniklé náklady, výhodná, protože informuje partnera o tom, že samice je schopná se se ztrátou vlastních antioxidantů vyrovnat (Moreno et Osorno 2003). Sytější modrá vejce signalizují lepší antioxidační schopnost samice k obraně proti toxickým prooxidantům. Jestliže je však biliverdin využíván pro pigmentaci vajec syntetizován přímo ve skořápkové žláze (Zhao et al. 2006), nelze předpokládat, že alokace biliverdinu do vaječné skořápky je nákladná z hlediska samičích antioxidačních nároků, protože takto vzniklý pigment pravděpodobně nevstupuje do krevního oběhu samice (Hargitai et al. 2008).

Narůstající hladina progesteronu v krvi snášejí samice stimuluje produkci protoporfyrinu (Soh et Koga 1994). Jeho zvýšené množství následně indukuje aktivaci antioxidačních enzymů, které zabraňují či napravují oxidační poškození (Afonso et al. 1999). Alokační protoporfyrinu do vaječné skořápky samice limituje koncentraci enzymů působících vůči toxickým prooxidantům (Moreno et Osorno 2003). Intenzivnější pigmentací vajec pak dává samcovi najevo větší toleranci k oxidativnímu stresu: schopnost udržet zvýšené hladiny prooxidantů (i protoporfyrinu) v krvi a děloze. Alternativně samice signalizuje schopnost účinného odstraňování prooxidativně působícího protoporfyrinu skrze jeho depozici do vaječné skořápky (Moreno et Osorno 2003).

Naproti tomu intenzivnější protoporfyrinové skvrnění může prezentovat nízkou kvalitu samice. Prooxidační účinky protoporfyrinu indukují stresové reakce buněk: syntézu látek podílejících se na buněčné ochraně proti stresovým podmínkám (Shan et al. 2000), např. proteinů teplotního šoku (HSP; Morimoto 1991). Stresové reakce jsou pro samici velmi nákladné a negativně korelují s její imunitní odpovědí (Merino et al. 2006, Morales et al. 2006). Antioxidační systém samice v horší tělesné kondici není schopen efektivně eliminovat zvýšenou hladinu protoporfyrinu v krvi, která se pasivně projeví ve zbarvení vaječné skořápky (Martínez-de la Puente et al. 2007). Intenzivnější hnědočervená pigmentace vajec je spojena i s horším zdravotním stavem samic vyvolaným nedostatkem vápníku v důsledku nemoci či chudých environmentálních podmínek (Gosler et al. 2005).

De Coster et al. (2012) navrhli, že protoporfyrinová pigmentace vaječné skořápky může souviset s anemickým (chudokrevným) stavem snášející samice. Zvýšená hladina estradiolu v krvi (Williams et al. 2004, Wagner et al. 2008) řídí tvorbu vejce a je zodpovědná za akumulaci prekurzorů žloutku v krevní plazmě (Challenger et al. 2001). Zároveň však potlačuje produkci červených krvinek a způsobuje anemii (Wagner et al. 2008). Anemický stav vyvolává i nutriční stres spojený s reprodukčním úsilím (Jones 1983) či parazitismus (De Coster et al. 2012). Jelikož se protoporfyrin derivuje z krve (Kennedy et Vevers 1973, Baird et al. 1975), anemie by mohla ovlivnit zbarvení vaječné skořápky (De Coster et al. 2012). V reakci na anemii dochází k bezprostřednímu zvýšení krvetvorby, tedy i produkce červených krvinek a volného erytrocytárního protoporfyrinu (Campbell et Ellis 2007). Volný erytrocytární protoporfyrin se v krvi akumuluje i v důsledku omezené syntézy hemu způsobené nedostatkem železa (Schwartz et Wikov 1952, Langer et al 1972). S postupující anemií, s redukcí krve postupně klesá i celkový počet erytrocytů, tedy i množství poškozených a stárnoucích červených krvinek, ze kterých se derivuje protoporfyrin (De Coster et al. 2012). Pokud je hlavním zdrojem pro pigmentaci vaječné skořápky volný erytrocytární protoporfyrin (Kennedy et Vevers 1973) a samice prochází ranou fází anemie, vejce jsou intenzivněji zbarvená (De Coster et al. 2012). Jestliže je úroveň anemie snášející samice v pozdější fázi a skořápková žláza převážně využívá protoporfyrin vznikající z poškozených a starých červených krvinek (Wang et al. 2009), vejce jsou méně skvrnitá (De Coster et al. 2012). U sýkory koňadry bylo prokázáno, že chudokrevné samice, parazitované blechou slepičí (*Ceratophyllus gallinae*), trpí sníženou dostupností protoporfyrinu z rozrušených erytrocytů a v důsledku snáší méně pigmentovaná vejce (De Coster et al. 2012).

Zbarvení vajec jako signál mateřských investic a kvality vajec

Zbarvení vaječné skořápky signalizuje míru mateřských investic do vajec (např. karotenoidů a protilátek ve vaječném žloutku; Blount et al. 2000) a s ní související kvalitu vajec i mláďat (Moreno et al. 2004, Holveck et al. 2012). Samice skrze pigmentaci vajec informuje samce o jejich kvalitě, která je externě nerozpoznatelná, a tím podporuje zvýšení jeho úsilí při péči o snůšku či mláďata (Morales et al. 2006).

Depozice barviv do skořápky může mít přímý prospěch pro vyvíjející se embrya a přežívání vylíhlých mlád'at, aniž by pigmentace měla signální význam pro partnera či jiné jedince stejného druhu (Cassey et al. 2008).

Fyziologická kondice samic ovlivňuje maternální investice do vajec (Blount et al. 2002). Samice, která nejúspěšněji balancuje mezi vlastní antioxidační obranou a intenzitou barvy vajec, je schopnější v přenosu antioxidantů do svých potomků (Costantini 2010). Jedněmi z významných antioxidantů jsou karotenoidy, sloučeniny získávané výhradně ze stravy, které chrání molekuly (včetně protilátek) od oxidativního poškození (Schantz et al. 1999). Karotenoidy hrají důležitou roli ve stimulaci imunitního systému vyvíjejících se embryí a čerstvě vylíhnutých mlád'at (Faivre et al. 2003, McGraw et Ardia 2003, Biard et al. 2005). Maternálně derivované protilátky ve žloutku jsou další skupinou molekul nezbytných k ochraně vylíhlých mlád'at náchylných k infekcím, která prozatím postrádají funkční imunitní systém (Apanius 1998 in Starck et Ricklefs 1998, Boulinier et Staszewski 2008).

Ptačí vejce s více intenzivní modrozelenou pigmentací obsahují vyšší koncentraci karotenoidů (Hargitai et al. 2008) a protilátek ve žloutku (Moreno et al. 2004, Morales et al. 2006). Vzhledem k antivirovým a antioxidačním vlastnostem biliverdinu by mlád'ata vylíhlá z intenzivněji zbarvených vajec měla být v lepší kondici či mít vyšší antioxidační a imunitní schopnost odolávat oxidativnímu stresu a infekcím během svého vývoje (Moreno et al. 2005, Morales et al. 2006). Skvrnitější vejce pigmentovaná protoporfyrinem obsahují vyšší koncentraci protilátek (Holveck et al. 2012). Vztah koncentrace karotenoidů ve žloutku vůči protoporfyrinové skvrnitosti vajec nebyl prokázán (Holveck et al. 2012). Míra pigmentace vajec může korelovat s hladinou jiného zdroje investovaného do vejce v důsledku podobných regulačních mechanismů (jiné antioxidanty, imunoglobuliny, lipidy, proteiny; Hargitai et al. 2008).

Barevnost vajec spojená s antioxidační schopností samic by mohla signalizovat kvalitu vaječných buněk, samičí fertilitu, pokud by platil vztah prokázaný u samců: kvalita spermií a tím i samičí fertilita závisí na antioxidační kapacitě (Blount et al. 2001). Hennig et al. (1986) prokázali souvislost mezi antioxidačními zásobami samic kuru domácího a jejich fertilitou.

Množství mateřských investic, včetně pigmentů ukládaných do vaječné skořápky, se pravděpodobně odvíjí od kvality partnera. Podle hypotézy rozdílné alokace samice více investují do rozmnožování s atraktivními či vysoce kvalitními samci, v důsledku trade-off mezi aktuálními (budoucími) pokusy o reprodukci a maximalizací celkového reprodukčního úspěchu (Burley 1986, Sheldon 2000). Dle kompenzačního modelu samice více přispívají na potomky méně atraktivních nebo méně kvalitních samců tak, aby vyvážily potenciální nevýhodu spojenou s nízkou kvalitou otce (Saino et al. 2002, Michl et al. 2005, Navara et al. 2006a, Navara et al. 2006b, Hargitai et al. 2008).

Vnitrosněšková variabilita zbarvení vajec

Variabilní zbarvení vajec v rámci snůšky odráží změny hladiny biliverdinu a protoporphyrinu v krvi samic během období snášení. V jeho průběhu se snižuje dostupnost zdrojů a energie a zvyšuje náchylnost k oxidačnímu stresu (De Coster et al. 2012). V důsledku nutričního stresu (Jones 1983) či narůstající hladiny estradiolu v krvi (Williams et al. 2004, Wagner et al. 2008) také roste předpoklad anemie (De Coster et al. 2012). Navíc starší či kondičně slabé samice mohou trpět větším oxidativním stresem a energetickým omezením, protože míra stresu pozitivně koreluje s věkem a nemocemi (Finkel et Holbrook 2000, Valko et al 2007). Tyto faktory se odrážejí v obsahu pigmentů v krvi snášejících samic.

Zbarvení vaječné skořápky se často mění s pořadím snesených vajec.

Vzestupný trend míry pigmentace vajec poukazuje na strategii samic pro usnadnění přežití mláďat líhnoucích se z pozdě snesených vajec prostřednictvím přidělení více zdrojů (Siefferman et al. 2006, Hargitai et al. 2008). V souladu s tím byl prokázán nárůst velikosti vajec (Slagsvold et al. 1984, Hargitai et al. 2005, Siefferman et al. 2006), koncentrace imunoglobulinů (Hargitai et al. 2006), betakarotenu (Török et al. 2007) či luteinu (Hargitai et al. 2008) ve vaječném žloutku. Alternativně rodiče na základě posouzení zbarvení vaječné skořápky identifikují později nakladená vejce a z nich vylíhlým ptáčatům věnují více péče (Siefferman et al. 2006).

Nárůst v pigmentaci vajec může být spojen s lepší dostupností živin, která posiluje biosyntézu, transport a ukládání pigmentů do vaječné skořápky či mateřské investice do vaječného obsahu (Hargitai et al. 2008). Jedním z hlavních potravních zdrojů pěvců v období rozmnožování jsou housenky (Török 1986), které jsou bohaté na živiny a karotenoidy (Partali et al. 1987). Jejich početnost se obecně zvyšuje po celou dobu kladení vajec a začíná klesat v době krmení mlád'at (Daan et al. 1988 in Ouellet 1998, Garamszegi et al. 2004).

S pořadím vajec ve snůšce vzrůstá intenzita protoporfyrinových skvrn, reflektující zásoby vápníku v těle samic a jeho dostupnost v okolním prostředí (Gosler et al. 2005). Nedostatek vápníku může silně omezit strukturu vejce a ovlivnit depozici pigmentu do skořápky. Jelikož drobní ptáci nejsou svojí tělesnou kapacitou schopni vápník uschovávat pro tvorbu vaječné skořápky (Pahl et al. 1997), denně jej doplňují požíváním malých měkkýšů s vápenitou ulitou (Graveland et al. 1994).

Snížování intenzity pigmentace vajec v průběhu snášení prokazuje omezenou dostupnost pigmentu v těle samic a jeho postupné vyčerpávání (Moreno et al. 2005). De Coster et al. (2012) manipulovali s mírou parazitace hnízd sýkory koňadry. Její hnízdní dutiny jsou často zamořené hematofágním parazitem blechou slepičí, jejíž počty během rozmnožovací sezóny vzrůstají (Harper et al. 1992) a mohou vyvolávat anemii (Campbell et al. 2007). Anemický efekt ztráty krve se díky nízkému počátečnímu stavu blechy nemusí projevit bezprostředně po infekci (Fernandez et al. 2000 in Feldman et al. 2000). De Coster et al. (2012) prokázali pozitivní korelaci mezi procentem imaturních erytrocytů a parazitickým zatížením. Intenzita skvrn se v pořadí snesení vajec zvyšovala pouze u samic, které byly málo parazitované. Naopak vejce samic s velkou mírou parazitace byla méně pigmentovaná. Z toho vyplývá, že anemický efekt ztráty krve v důsledku vysoké hladiny hematofágních parazitů snižuje hladinu protoporfyrinu derivovaného z rozrušených a starých erytrocytů a tím i míru pigmentace vaječné skořápky. Nicméně celkový nárůst intenzity skvrn během kladení naznačuje, že se protoporfyrin také hromadí se zvýšenou tvorbou erytrocytů v důsledku anemie způsobené samotnou produkcí vajec.

Alternativně samice s lepší kvalitou prezentují nejmenší vnitrosnůškovou variabilitu v barevnosti vajec, odrážející jejich schopnost získat zdroje a důsledněji je metabolizovat (Reynolds et al. 2009).

Zbarvení vajec a ornamenty peří samic

U ptáků, jejichž samice prezentují nápadné ornamentální znaky peří, může být sexuální selekce pro pigmentaci vaječné skořápky slabší (Moreno et Osorno 2003). Navíc zbarvení a ornamentace peří mohou být efektivnějšími a spolehlivějšími znaky kvality samic, jelikož je samci mohou posuzovat již v počátcích období rozmnožování, v běžných světelných podmínkách (Reynolds et al. 2009). Parametry barevnosti a kvality vajec, peří a kondice samic mohou vzájemně souviset.

Velikost peří ornamentu je kondičně závislá, má vysokou dědičnost a opakovatelnost (Török et al., 2003).

U sýkory modřinky Holveck et al. (2012) zjistili, že samice s jasnějším karotenoidním ornamentem snášely vejce s vyšším obsahem protilátek, jejichž míra zároveň pozitivně korelovala s intenzitou skvrnění vajec. Množství protilátek též pozitivně souviselo s několika znaky maternální kvality: objemem vajec, reziduály velikosti snůšky ke dni líhnutí, brightness žlutého peří samic a jejich délkou tarsu. Samice snášející vejce s více karotenoidy ve žloutku se pářily se samci s více jasnějšími modrými a žlutými pery (Holveck et al. 2012), tedy s kvalitnějšími jedinci (Senar et al. 2002).

Nedostatky hypotézy sexuální selekce pigmentace vajec

Reynolds et al. (2007) upozorňují na mezery v hypotéze sexuální selekce pro zbarvení vaječné skořápky, které vyplývají z nezohlednění biologických, behaviorálních a ekologických okolností, za kterých má pigmentace vajec pravděpodobný signalizační význam. Zejména se jedná o vlastnosti a limitace vizuálního systému ptáků (Cherry et al. (2007) a behaviorální projevy samců a samic na hnízdě (Reynolds et al. 2007)

Není známo, zdali samci sledovaných druhů ptáků jsou schopni během svých krátkých, i když častých návštěv hnízda, získat volný výhled na vejce (Reynolds et al. 2007). Samci lejska černohlavého pravidelně navštěvují hnízdo při krmení samic v době snášení a inkubace vajec (Moreno et al. 2005), a to tři až šestkrát za hodinu (Lifjeld et Slagsvold 1986). Samice sýkory koňadry a modřinky se na hnízdě chovají dominantně (Perrins 1981). U sýkory koňadry samci zalétávají na hnízdo v průměru sedmkrát za hodinu (Kluyver 1950).

V jejich přítomnosti samice zůstávají sedět na vejcích (Gosler 1993) a v dutině je tolerují jen několik vteřin (Reynolds et al. 2007). Pokud samice opouští snůšku, vejce zakrývají hnízdním materiálem (Gosler 1993).

U vizuálního systému ptáků, schopného barevného vidění, bylo prokázáno, že schopnost prostorového rozlišení a určování barev klesá se snižující se hladinou okolního světla (Martin 1985 in King et McLelland 1985, Land et Nilsson 2002, Martin et Osorio 2008 in Basbaum et al. 2008). Rozhodující hranice ve vizuálním výkonu je v mezopickém pásmu světla, které odpovídá přirozeným světelným podmínkám otevřených habitatů za soumraku, kdy slunce zapadlo za horizont. V rámci tohoto světelného rozsahu je prostorové a barevné vnímání omezeno či zcela přerušeno (Martin 1986). U ptáků hnízdících v dutinách (např. sýkora koňadra, lejska černohlavý, vrabec domácí (*Passer domesticus*)) je množství okolního světla v prostředí hnízda velmi limitované (Hunt et al. 2003). Ve vletovém otvoru hnízdní dutiny či budky je úroveň světla více jak tisíckrát nižší než v jejich okolí a uvnitř odpovídá mezopickým podmínkám (Reynolds et al. 2007). Vizuální systém samce není schopný se okamžitě přizpůsobit nízkým světelným podmínkám, adaptace by řádově trvala spíše minuty než sekundy (Martin et Osorio 2008 in Basbaum et al. 2008). Navíc je pravděpodobné, že tělo samce ve vstupním otvoru do dutiny či budky ještě více sníží úroveň světla, možná až na noční hladinu, při které barevné vidění není možné (Reynolds et al. 2007). Zbarvení a skvrnitost vajec u druhů hnízdících v dutinách potencionálně mohou na denním světle signalizovat některé aspekty kvality. Je však nepravděpodobné, že by pigmentace signalizovala stejné informace i uvnitř hnízdní dutiny (Reynolds et al. 2007).

Případové studie: biliverdinová pigmentace vajec

U lejska černohlavého byla zjištěna pozitivní korelace mezi intenzitou modrozeleného zbarvení vajec, koncentrací biliverdinu, fyziologickou kondicí, imunokompetencí a antioxidační kapacitou samic, kvalitou vajec a otcovskými investicemi (Moreno et Osorno 2003, Moreno et al. 2004, Moreno et al. 2005, Morales et al. 2006). Experimentálně přikrmované samice v době před a během snášení vajec kladly těžší a intenzivněji zbarvená modrozelená vejce než kontrolní nedokrmované samice (Moreno et al. 2006a). Zestárlé samice snášely méně pigmentovaná vejce.

Bledost vaječné skořápky narůstala se vzestupným pořadím snesených vajec (Moreno et al. 2005), koncentrace protilátek ve vaječném žloutku se nelišila v rámci snůšky (Morales et al. 2006). Obsah biliverdinu ve vaječné skořápce pozitivně koreloval s reakcí samic na fytohemaglutinin (Moreno et al. 2005), ukazatel dobré kondice (Merino et al. 2000, Navarro et al. 2003) a kapacity imunitního systému (Johnsen et Zuk 1999, Morales et al. 2004). Nesouvisel však s hladinou imunoglobulinů (Moreno et al. 2005) a protilátek v krvi samic (Morales et al. 2006). V důsledku stresujících podmínek prostředí vznikal trade-off mezi intenzitou modrozelené barvy skořápky vajec a úrovní antioxidantů v krevní plazmě samic (Morales et al. 2008). Vyšší modrozelené chroma vajec pozitivně korelovalo s obsahem maternálních protilátek ve vejci, pravděpodobností přežití mláďat (Moreno et al. 2004, Moreno et al. 2005, Moreno et al. 2006b, Morales et al. 2006) a větší aktivitou samců při krmení mláďat (Moreno et al. 2004, Moreno et al. 2006a, Moreno et al. 2006b).

U salašníka modrého (*Sialia Sialis*) starší samice a samice v lepší kondici dosahovaly větší reprodukční úspěšnosti (Siefferman et Hill 2005) a kladly vejce s vyššími hodnotami modrozeleného chroma, což naznačuje souvislost mezi celkovým reprodukčním úspěchem a depozicí biliverdinu (Siefferman et al. 2006). Intenzita modrozeleného zbarvení a velikost vajec narůstaly s pořadím snesených vajec (Siefferman et al. 2006).

U české populace lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) modrozelené chroma vaječné skořápky pozitivně korelovalo s kvalitou samic a snižovalo se se sekvencí snesených vajec (Krist et Grim 2007). U maďarské populace barva vajec nekorelovala s morfologickými a serologickými charakteristikami samičí kvality (Hargitai et al. 2008). Modrozelené chroma vajec však pozitivně korelovalo s koncentrací luteinu ve vaječném žloutku (Hargitai et al. 2008). Jejich hodnoty se, spolu s velikostí vajec, zvyšovaly s pořadím snesených vajec (Hargitai et al. 2005, Hargitai et al. 2008). Ve studii Török et al. (2007) byla koncentrace luteinu v posledním vejci vyšší, než v dříve snesených vejcích, ale pořadí snesených vajec nebylo signifikantní. Intenzita zbarvení vajec a množství luteinu ve žloutku narůstaly s postupující hnízdní sezónou (Hargitai et al. 2008). Samice pářící se s méně kvalitními samci (s menší plochou bílého ornamentu křídla) snášely vejce s vyšší reflektancí modrozelené barvy (Hargitai et al. 2008).

U české i maďarské populace nebyla nalezena žádná signifikantní asociace mezi zbarvením vajec a úspěšností vyvedení mláďat, respektive s mírou přidělené otcovské péče (Krist et Grim 2007, Hargitai et al. 2008).

U kosa černého (*Turdus merula*) a drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) nebyla prokázána asociace mezi modrozeleným chroma barvy vaječné skořápky, množstvím fotonů vyzařujících z barvy skořápky zachycených ptačími fotoreceptory (systém vizuálního vnímání těchto ptáků viz Hart et al. 2000) a mateřskými reprodukčními investicemi, včetně koncentrace karotenoidů ve žloutku (Cassey et al. 2008). Nebyl nalezen vztah mezi koncentrací biliverdinu ve skořápce, modrozeleným chroma a jasnou barvy vajec (Cassey et al. 2012a). Sytost zbarvení vajec kosů černých negativně korelovala s obsahem protoporphyrinu ve skořápce a byla signifikantně vyšší než u vajec drozdů zpěvných (Cassey et al. 2012b).

Případové studie: protoporphyrinová pigmentace vajec

U sýkory modřinky více skvrnitá vaječná skořápka signalizovala vysokou kvalitu vajec a samic (Sanz et García-Navas 2009, Holveck et al. 2012). Intenzita hnědých skvrn pozitivně korelovala s tloušťkou vaječné skořápky a úspěšností líhnutí (Sanz et García-Navas 2009). Vejce s většími a nerovnoměrně rozmístěnými skvrnami obsahovala vyšší koncentraci protilátek ve žloutku. Skvrnitost vajec nekorelovala s obsahem karotenoidů (Holveck et al. 2012). U García-Navas et al. (2011) měla kvalitní vejce rozvolněnější distribuci skvrn na vejci, zatímco u Holveck et al. (2012) měla omezenou distribuci skvrn kolem širokých pólů. Sanz et García-Navas (2009) prokázali, že rozptýl pigmentových skvrn pozitivně koreluje se samčím dotačním úsilím. Samice snášejí vejce s více protilátkami ve žloutku měly jasnější žlutý ornament peří a samice snášejí vejce s více karotenoidy ve žloutku se pářily se samci s více jasnějšími modrými a žlutými pery (Holveck et al. 2012), tedy s kvalitnějšími jedinci (Senar et al. 2002). Brightness peří i koncentrace karotenoidů může být spojena s vyšší kvalitou teritoria nebo krmením samci před nebo v průběhu kladení vajíček. Naopak Martínez-de la Puente et al. (2007) zjistili, že zbarvení a skvrnitost vaječné skořápky negativně koreluje s kondicí a imunitní funkcí, pozitivně se stresem samic. Samice s vyšší hladinou protoporphyrinů v těle snášely více pigmentovaná vejce a reagovaly zvýšením syntézy HSP v krevních buňkách a snížením celkové koncentrace imunoglobulinu v krvi.

Těžší vejce měla méně načervenalé skvrny, tedy s nižší hladinou protoporfyrinu. Váha vajec pozitivně koreluje s hmotností, velikostí a kondicí samic (Parker 2002, Styrsky et al. 2002), zároveň má tendenci být méně načervenalá. Jelikož samci své partnerky krmí během periody snášení (Nilsson a Smith 1988), zdravotní stav samce může také ovlivnit barvu skořápky. Bylo prokázáno, že jedinci s vysokou úrovní HSP tvořili páry, což je přisuzováno vlivu dostupnosti potravy v hnízdním teritoriu. Náklady na zdravotní stav dvojice během rozmnožování mohou omezit množství vápníku pro samici, což může zvýšit množství pigmentu uloženého ve skořápce (Gosler et al., 2005). Rozdílné závěry studií modřinek (Martínez-de la Puente et al. 2007 x Sanz et García-Navas 2009, Holveck et al. 2012) Holveck et al. (2012) příkládají používání odlišných, vzájemně těžce porovnatelných metod měření vaječné skvrnitosti.

U vrabce domácího López de Hierro et De Neve (2010) prokázali, že míra ukládání protoporfyrinu do vajec se snižuje s věkem samic a s pořadím vajec ve snůšce (López de Hierro a De Neve 2010).

Intenzita zbarvení vajec může reflektovat stres a zdraví u snášejících slepic (Walker et Hughes 1998). Též Odabaşı et al. (2007) zjistili, že hnědá skvrnitost vaječné skořápky reflektuje kvalitu vajec a ženskou tělesnou kondici. Starší samice snášely lehčí a méně pigmentovaná (načervenalá) vejce, nejspíše z důvodu zvýšení velikosti vajec s věkem (Odabaşı et al., 2007).

4. Metodika

4.1 Charakteristika studijní plochy

Studijní plocha se nachází v lokalitě Čimický-Ďáblický háj v Praze (50°8'10.591" N, 14°27'51.144" E; Příloha č. 1). Jedná se o lesopark s převahou uměle založených porostů s dominancí dubů (*Quercus* sp.), lip (*Tilia* sp.), habru obecného (*Carpinus betulus*), modřínu opadavého (*Larix decidua*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Místy se vyskytují společenstva podobající se původním přirozeným porostům: bikové doubravy s dubem zimním (*Quercus petraea*) a břízou bělokorou (*Betula pendula*) a černýšové dubohabřiny s dubem zimním, lípou srdčitou (*Tilia cordata*) a habrem obecným (Rosendorf 2006).

4.2 Sběr dat v terénu

V rámci studijní plochy byly nainstalovány hnízdní budky, rozmístěné rovnoměrně ve vzájemné vzdálenosti cca 50 m a upevněné na kmenech stromů ve výšce cca 3 m.

Samotná studie pak probíhala v hnízdních sezónách 2011 až 2013, přibližně od poloviny dubna do konce května. Hnízdní budky obsazené sýkorou koňadrou byly v období stavby hnízda a snášení vajec pravidelně kontrolovány, přičemž u každé z nich byl zaznamenán den snesení prvního vejce (číslo přiřazované dle řady hodnot, kde hodnota 1 odpovídá datu snesení zcela prvního vejce ve všech sledovaných budkách, hodnota 2 druhému dni po snesení tohoto vejce, atd.) a velikost snůšky (celkový počet vajec v hníždě po ukončení snášení).

Vejce byla odebírána po započetí inkubace. U každého vejce byla pomocí spektrofotometru Avantes AvaSpec 2048 a softwaru AvaSoft 7.7 měřena reflektance podkladové barvy vaječné skořápky (viz Analýza zbarvení vaječné skořápky). Prostřednictvím scanneru Epson Perfection V30 byl pořízen standardní digitální snímek vaječné skořápky. Vejce z jedné snůšky byla snímána současně, umístěná v laterální pozici a vzájemně oddělená papírovou mřížkou, s papírovým měřítkem a barevnými standardy přiloženými na snímaném skle. Změřené snůšky byly navraceny zpět do hnízda.

Samice byly odchytávány do ornitologických sítí instalovaných v blízkosti hnízdních budek v době krmení mláďat (dříve by mohlo hrozit opuštění snůšky). U každého jedince byla zjišťována hmotnost (digitální váhou Pesola PPS200 s přesností 0.02 g) a délka tarsu levé nohy (digitálním posuvným měřítkem Kinex Type 6040.2 s přesností 0.01 mm). Tělesná kondice byla vyjádřena jako body mass index (BMI) – podíl hmotnosti (g) a délky tarsu (mm). Dále byl odebrán vzorek cca 10–15 per karotenoidního ornamentu. Pomocí scanneru byl pořízen standardní digitální scan břišní strany těla (s barevnými standardy a měřítkem položenými na snímaném skle), při čemž byl pták držen za nohy a zobák v natažené poloze (Figuerola et Senar 2000).

4.3 Analýza ornamentů peří

Z digitálních snímků ventrální části těla samic byla v prostředí programu Adobe Photoshop CS5 Extended verze 12.0 stanovena plocha břišního melaninového pruhu (mm^2). U každého scanu byla nejprve provedena standardizace měřítka: určení počtu pixelů odpovídajících jednomu centimetru na papírovém měřítku na snímku (prostřednictvím nástroje Obdélníkový výběr a funkce Analýza → Zaznamenat měření) a jeho nastavení (funkce Analýza → Nastavení poměru měření). V rámci naskenované břišní strany těla pak byly zakresleny dvě úsečky o délce 5 cm, definující maximální prostor pro měření břišního melaninového pruhu: první v oblasti ramen (v nejužším místě) a druhá situovaná podél těla, kolmo na první úsečku a s počátkem na jejím konci. Prostřednictvím nástroje Laso byly manuálně vymezeny okraje černého břišního pruhu a funkcí Analýza → Zaznamenat měření byla změřena jeho plocha (Bauerová 2012). U několika jedinců byla plocha břišního melaninového pruhu zjišťována ze dvou různých digitálních snímků, z těchto hodnot byla vypočtena opakovatelnost (repeatabilita r_i) měření ($r_i = 0.85$, $p < 0.001$, $n = 20$).

Zbarvení karotenoidního ornamentu bylo měřeno pomocí spektrofotometru, dle Quesada et Senar (2006). Odebrané vzorky peří byly u každého jedince náhodně navrstveny do dvou skupinek po 10 perech a umístěny na mikroskopické podložní sklo na tmavém podkladu. Báze per byla překryta černým papírem tak, aby byla vidět pouze žlutá část per. Při měření byl používán plastový kryt eliminující přístup okolního světla ke vzorku. Měřicí sonda spektrofotometru byla přikládána pod úhlem 45° ve vzdálenosti 4 mm po směru struktury pera, k náhodně vybranému místu.

Spektrofotometr byl průběžně kalibrován načítáním bílého a černého standardu. Měřenou veličinou byla reflektance (R, procento odraženého světla, veličina opačná k absorbanci) v rozsahu viditelného spektra ptáků (vlnových délek 300–700 nm; Bennett et al. 1994), v intervalu po 1 nm. Z jejich hodnot bylo v programu Microsoft Excel podle vzorců v Příloze č. 2 (Montgomerie 2006 in Hill et McGraw 2006) vyhodnoceno 28 parametrů barvy. Ty vyjadřují jas (brightness), sytost (chroma, saturace) a odstín (hue, tón) pro viditelné spektrum ptáků (300–700 nm), oblast ultrafialového spektra (300–399 nm), žluto-oranžového spektra (550–625 nm) a spektra viditelného lidským okem (400–700 nm). Pro každého jedince byly hodnoty jednotlivých parametrů spočteny jako průměr dvou měřených skupinek per. Celkem bylo provedeno pět spektrofotometrických měření, přičemž každému předcházelo náhodné přeskládání per v rámci skupinky, eliminující případný vliv pořadí navrstvených per. Pro 60 jedinců byla vypočtena repeatabilita (Příloha č. 4). Ve statistických analýzách bylo počítáno s celkovým průměrem pěti měření.

4.4 Analýza zbarvení vaječné skořápky

Podkladová barva vaječné skořápky byla měřena pomocí spektrofotometru, v prostředí bez přístupu okolního světla. Měřicí sonda spektrofotometru byla k vejci přikládána pod úhlem 90° ve vzdálenosti 2 mm na náhodně vybrané místo, mimo protoporfyrinové skvrnění (Holveck et al. 2012). Reflektance byla opět určována v rozmezí vlnových délek 300–700 nm, s 1nm intervalem a ve vztahu k průběžně načítanému černému a bílému standardu. Pro výpočet repeatability bylo 218 vajec měřeno dvakrát (Příloha č. 5). Z naměřených hodnot reflektance bylo v programu Microsoft Excel spočítáno 20 barevných znaků charakterizujících jas, sytost a odstín pro viditelné spektrum ptáků, oblast ultrafialového spektra a spektra viditelného lidským okem (Příloha č. 3; Montgomerie 2006 in Hill et McGraw 2006). Pro jednotlivé snůšky byla u každé charakteristiky barvy stanovena průměrná hodnota.

Skvrnitost vaječné skořápky byla analyzována ze standardních digitálních snímků vajec v prostředí programů Corel Photo-Paint X6, ImageJ a Adobe Photoshop CS5, verze 12.0. V programu Corel Photo Paint X6 byl nejprve každý scan převeden do shodného rozlišení (příkaz Obrázek → Převzorkovat → Rozlišení vodorovně i svisle: 300 dpi).

U jednotlivých vajec byl vytvořen obdélníkový výřez o šířce 150 px a výšce 30 px (nástroj Oříznout), a to na nezastíněné podélné části vejce, přibližně ve středu jeho délky. Pomocí nástrojů Kapátko a Štětec nahrazení barvy byly barvy ve všech pixelech nacházejících se mimo protoporfyrinové skvrny nahrazeny bílou barvou. Takto upravený výřez byl převeden na černobílý scan (příkaz Obrázek → Převest na černobílý (1 bit) → Metoda převodu: Perokresba, Práh: maximální hodnota). Vzniklý obraz byl dále analyzován pomocí programu ImageJ. Nejprve bylo změněno nastavení prostorového měřítka aktivního obrazu (příkaz Analyze → Set Scale → Distance in Pixels: 0) a nastavení měření (příkaz Analyze → Set Measurements → zaškrtnutí Area, Limit to Threshold, Display Label, Redirect To: None). Prostřednictvím funkce Analyze → Analyze Particles → Summarize byl vyhodnocen celkový počet skvrn, celkový obsah skvrn (px), průměrný obsah jedné skvrny (px) a procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu (Příloha č. 3). V programu Adobe Photoshop CS5 Extended verze 12.0 bylo měřeno zbarvení protoporfyrinových skvrn. V rámci neupraveného obdélníkového výřezu vytvořeného v programu Corel Photo-Paint X6 bylo vybráno pět (u méně skvrnitých vajec tři) skvrn. U nich byly pomocí nástroje Kapátko (5 x 5 px) zjištěny HSB souřadnice barvy, neboli parametry odstín (hue), sytost (saturation) a jas (brightness; Příloha č. 3). Pro každé vejce byla vypočtena průměrná hodnota jednotlivých parametrů (Kratochvílová 2014). Pro charakteristiky skvrnitosti i zbarvení protoporfyrinových skvrn byl z hodnot jednotlivých vajec stanoven aritmetický průměr pro celou snůšku. U několika vajec byly, za účelem stanovení repeatability, znaky skvrnitosti ($n = 20$) a zbarvení protoporfyrinových skvrn ($n = 44$) zjišťovány ze dvou různých digitálních snímků (Příloha č. 5).

4.5 Statistické analýzy

Pro jednotlivé charakteristiky ornamentů samic a zbarvení vaječné skořápky byla nejprve vypočtena repeatabilita dle Lessells et Boag (1987; Příloha č. 4 a 5). Dále byly zjištěny vzájemné korelace (neparametrická korelace, Spearmanův korelační koeficient r_s) parametrů barvy karotenoidního ornamentu samic ($n = 93$; Příloha č. 6) a podkladové barvy a skvrnitosti vajec ($n = 78$; Příloha č. 7).

Na jejich základě byly pro další statistické analýzy vybrány tyto znaky zbarvení vaječné skořápky: celkový jas (B_1 : součet reflektance R_{300} až R_{700} ; $r_i = 0.84$, $p < 0.001$, $n = 218$) a chroma pro UV oblast světelného spektra ($UV_chroma_S_1$: UV_sumaR / B_1 ; $r_i = 0.63$, $p < 0.001$, $n = 218$) podkladové barvy, procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu skořápky ($ProcSskvrn$; $r_i = 0.89$, $p < 0.001$, $n = 20$) a odstín (H ; $r_i = 0.87$, $p < 0.001$, $n = 44$), sytost (S ; $r_i = 0.95$, $p < 0.001$, $n = 44$) a jas (B ; $r_i = 0.91$, $p < 0.001$, $n = 44$) pro protoporfyrinové skvrny. Z charakteristik žluté spodiny samic bylo dále počítáno pouze s chroma pro spektrum vlnových délek s reflektancí žlutých karotenoidů ($Caroten_chroma$: $(R_{700} - R_{450}) / R_{700}$; $r_i = 0.71$, $p < 0.001$, $n = 60$, jehož úroveň pozitivně koreluje s množstvím karotenoidů (zeaxanthinu a luteinu) uložených ve žlutém peří sýkory koňadry (Isaksson et Andersson 2008, Isaksson et al. 2008).

Vztah mezi podkladovou barvou a skvrnitostí vaječné skořápky, barevnými parametry ornamentů peří samic, jejich body mass indexem, velikostí snůšky, dnem snesení prvního vejce a sezónou odchyty byly testovány prostřednictvím zobecněných lineárních modelů se smíšenými efekty (GLMM, knihovna nlme; Příloha č. 10). Vysvětlovanými proměnnými byly v jednotlivých modelech: celkový jas podkladové barvy, chroma pro UV oblast světelného spektra podkladové barvy, procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu skořápky (%), odstín, sytost a jas pro protoporfyrinové skvrny. Vysvětlujícími proměnnými byla plocha břišního melaninového pruhu (mm^2), chroma pro spektrum vlnových délek s reflektancí žlutých karotenoidů, body mass index (BMI ; $g \cdot mm^{-1}$), velikost snůšky, den snesení prvního vejce a sezóna odchyty. Do modelů byly zahrnuty dvojnásobné interakce mezi vysvětlujícími proměnnými, zároveň byla sezóna odchyty dosazována jako náhodný efekt. Z původního modelu byly postupně odstraňovány neprůkazné proměnné a jejich interakce ($p > 0.05$), čímž byl stanoven minimální adekvátní model (MAM).

Před provedením analýz byly vypočteny charakteristiky variability sledovaných proměnných (Příloha č. 9) a vzájemné korelace (neparametrická korelace, Spearmanův korelační koeficient) vysvětlujících proměnných ($n = 82$; Příloha č. 8).

Hodnoty vysvětlovaných proměnných odstín a sytost pro protoporfyrinové skvrny nesplňovaly předpoklad normality dat a proto byly upraveny Box-Coxovou transformací (H: $\lambda = -0.15$; S: $\lambda = 2.00$).

Veškeré analýzy byly provedeny v prostředí programu R 3.1.2. (R Development Core Team 2008).

5. Výsledky

Z analyzovaných proměnných největší variabilitu z parametrů zbarvení vaječné skořápky vykazovalo procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu (CV = 48.21 %), odstín protoporfyrinových skvrn (CV = 24.68 %) a celkový jas podkladové barvy (CV = 22.69 %). Z charakteristik samic a snůšek byla nejvíce variabilní plocha břišního melaninového pruhu (CV = 22.22 %) a den snesení prvního vejce (CV = 30.86 %). Variabilita ostatních znaků nepřesahovala hodnotu CV = 20 % (Příloha č. 9).

Celkový jas podkladové barvy vaječné skořápky pozitivně koreluje s průměrným jasem B_2 ($r_s = 1.00$), součtem reflektance v UV spektru UV_sumaR ($r_s = 0.95$) a ve viditelném spektru V_sumaR ($r_s = 0.99$), hodnotami reflektance pro UV a viditelnou oblast spektra UV_R_{max} ($r_s = 0.96$), UV_R_{min} ($r_s = 0.71$), $UV_R_{average}$ ($r_s = 0.95$), V_R_{max} ($r_s = 0.93$), V_R_{min} ($r_s = 0.95$) a $V_R_{average}$ ($r_s = 0.99$). Chroma pro UV oblast světelného spektra podkladové barvy negativně koreluje s chroma pro UV spektrum $UV_chroma_S_8$ ($r_s = -0.75$), chroma pro oblast viditelného spektra $V_chroma_S_8$ ($r_s = -0.62$) a $V_chroma_S_1$ ($r_s = -1.00$), hue pro UV oblast UV_L_{Rmax} ($r_s = -0.83$) a $UV_L_{R1/2}$ ($r_s = -0.72$). Procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu pozitivně koreluje s celkovým počtem skvrn ($r_s = 0.71$), celkovým obsahem skvrn ($r_s = 1.00$) a průměrným obsahem jedné skvrny ($r_s = 0.68$). Odstín, sytost a jas pro protoporfyrinové skvrny nekorelují s žádným parametrem podkladové barvy a skvrnitosti vaječné skořápky. Pro všechny signifikantní korelace platí: $p < 0.001$, $n = 78$ (Příloha č. 7).

Mezi vysvětlujícími proměnnými nebyly zjištěny žádné statisticky významné korelace (Příloha č. 8).

Mezi celkovým jasem podkladové barvy vaječné skořápky a vysvětlujícími proměnnými nebyla zjištěna žádná statisticky významná závislost (Tab. č. 1, Příloha č. 11). Chroma pro UV oblast světelného spektra podkladové barvy signifikantně souvisí s plochou břišního melaninového pruhu a její interakcí s body mass indexem samic, nikoli však s body mass indexem samotným (Tab. č. 2, Příloha č. 12). Chroma pro UV část světelného spektra podkladu vajec snesených samicemi s nízkým body mass indexem klesá se zvyšující se plochou břišního melaninového pruhu.

U ostatních samic s vyšším body mass indexem naopak jeho hodnoty vzrůstají s plochou břišního melaninového pruhu (Obr. č. 1).

Procentické zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu skořápky bylo průkazně vztaženo k velikosti snůšky, body mass indexu samic a jejich interakci (Tab. č. 3, Příloha č. 13). U samic s vysokým body mass indexem se procento skvrn ve výřezu skořápky snižuje s velikostí snůšky. U ostatních samic s nižším body mass indexem se jeho hodnoty s velikostí snůšky zvyšují (Obr. č. 2).

U odstínu, sytosti a jasu pro protoporfyrinové skvrny byl prokázán signifikantní vztah vůči ploše břišního melaninového pruhu samic (Příloha č. 14–16). Odstín protoporfyrinových skvrn vaječné skořápky se snižuje se vzrůstající plochou břišního melaninového pruhu samic (Tab. č. 4, Obr. č. 3). Stejně je tomu u jasu skvrn (Tab. č. 6, Obr. č. 5). Naopak sytost protoporfyrinových pozitivně závisí na ploše břišního melaninového pruhu samic (Tab. č. 5, Obr. č. 4).

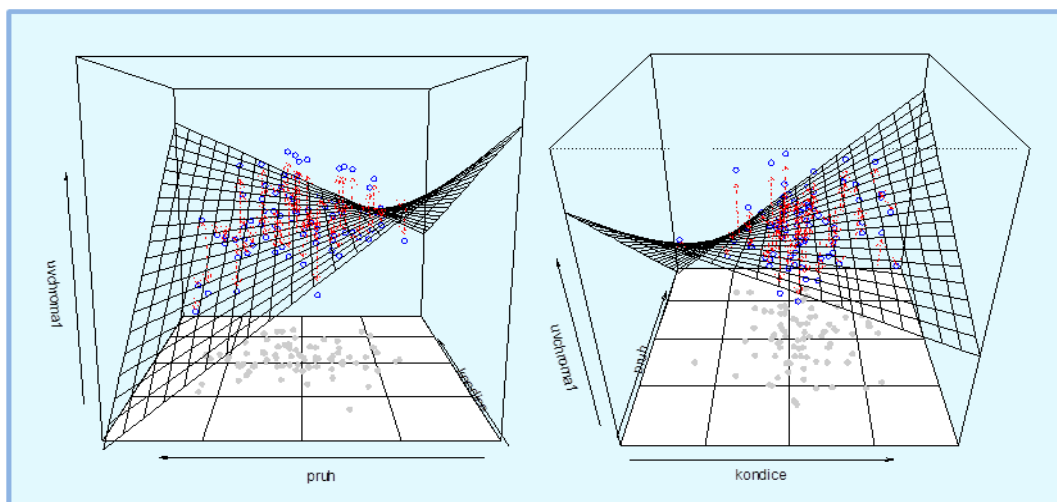
Tab. č. 1: Minimální adekvátní model závislosti celkového jasu (B_1) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 77$).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	34 265.93	5 235.97	6.5443	0.000
První vejce	- 272.76	154.77	- 1.7624	0.082

Tab. č. 2: Minimální adekvátní model závislosti chroma pro UV oblast světelného spektra ($UV_chroma_S_1$) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 75$).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	0.4967	0.1429	3.4752	0.001
Plocha pruhu	- 0.0013	0.0005	- 2.5639	0.012
BMI	- 0.3313	0.1801	- 1.8400	0.070
Plocha pruhu : BMI	0.0016	0.0006	2.4278	0.018

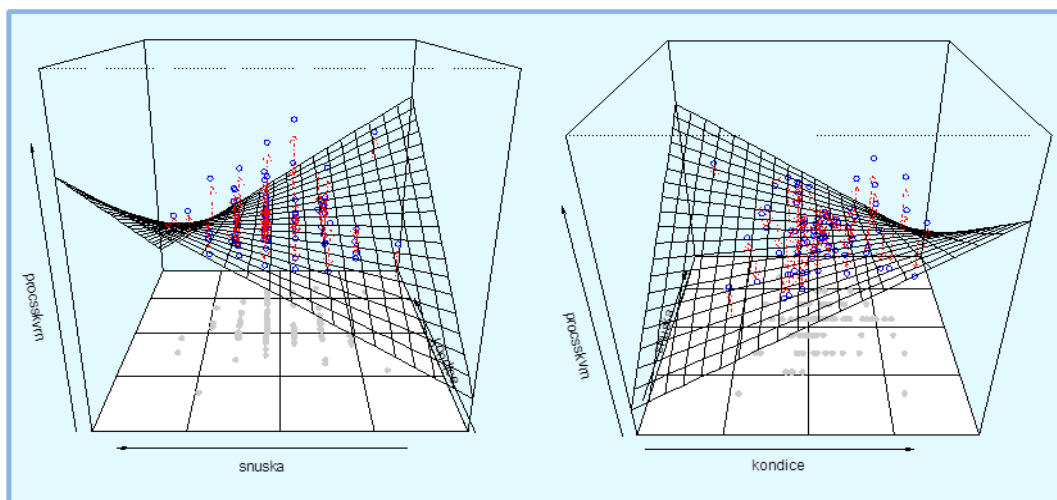
Obr. č. 1: Graf závislosti mezi chroma pro UV oblast světelného spektra (UV_chroma_S₁) podkladové barvy vaječné skořápky, plochou břišního melaninového pruhu a body mass indexem samic sýkory koňadry (n = 80).



Tab. č. 3: Minimální adekvátní model závislosti procentického zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu (ProcSskvrn) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchytu (n = 81, DF = 76).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	- 87.7554	44.5312	- 1.9707	0.052
Velikost snůšky	10.5993	4.6093	2.2995	0.024
BMI	126.5880	56.6604	2.2342	0.028
Velikost snůšky : BMI	- 13.6053	5.8732	- 2.3165	0.023

Obr. č. 2: Graf závislosti mezi procentickým zastoupením skvrn v celkové velikosti výřezu (ProcSskvrn) vaječné skořápky, velikostí snůšky a body mass indexem samic sýkory koňadry (n = 81).

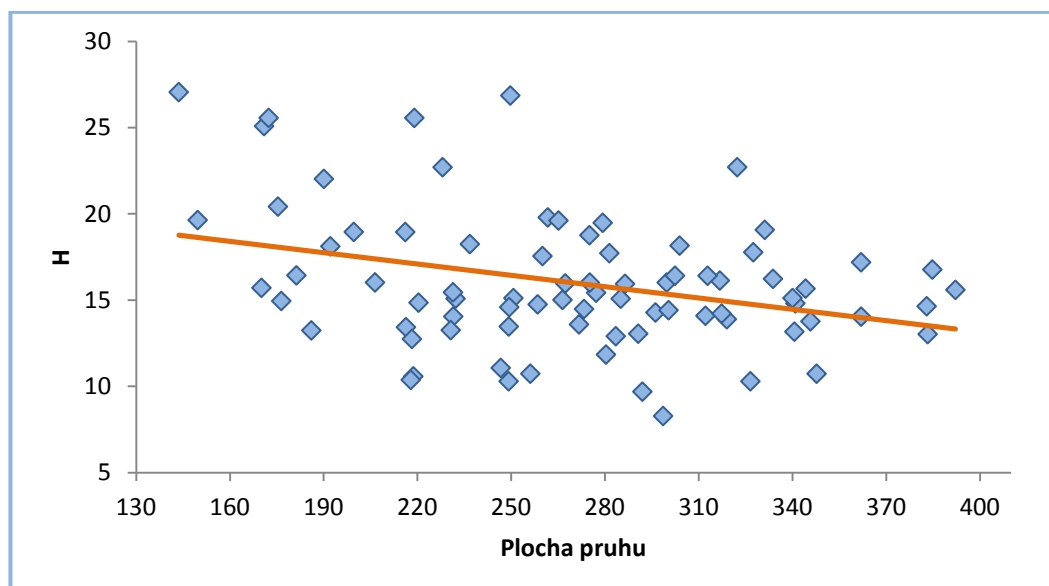


Tab. č. 4: Minimální adekvátní model závislosti odstínu pro protoporfyrinové skvrny (H) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchytu (n = 80, DF = 77, Box-Cox transformace: $\lambda = -0.15$).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	0.6320	0.01186	53.3061	0.000
Plocha pruhu	0.0001	0.00004	2.6677	0.009

(transformace dat záporným číslem: skutečné hodnoty směrnice jsou převrácenými hodnotami uvedenými v tomto modelu)

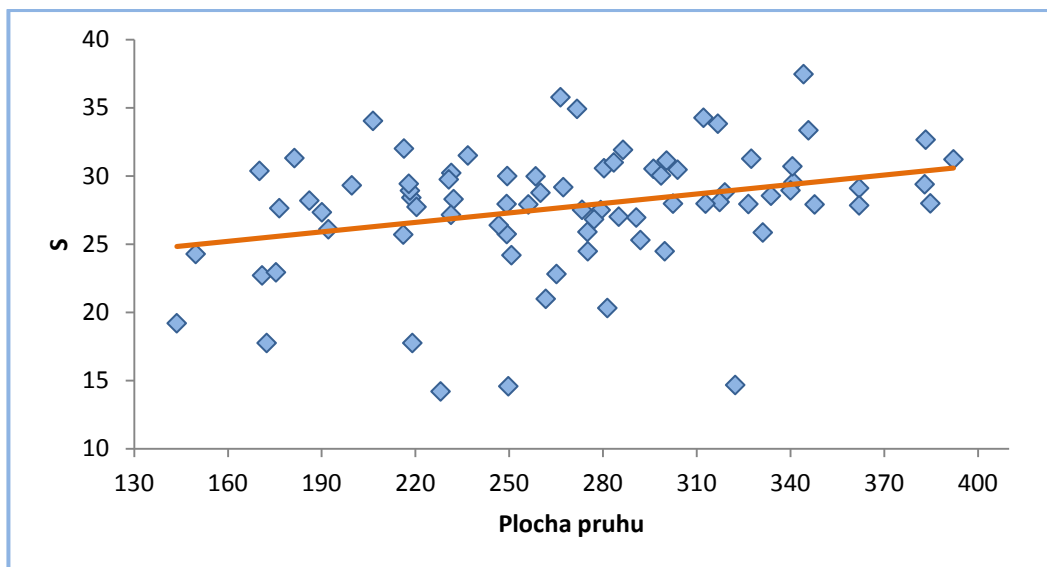
Obr. č. 3: Graf závislosti odstínu pro protoporfyrinové skvrny (H) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).



Tab. č. 5: Minimální adekvátní model závislosti sytosti pro protoporfyrinové skvrny (S) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchytu (n = 80, DF = 77, Box-Cox transformace: $\lambda = 2.00$).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	514.87	136.07	3.7839	0.0003
Plocha pruhu	1.14	0.40	2.8543	0.0055

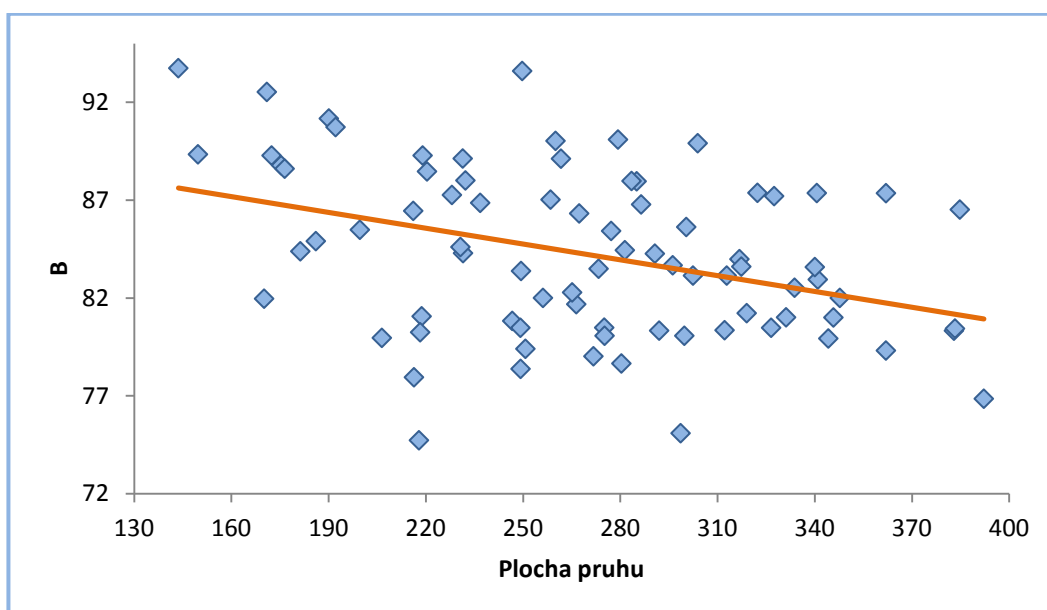
Obr. č. 4: Graf závislosti sytosti pro protoporfyrinové skvrny (S) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).



Tab. č. 6: Minimální adekvátní model závislosti jasu pro protoporfyrinové skvrny (B) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty (n = 80, DF = 77).

	Směrnice	SE	t	p
(Intercept)	91.9293	2.1717	42.3313	0.0000
Plocha pruhu	-0.0276	0.0074	-3.7434	0.0003

Obr. č. 5: Graf závislosti jasu pro protoporfyrinové skvrny (B) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).



6. Diskuze

Bylo prokázáno, že modrozelené a červené zbarvení a skvrnění vajec odráží kondici samic (Moreno et Osorno 2003, Moreno et al. 2004, Moreno et al. 2006a, Krist et Grim 2007, Martínez-de la Puente et al. 2007, Hargitai et al. 2008, Sanz et García-Navas 2009) a obsah pigmentů ve skořápce (Moreno et al. 2006a, López-Rull et al. 2008, Brulez et al. 2014). Zároveň melaninové a karotenoidní ornamenty peří reflektují zdravotní stav a kondici samic (Senar et al. 2003, Griffith et al. 2006). Proto jsme předpokládali, že podkladová barva a skvrnitost vaječné skořápky sýkory koňadry bude souviset s kondicí samic a tedy i s jejími ornamenty peří.

Byl prokázán vztah mezi procentickým zastoupením skvrn skořápky, body mass indexem samic, velikostí snůšky a interakcí těchto znaků samic. Samicím s vysokou kondicí se skvrnitost vajec snižovala s rostoucí velikostí snůšky. To naznačuje jejich větší antioxidační kapacitu (Moreno et Osorno 2003). U samic s nízkou kondicí se skvrnitost vajec zvyšovala s rostoucí velikostí snůšky. Intenzivnější protoporfyrinové skvrnění může prezentovat nízkou kvalitu samice (Martínez-de la Puente et al. 2007).

Parametry barvy protoporfyrinových skvrn se signifikantně vztahovaly k ploše břišního melaninového pruhu samic. Jejich odstín a jas se snižoval se vzrůstající plochou černého břišního pruhu. Sytost skvrn pozitivně závisela na ploše břišního melaninového pruhu. Samice s větším černým pruhem vykazují lepší zdravotní stav. To je v souladu s Moreno et Osorno (2003), že vejce s vyšším obsahem protoporfyrinu, tedy skvrnitější či sytější, signalizují lepší antioxidační kapacitu (kondici) samic. Samice tak dává najevo svoji schopnost, že je schopna tolerovat větší oxidativní stres vyplývající z vyšší hladiny protoporfyrinu v krvi (Moreno et Osorno 2003). Popřípadě účinně odstraňuje pigment do skořápky.

7. Závěr

Evoluce je pravděpodobně příčinou barevnosti a skvrnitosti vajec. Především je skvrnitost a barevnost vysvětlována, jako maskování před predátory. Což dokazuje fakt, že evolučně bílá vejce si uchovali ptáci, kteří hnízdí mimo dosah predátorů. Je však prokázáno, že i zdánlivě bílá vejce nejsou bez pigmentace. Zbarvení vajec je z hlediska identifikace vlastní snůšky pro mnoho ptáků nezbytné. Nejen z důvodu hnízdního parazitismu, kde se parazité snaží co nejvíce přizpůsobit podobnost vejcí vejším hostitele a zároveň hostitelé se snaží o co nejsložitější ornamenty. Vysvětlením je pravděpodobný vznik k regulaci odrážení UV záření a jako ochrana přehřátí embryí. Dalším možným vysvětlením skvrnitosti je kompenzace zesláblé skořápky.

Skvrnitost vajec je nezbytná, pro rozpoznání vlastní snůšky. Závislost skvrnitosti vajec na kondici samice je podle nových hypotéz důležité pro samce. Skrze barevnost a skvrnitost vajec mohou samice poskytnout informace samci o své kondici, kteří tak mohou investovat více energie do krmení a péči o mláďata.

Stres, který působí na samice, se podle několika hypotéz, může projevit skvrnitostí vajec.

Na analýzu podkladové barvy se nejčastěji používá spektrometrofotometrie, která je v dnešní době vysoce ceněná pro svoji všestrannost.

Navrhuji, aby se skvrnitost vejcí závisící na ornamentici a barevnosti peří samic a tím i její kondice více prostudovala. Nedostačujícími výsledky jsou zejména díky složitým analýzám. V budoucnu snad objeví něco lepšího. Nedostatky používaných analýz vidím i ve složitém modelování.

Přehled literatury a použitých zdrojů

- Afonso S., Vanore G. et Batlle A., 1999: Protoporphyrin IX and oxidative stress. *Free Radical Research* 31: 161–170.
- Andersson S. et Prager M., 2006: Quantifying colors. In: Hill G. E. et McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 41–89.
- Apanius V., 1998: Ontogeny of immune function. In: Starck J. M. et Ricklefs R. E. [eds]: *Avian growth and development – evolution within the altricialprecocial spektrum*. Oxford University Press, New York: 203–222.
- Asad S. F., Singh S., Ahmad A., Khan N. U. et Hadi S. M., 2001: Prooxidant and antioxidant activities of bilirubin and its metabolic precursor biliverdin: a structure-activity study. *Chemico-Biological Interactions* 137: 59–74.
- Baird T., Solomon S. E. et Tedstone D. R., 1975: Localisation and characterisation of egg shell porphyrins in several avian species. *British Poultry Science* 16: 201–208.
- Bakken G. S., Vanderbilt V. C., Buttemer W. A. et Dawson W. R., 1978: Avian eggs: thermoregulatory value of very high near-infrared reflectance. *Science* 200: 321–323.
- Bauer M. et Bauer I., 2002: Heme oxygenase-1: redox regulation and role in the hepatic response to oxidative stress. *Antioxidants and Redox Signaling*, 4: 749–758.
- Bauerová P., 2012: Ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální kondici a kvalitě prostředí. Bakalářská práce, Fakulta životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze.
- Bennett A. T. D., Cuthill I. C. et Norris K. J., 1994: Sexual selection and the mismeasure of color. *The American Naturalist* 144: 848–860.
- Bertram B. C. R. et Burger A. E., 1981: Are ostrich *Struthio camelus* eggs the wrong colour? *Ibis* 123: 207–210.

- Biard C., Surai P. F. et Møller A. P., 2005: Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144: 32–44.
- Birkhead T., 1978: Behavioural adaptations to high density nesting in the common guillemot, *Uria aalge*. *Animal Behaviour*. 26: 321–331.
- Blount J. D. Møller, A. P. et Houston D. C., 2001: Antioxidants, showy males and sperm quality. *Ecology Letters* 4: 393–396.
- Blount J. D., Houston D. C. et Møller A. P., 2000: Why egg yolk is yellow. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 47–49.
- Blount J. D., Surai P. F., Nager R. G., Houston D. C., Møller A. P., Trewby M. L. et Kennedy M. W, 2002: Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269: 29–36.
- Board R.G. et Sparks N. H. C., 1991: Shell structure and formation in avian eggs. In: Deeming D. C. et Ferguson M. W. J. [eds]: *Egg incubation : Its effect on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge: 71–86.
- Boulinier T. et Staszewski V., 2008: Maternal transfer of antibodies: rating immuno-ecology issues. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 282–288.
- Brulez K., Cassey P., Meeson A., Mikšík I., Webber S. L., Gosler A. G. et Reynolds S. J., 2014: Eggshell spot scoring methods cannot be used as a reliable proxy to determine pigment quantity. *Journal of Avian Biology* 45: 94–102.
- Bureš S. et Weidinger K., 2003. Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia* 137: 634–647.
- Burley N., 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127: 415–445.
- Burley R. W. et Vadehra D. V., 1989: *The Avian egg : Chemistry and biology*. John Wiley & Sons, New York: 472 s.

- Butcher G. D. et Miles R. D., 2003: Factors causing poor pigmentation of brown-shelled Eggs. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida: 3 s.
- Campbell T. W. et Ellis C. K., 2007: Avian and exotic animal hematology and cytology, 3rd edn. Blackwell Publishing Professional, Oxford: 287 s.
- Cassey P., Ewen J. G., Blackburn T. M., Hauber M. E., Vorobyev M. et Marshall J., 2008: Eggshell colour does not predict measures of maternal investment in eggs of *Turdus thrushes*. *Naturwissenschaften* 95: 713–721.
- Cassey P., Mikšík I., Portugal S. J., Maurer G., Ewen J. G., Zarate E., Sewel M. A., Karadas F. Grim T., et Hauber M. E., 2012a: Avian eggshell pigments are not consistently correlated with colour measurements or egg constituents in two *Turdus* thrushes. *Journal of Avian Biology* 43: 503–512.
- Cassey P., Thomas G. H., Portugal S. J., Maurer G., Hauber M. E., Grim T., Lovell P. G. et Mikšík I., 2012b: Why are birds' eggs colourful? Eggshell pigments co-vary with life-history and nesting ecology among British breeding non-passerine birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 657–672.
- Costantini D., 2010: Complex trade-offs in the pigeon (*Columba livia*): egg antioxidant capacity and female serum oxidative status in relation to diet quality. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 180: 731–739.
- Daan S., Dijkstra C., Drent R. et Meijer T., 1988: Food supply and the annual timing of avian reproduction. In: Ouellet H. [ed]: *Acta XIX International Congress of Ornithology*. University of Ottawa, Ottawa: 392–407.
- Dabrosin C., Hammar C. et Ollinger K., 1998: Impact of oestradiol and progesterone on antioxidant activity in normal human breast epithelial cells in culture. *Free Radical Research* 28: 241–249.
- Davies N. B., 2000: *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. T. & A. D. Poyser, London: 310 s.
- De Coster G, De Neve L. et Lens L., 2012: Intraclutch variation in avian eggshell pigmentation: the anaemia hypothesis. *Oecologia* 170: 297–304.

- Faivre B., Grégoire A., Preault M., Cézilly F. et Sorci G., 2003: Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science* 300: 103.
- Fernandez F. R. et Grindem C. B., 2000: Reticulocyte response. In: Feldman B. F., Zinkl J. G. et Jain N. C. [ed]: *Schalm's veterinary hematology*. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia: 110–116.
- Figuerola J. et Senar J. C., 2000: Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the great tit *Parus major*. *Ibis* 142: 482–484.
- Finkel T. et Holbrook N. J., 2000: Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408(6809): 239–247.
- Garamszegi L. Z., Török J., Tóth L. et Michl G., 2004: The effect of timing and female quality on clutch size in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Bird Study* 51: 270–277.
- García-Navas V., Sanz J. J., Merino S., Martínez-de la Puente J., Lobato E. del Cerro S., Ruiz de Castañeda R. et Moreno J., 2011: Experimental evidence for the role of calcium in eggshell pigmentation pattern and breeding performance in blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Ornithology* 152: 71–82.
- Gill F. G., 2006: *Ornithology*. W. H. Freeman & Co, New York: 720 s.
- Gosler A. G., 1993: *The Great Tit*. Paul Hamlyn Ltd, London: 155 s.
- Gosler A. G., Higham J. P. et Reynolds S. J., 2005: Why are bird's eggs speckled? *Ecology Letters* 8: 1105–1113.
- GRAVELAND J., van der WAL R., van BALEN J. H. et van NOORDWIJK A. J., 1994: Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446–448.
- Griffith S. C., Parker T. H. et Olson V. A., 2006: Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71: 749–763.
- Hammond R. W., Olson D. M., Frenkel R. B., Biellier H. V. et Hertelendy F., 1980: Prostaglandins and steroid hormones in plasma and ovarian follicles during the ovulation cycle of the domestic hen (*Gallus domesticus*). *General and Comparative Endocrinology* 42: 195–202.

- Hargitai R., Herényi M. et Török J., 2008: Eggshell coloration in relation to male ornamentation, female condition and egg quality in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology* 39: 413–422.
- Hargitai R., Prechl J. et Török, J., 2006: Maternal immunoglobulin concentration in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) eggs in relation to parental quality and laying order *Functional Ecology* 20: 829–838.
- Hargitai R., Török J., Tóth L., Hegyi G., Rosivall B., Szigeti B. et Szöllösi E., 2005: Effects of environmental conditions and parental quality on the inter- and intraclutch egg size variation in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Auk* 122: 509–522.
- Harper G. H., Marchant A. et Boddington D. G., 1992: The ecology of the hen *Xea Ceratophyllus gallinae* and the moorhen *Xea Dasypsyllus gallinulae* in nestboxes. *Journal of Animal Ecology*:61: 317–327.
- Hart N. S., Partridge J. C., Cuthill I. C. et Bennett A. T. D., 2000: Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Comparative Physiology A* 186: 375–387.
- Hennig A., Marckwardt E. et Richter G., 1986: Relation between vitamin E supply and the fertility of laying hens. *Arch Tierernähr* 36: 519–529.
- Higham J. et Gosler A., 2006: Speckled eggs: water-loss and incubation behaviour in the great tit *Parus major*. *Oecologia* 149: 561–570.
- Hill G. E. et McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 589 s.
- Holveck M. J., Grégorie A., Staszewski V., Guerrerio R., Perret P., Boulinier T. et Doutrelant C., 2012: Eggshell spottiness reflects maternally transferred antibodies in blue tits. *PLoS ONE* 7 (11).
- Hudson M. F. et Smith K. M., 1975: Bile pigments. *Chemical Society Reviews* 4: 363–399.
- Hunt S., Kilner R. M., Langmore N. E. et Bennett A. D. T., 2003: Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 25–28.

- Challenger W. O., Williams T. D., Christians J. K. et Vezina F., 2001: Follicular development and plasma yolk precursor dynamics through the laying cycle in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 356–365.
- Cherry M. I. et Bennett A. T. D., 2001: Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 565–571.
- Cherry M. I. et Gosler A. G., 2010: Avian eggshell coloration: new perspectives on adaptive explanations. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 753–762.
- Cherry M. I., Bennett A. T. D. et Moskát C., 2007: Host intra-clutch variation, cuckoo egg matching and egg rejection by great reed warblers. *Naturwissenschaften* 94: 441–447.
- Isaksson C. et Andersson S., 2008: Oxidative stress does not influence carotenoid mobilization and plumage pigmentation. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 309–314.
- Isaksson C., Ornborg J., Prager M. et Andersson S., 2008: Sex and age differences in reflectance and biochemistry of carotenoid-based colour variation in the great tit *Parus major*. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 758–765.
- Johnsen A., Delhey K., Andersson S. et Kempenaers B., 2003: Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society* 270: 1263–1270.
- Johnsen T. S. et Zuk M., 1999: Parasites and tradeoffs in the immune response of female red jungle fowl. *Oikos* 86: 487–492.
- Jones P. J., 1983: Haematocrit values of breeding Red-billed queleas *Quelea quelea* (*Aves: Ploceidae*) in relation to body condition and thymus activity. *Journal of Zoology* 201: 217–222
- Kaur H., Hughes M. N., Green C. J., Naughton P., Foresti R. et Motterlini R., 2003: Interaction of bilirubin and biliverdin with reactive nitrogen species. *FEBS Letters* 543: 113–119.

- Kennedy G. Y. et Vevers H. G., 1973: Eggshell pigments of Araucano fowl. *Comparative Biochemistry and Physiology* 44: 11–25
- Kennedy G. Y. et Vevers H. G., 1976: A survey of eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 55: 117–123.
- Kilner R. M., 2006: The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews* 81: 383–406.
- Kluijver H. N., 1950: Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 38: 99–135.
- Kratochvílová A., 2014: Variabilita ve zbarvení vaječné skořápky. Bakalářská práce, Fakulta životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze.
- Krist M. et Grim T., 2007: Are blue eggs a sexually selected signal of female Collared Flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 863–876.
- Lack D., 1958: The significance of the colour of turdine eggs. *Ibis* 100: 145–166.
- Land M. F. et Nilsson D. E., 2002: *Animal Eyes*. Oxford University Press, Oxford: 288 s.
- Langer E. E., Labbe R. F., Crosby E. F., Haining R. G., Jacobs P. et Finch C. A., 1972: Erythrocyte protoporphyrin. *Blood* 40:112–128.
- Lessells C. M. et Boag P. T., 1987: Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116–121.
- Lifjeld J. T. et Slagsvold T., 1986: The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 34: 1441–1453.
- López-Rull I., Mikšík I. et Gil D., 2008: Egg pigmentation reflects female and egg quality in the Spotless Starling *Sturnus unicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1877–1884.
- Mägi M., Mänd R., Konovalov A., Tilgar V., Reynolds S. J., 2012: Testing the structural–function hypothesis of eggshell maculation in the great tit: an experimental approach. *Journal of Ornithology* 153: 645–652.

- Martin G. R. et Osorio D., 2008: Vision in birds. In: Basbaum A. I., Kaneko A., Shepherd G. M. et Westheimer G. [eds]: *The Senses: A Comprehensive Reference*. Vol. 1. Vision 1. Academic Press, San Diego: 25–52.
- Martin G. R., 1985: Eye. In: King A. S. et McLelland J. [eds]: *Form and Function in Birds* Vol. 3. Academic Press, London: 311–373.
- Martin G. R., 1986: Sensory capacities and the nocturnal habit of owls (*Strigiformes*). *Ibis* 128: 266–277.
- Martínez-de la Puente J., Merino S., Moreno J., Tomás G., Morales J., Lobato E., García-Fraile S. et Martínez J., 2007: Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits *Cyanistes caeruleus*? *Journal of Avian Biology* 38: 377–384.
- McDonagh A. F., 2001: Turning green to gold. *Nature Structural Biology* 8: 198–200.
- McGraw K. J., 2005: The antioxidant fiction of many animal pigments: are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Animal Behaviour* 69: 757–764.
- McGraw K. J., Ardia D. R., 2003: Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *American Naturalist* 162: 704–712.
- McPhee F., Caldera P. S., Bemis G. W., McDonagh A. F., Kuntz I. D. et Craik C. S., 1996: Bile pigments as HIV-1 protease inhibitors and their effects on HIV-1 viral maturation and infectivity in vitro. *Biochemical Journal* 320: 681–686.
- Merino S, Møller A. P. et de Lope F., 2000: Seasonal changes in cell-mediated immunocompetence and mass gain in nestlings barn swallows: a parasite-mediated effect? *Oikos* 90: 327–332.
- Merino S., Martínez J., Barbosa A., Møller A. P., de Lope F., Pérez J. et Rodríguez-Cabeiro F., 1998: Increase in a heat-shock protein from blood cells in response of nestling house martins (*Delichon urbica*) to parasitism: an experimental approach. *Oecologia* 116: 343–347.

- Michl G., Török J., Péczely P., Garamszegi L. Z. et Schwabl H., 2005: Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behavioral Ecology* 16: 383–388.
- Mikhailov K. E., 1997: Avian eggshells: an atlas of scanning elektron micrographs., BOC occasional publications: 3. British Ornithologists' Club, Hertfordshire: 96 s.
- Mikšík I., Holáň V. et Deyl Z., 1994: Quantification and variability of eggshell pigment content. *Comparative Biochemistry and Physiology* 109A: 769–772.
- Mikšík I., Holáň V. et Deyl Z., 1996: Avian eggshell pigments and their variability. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 113: 607–612.
- Montevecchi W. A., 1976: Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour* 58: 26–39.
- Montgomerie R., 2006: Analyzing colors. In: Hill G. E. et McGraw K. J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 90–148.
- Morales J., Moreno J., Merino S., Tomás, G., Martínez, J. et Garamszegi L. Z., 2004: Associations between immune parameters, parasitism and stress in breeding pied flycatcher females *Ficedula Hypoleuca*. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1484–1492.
- Morales J., Sanz J. J. et Moreno J., 2006. Egg colour reflects the amount of yolk maternal antibodies and fledging success in a songbird. *Biology Letters* 2: 334–336.
- Morales J., Velando A. et Moreno J., 2008: Pigment allocation to eggs decreases plasma antioxidants in a songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 227–333.
- Moreno J. et Osorno J. L., 2003: Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters* 6: 803–806.
- Moreno J., Lobato E., Morales J., Merino S., Tomás G., Martínez-de la Puente J., Sanz J. J., Mateo R. et Soler J. J., 2006a: Experimental evidence that egg

color indicates female condition at laying in a songbird. *Behavioral Ecology* 17: 651–655.

- Moreno J., Morales J., Lobato E., Merino S., Tomás G. et Martínez-de la Puente J., 2005: Evidence for the signaling function of egg color in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 16: 931–937.
- Moreno J., Morales J., Lobato E., Merino S., Tomás, G. et Martínez-de la Puente J., 2006b: More colourful eggs induce higher relative paternal investment in the pied flycatcher: cross-fostering experiment. *Journal of Avian Biology* 37: 555–560.
- Moreno J., Osorno J. L., Morales J., Merino S. et Tomás G., 2004: Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 35: 300–304.
- Morimoto R. I., 1991: Heat shock: the role of transient inducible responses in cell damage, transformation, and differentiation. *Cancer Cells* 3: 295–301.
- Nakagami T., Taji S., Takahashi M. et Yamanishi K., 1992: Antiviral activity of a bile pigment, biliverdin, against human herpesvirus 6 (HHV-6) in vitro. *Microbiology and Immunology* 36: 381–390.
- Navara K. J., Badyaev A. V., Mendonça M. T. et Hill G. E., 2006b: Yolk antioxidants vary with male attractiveness and female condition in the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 79: 1098–1105.
- Navara K. J., Hill G. E. et Mendonça M. T., 2006a: Yolk androgen deposition as a compensatory strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 382–398.
- Navarro C., Marzal A., de Lope F. et Møller A. P., 2003: Dynamics of an immune response in house sparrows *Passer domesticus* in relation to time of day, body condition and blood parasite infection. *Oikos* 101: 291–298.
- Pahl R., Winkler D. W., Graveland J. et Batterman B. W., 1997: Songbirds do not create long-term stores of calcium in their legs prior to laying: results from high-resolution radiography. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 264: 239–244.

- Partali V., Liaaen-Jensen S., Slagsvold T. et Lifjeld J. T., 1987: Carotenoids in food chain studies II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology* 87B: 885–888.
- Perrins C. M., 1981: British Tits. *The Auk* 98: 852–855.
- Poole H. K., 1966: Relative porphyrin content and porphyrin forming capacity of wild-type and white-egg Japanese quail uterine tissue. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 122: 596–598.
- Quesada J. et Senar J. C., 2006: Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 37: 609–616.
- R Development Core Team, 2008: R: a language and environment for statistical computing (software). R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Austria), online: <http://www.Rproject.org>, cit. 20.10.2014.
- Reynolds S. J., Graham R. M. et Cassey P., 2009: Is sexual selection blurring the functional significance of eggshell coloration hypotheses? *Animal Behaviour* 78: 209–215.
- Rosendorf P., 2006: Přírodní památka Ládví a Ďáblický háj. Chráněná území Prahy 8. Ekocentrum Křivatec při 01/34. ZO ČSOP Křivatec, Praha: 12 s.
- Ryan M. J., 1998: Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281: 1999–2003.
- Saino N., Bertacche V., Ferrari R. P., Martinelli R., Møller, A. P. et Stradi R., 2002: Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection, and paternal ornamentation. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 1729–1733.
- Sanz J. J. et García-Navas V., 2009: Eggshell pigmentation pattern in relation to breeding performance of blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Animal Ecology* 78: 31–41.
- Senar J. C., Figuerola J. et Domenech J., 2003: Plumage colouration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90: 234–237.

- Shafey T. M., Al-Batshan H. A., Ghannam M. M. et Al-Ayed M. S., 2005: Effect of intensity of eggshell pigment and illuminated incubation on hatchability of brown eggs. *British Poultry Science* 46: 190–198.
- Shafey T. M., Ghannam M. M., Al-Batshan H. A. et Al-Ayed M. S., 2004: Effect of pigment intensity and region of eggshell on the spectral transmission of light that passes the eggshell of chickens. *International Journal of Poultry Science* 3: 228–233.
- Shan Y., Pepe J., Lu T. H., Elbirt K. K. et Lambrecht R. W., 2000: Induction of the Heme Oxygenase-1 gene by metalloporphyrins. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 380: 219–227.
- Sheldon B. C., 2000: Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 397–402.
- Schantz T., Bensch S., Grahn M., Hasselquist D. et Wittzell H., 1999: Good genes, oxidative stress and conditiondependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society B* 266: 1–12.
- Schwartz S. et Wikov. H. M., 1952: The relation of erythrocyte coproporphyrin and protoporphyrin to erythropoiesis. *Journal of Biological Chemistry* 194: 563–573.
- Siefferman L., Navara K. J. et Hill G. E. 2006: Egg coloration is associated with female condition in Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 651–656.
- Siefferman L., Navara K. J. et Hill G. E., 2006: Egg coloration is associated with female condition in Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 651–656.
- Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad G., Lorentsen O. et Husby M., 1984: On the adaptive value of intra-clutch egg size variation in birds. *Auk* 101: 685–697.
- Soh T. et Koga O., 1994. The effects of sex steroid hormones on the pigment accumulation in the shell gland of Japanese quail. *Poultry Science* 73: 179–185.
- Soh T., Fujihara N. et Koga O., 1993: Observations of pigment accumulation in the epithelium of the shell gland and superficial pigmentation on the egg-

shell in Japanese Quail. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 38: 73–80.

- Soler J. J., Moreno J., Avilés J. M. et Møller A. P., 2005: Blue and green egg-color intensity is associated with parental effort and mating system in passerines: support for the sexual selection hypothesis. *Evolution* 59: 636–644.
- Solomon S. E., 1997: *Egg and eggshell quality*. Iowa State University Press, Ames: 149 s.
- Stocker R., Yamamoto Y., McDonagh A. F., Glazer A. N. et Ames B. N., 1987: Bilirubin is an antioxidant of possible physiological importance. *Science*, 235: 1043–1046.
- Sugiyama T. et Kusuhara S., 2001: Avian calcium metabolism and bone function. *Asian-Australasian Journal of Animal Science* 14: 82–90.
- Swynnerton C. F. M., 1916: On the coloration of the mouths and eggs of birds. II. On the coloration of eggs. *Ibis* 4: 529–606.
- Tilgar V., Mänd R. et Leivits A., 1999. Effect of calcium availability and habitat quality on reproduction in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 30: 383–391.
- Török J., 1986: Food segregation in three hole-nesting bird species during the breeding season. *Ardea* 74: 129–136.
- Török J., Hargitai R., Hegyi G., Matus Z., Michl G., Péczely P., Rosivall B. et Tóth G., 2007: Carotenoids in the egg yolks of collared flycatchers (*Ficedula albicollis*) in relation to parental quality, environmental factors and laying order. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 541–550.
- Valko M., Leibfritz D., Moncol J., Cronin M. T. D., Mazur M. et Telser J., 2007: Free radicals and antioxidants in normal physiological functions and human disease. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 39: 44–84.
- Večlová B. et Hořák D., 2009: Příčiny proměnlivosti ve zbarvení ptačích vajec. *Sylvia* 45: 51–72.

- Wagner E. C., Prevorsek J. S., Wynne-Edwards K. E., Williams T. D., 2008: Hematological changes associated with egg production: estrogen dependence and repeatability. *Journal of Experimental Biology* 211: 400–408.
- Wallace A. R., 1889: *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. Macmillan, Londýn: 494 s.
- Wang X. T., Deng X. M., Zhao C. J., Li J. Y., Xu G. Y., Lian L. S. et Wu C. X., 2007: Study of the deposition process of eggshell pigments using an improved dissolution method. *Poultry Science* 86: 2236–2238.
- Wang X. T., Zhao C. J., Li J. Y., Xu G. Y., Lian L. S., Wu C. X. et Deng X. M., 2009: Comparison of the total amount of eggshell pigments in Dongxiang brown-shelled eggs and Dongxiang blue-shelled eggs. *Poultry Science* 88: 1735–1739.
- Wassmann K., Wassmann S. et Nickenig G., 2005: Progesterone antagonizes the vasoprotective effect of estrogen on antioxidant enzyme expression and function. *Circulation Research* 97: 1046–1054.
- Williams T. D., Challenger W. O., Christians J. K., Evanson M., Love O. et Vézina F., 2004: What causes the decrease in haematocrit during egg production? *Functional Ecology* 18: 330–336.
- Zahavi A., 1975: Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205–214.
- Zhao R., Xu G. Y., Liu Z. Z., Li J. Y. et Yang N., 2006: A study on eggshell pigmentation: biliverdin in blue-shelled chickens. *Poultry Science* 85: 546–549.

Seznam tabulek, obrázků a příloh

Tabulky:

- Tab. č. 1: Minimální adekvátní model závislosti celkového jasu (B_1) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 77$).
- Tab. č. 2: Minimální adekvátní model závislosti chroma pro UV oblast světelného spektra ($UV_chroma_S_1$) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 75$).
- Tab. č. 3: Minimální adekvátní model závislosti procentického zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu ($ProcSskvrn$) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 81$, $DF = 76$).
- Tab. č. 4: Minimální adekvátní model závislosti odstínu pro protoporfyrinové skvrny (H) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 77$, Box-Cox transformace: $\lambda = -0.15$).
- Tab. č. 5: Minimální adekvátní model závislosti sytosti pro protoporfyrinové skvrny (S) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 77$, Box-Cox transformace: $\lambda = 2.00$).
- Tab. č. 6: Minimální adekvátní model závislosti jasu pro protoporfyrinové skvrny (B) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 77$).

Obrázky:

- Obr. č. 1: Graf závislosti mezi chroma pro UV oblast světelného spektra ($UV_chroma_S_1$) podkladové barvy vaječné skořápky, plochou břišního melaninového pruhu a body mass indexem samic sýkory koňadry ($n = 80$).
- Obr. č. 2: Graf závislosti mezi procentickým zastoupením skvrn v celkové velikosti výřezu ($ProcSskvrn$) vaječné skořápky, velikostí snůšky a body mass indexem samic sýkory koňadry ($n = 81$).

- Obr. č. 3: Graf závislosti odstínu pro protoporfyrinové skvrny (H) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).
- Obr. č. 4: Graf závislosti sytosti pro protoporfyrinové skvrny (S) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).
- Obr. č. 5: Graf závislosti jasu pro protoporfyrinové skvrny (B) vaječné skořápky na ploše břišního melaninového pruhu samic sýkory koňadry (n = 80).

Přílohy:

- Příloha č. 1: Mapa studijní plochy a jejího umístění v rámci Prahy a České republiky.
- Příloha č. 2: Přehled sledovaných parametrů barvy karotenoidního ornamentu samic.
- Příloha č. 3: Přehled sledovaných parametrů podkladové barvy a skvrnitosti vaječné skořápky.
- Příloha č. 4: Hodnoty repeatability pro parametry barvy karotenoidního ornamentu samic (n = 60).
- Příloha č. 5: Hodnoty repeatability pro parametry podkladové barvy (n = 218) a skvrnitosti vaječné skořápky (n = 20; pro H, S a B: n = 44).
- Příloha č. 6: Korelační matice parametrů barvy karotenoidního ornamentu samic (Spearmanův korelační koeficient r_s , n = 93; zvýrazněné korelace jsou průkazné na hladině $p < 0.05$; jako významné korelace jsou brány hodnoty $r_s \geq 0.6$).
- Příloha č. 7: Korelační matice parametrů podkladové barvy a skvrnitosti vaječné skořápky (Spearmanův korelační koeficient r_s , n = 78; zvýrazněné korelace jsou průkazné na hladině $p < 0.05$; jako významné korelace jsou brány hodnoty $r_s \geq 0.6$).

- Příloha č. 8: Korelační matice vysvětlujících proměnných pro analýzy vaječné skořápky (Spearmanův korelační koeficient r_s , $n = 82$; zvýrazněné korelace jsou průkazné na hladině $p < 0.05$; jako významné korelace jsou brány hodnoty $r_s \geq 0.6$).
- Příloha č. 9: Explorativní analýza dat.
- Příloha č. 10: Obecné zadání lineárního modelu se smíšeným efektem pro závislost parametrů podkladové barvy či skvrnitosti vaječné skořápky (GLMM, knihovna nlme).
- Příloha č. 11: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost celkového jasu (B_1) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 63$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).
- Příloha č. 12: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost chroma pro UV oblast světelného spektra ($UV_chroma_S_1$) podkladové barvy vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 63$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).
- Příloha č. 13: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost procentického zastoupení skvrn v celkové velikosti výřezu (ProcSskvrn) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 81$, $DF = 64$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).
- Příloha č. 14: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost odstínu pro protoporfyrinové skvrny (H) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 63$, Box-Cox transformace: $\lambda = -0.15$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).
- Příloha č. 15: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost sytosti pro protoporfyrinové skvrny (S) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 63$, Box-Cox transformace: $\lambda = 2.00$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).

- Příloha č. 16: Výsledky lineárního smíšeného modelu pro závislost jasu pro protoporfyrinové skvrny (B) vaječné skořápky, náhodný efekt: sezóna odchyty ($n = 80$, $DF = 63$; zvýrazněné proměnné = členy minimálního adekvátního modelu).
- Příloha č. 17: Fotodokumentace.

Přílohy