

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Ekologický význam zbarvení ptačích vajec

Ecological aspects of avian egg coloration

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.

Autor bakalářské práce: Eva Čermáková

2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod odborným vedením prof. Mgr. Miroslava Šálka, Dr. a uvedla jsem všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 15. 4. 2013

.....

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat vedoucímu práce prof. Mgr. Miroslavu Šálkovi, Dr. za všechny cenné rady a připomínky, které mi poskytl při našich konzultacích a za pomoc se statistickým vyhodnocením dat. Děkuji také Vítu Dvořákovi za vysvětlení práce v programu Zoner Photo Studio a doc. Mgr. Janu Růžičkovi, Ph.D. za zapůjčení techniky na vyfotografování sbírky vajec, kterou mi zapůjčil prof. Šálek. Dále bych chtěla poděkovat svému příteli Lukáši Horákovi za velkou podporu během zpracování této práce a za pomoc s překladem anglických zdrojů. Také bych chtěla poděkovat své rodině za jazykové korektury.

Abstrakt

Skořápka ptačího vejce může mít mnoho barev a být pokryta velkým množstvím pigmentových vzorů. Variabilita ve zbarvení ptačích vajec je patrná převážně mezi druhy, ale barva skořápky se může lišit i v rámci jednoho druhu, či dokonce v rámci jedné snůšky. Tento barevný polymorfismus pravděpodobně vznikl jako odpověď na specifické tlaky během evoluční historie druhu. Základním vysvětlením rozrůzněnosti typů vajec je jejich kryptická funkce, chránící před predací. Ne všechny druhy však mají svá hnízda otevřená a tím pádem vystavená vizuálním predátorům. Z toho důvodu vzniklo několik dalších hypotéz, které se ovšem u jednoho druhu mohou vzájemně prolínat. Experimentálně nejvíce prozkoumaný případ polymorfismu v barvě vajec, je u hnízdních parazitů, kteří se snaží klást vejce mimetická vůči vejším hostitele. Další vysvětlující teorie se zabývají pozitivním a negativním vlivem tetrapyrrolových barviv na samotné embryo. Tato bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o faktorech ovlivňujících zbarvení ptačích vajec a behaviorálních efektech tohoto zbarvení. V praktické části jsem provedla měření hodnot RGB z fotografií snůšek čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) a následné statistické vyhodnocení. Výsledkem analýzy bylo, že vejce v rámci snůšky jsou si v hodnotě G (zelená složka) podobnější než vejce mezi snůškami. Opakovatelnost měření byla také vysoce signifikantní v rámci jednoho vejce.

Klíčová slova: skořápka, pigmentace, kryptické zbarvení, pohlavní výběr, predace, hnízdní parazitismus

Abstract

The shell of an avian egg can be of many colors and it also can be covered by a large variety of pigmentation patterns. The variability of avian egg colouration is especially apparent between species, but it can vary within a species, or even within a single clutch. This colour polymorphism probably came to be as a response to specific pressures during the evolutionary history of a given species. The basic explanation of the egg type variety, is its cryptic function, which is supposed to help against predators. However, not all species are open nesting and thus exposed to visually searching predators. For this reason, several different hypotheses, which can intersect in a single species, arose. The most experimentally researched case of egg colour polymorphism, are the brood parasites, which are trying to lay a mimetic egg inside the nest of their host. Another explaining theories are concerned with either positive or negative influence of tetrapyrrole pigments on the embryo itself. This bachelor thesis summarises present knowledge about the influencing factors on avian eggshell colouration and the behavioral effects of this colouration. In the empirical section I measured values of RGB from photographs of Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*) and subsequently statistically analysed them. The results of the analysis were, that the eggs within clutches are more similar to each other in the G value (green component) than between clutches. The repeatability of the measuring was highly significant within a single egg.

Key words: eggshell, pigmentation, cryptic colouration, sexual selection, predation, brood parasitism

Obsah

1. Úvod	10
2. Literární rešerše.....	12
2.1 Polymorfismus v barvě vaječné skořápky.....	12
2.2 Vliv barvy vaječné skořápky na míru predace	13
2.3 Signální funkce.....	18
2.4 Hnízdní parazitismus	23
2.5 Možný vliv pigmentace na ptačí embryonální vývoj	27
2.5.1 Vliv vztahu světelných podmínek a pigmentace na vývoj embrya	27
2.5.2 Termoregulace.....	28
2.5.3 Strukturální funkce	30
2.6 Kontaminace prostředí	32
3. Praktická část.....	34
3.1 Metodika	34
3.1.1 Sběr dat	34
3.1.2 Analýza fotografií.....	34
3.1.3 Vyhodnocení.....	35
3.2 Výsledky.....	35
4. Diskuse	36
5. Závěr	38
6. Seznam použité literatury	40
7. Přílohy.....	48

1. Úvod

Zbarvení v přírodě je velmi různorodé, ale málokdy náhodné. Za většinou variace ve zbarvení stojí její adaptivní funkce. Při pohledu na širokou paletu barevnosti ptačích vajec, je nasnadě se ptát po původu a významu této různorodosti. Barva vajec se liší mezi ptačími druhy, ale i v rámci druhů. Existuje i variabilita vajec v jednotlivých snůškách způsobená většinou posledním sneseným vejcem. Skořápka ptačích vajec může být pokryta širokým spektrem barev a vzorů. Původně byla ptačí vejce s velkou pravděpodobností bílá a beze skvrn (Wallace 1889 ex Kilnerová), ale díky různým selekčním tlakům došlo k diverzifikaci barvy skořápky. Na základě fylogenetických vztahů bylo zjištěno, že ptáci hnízdící v dutinách mají převážně bílá vejce a naopak ptáci hnízdící na zemi mají vejce zbarvená s různým vzorkem skvrnitosti (Kilnerová, 2006). S prvotní hypotézou významu zbarvení ptačí skořápky přišel Newton již koncem devatenáctého století. Teoretizoval, že u druhů které hnízdí na zemi, funguje zbarvení vejce jako krypse před vizuálními predátory (Newton 1893).

Vedle kypse by mohla barva skořápky fungovat jako mimikry u snůškových parazitů, kteří by se snažili ztížit rozpoznání parazitického vejce hostitelem. Naopak hostitel může využívat různé typy skvrnitosti svých vajec právě k lepšímu rozpoznání parazitických vajec. Někteří ptáci v případě rozpoznání parazitických vajec jsou schopni opustit podezřelou snůšku, čímž zamezí vkládání energie do cizích mlád'at a raději založí novou (např. rákosník obecný). Odmítání parazitických vajec by mohlo vést tedy k vývoji mimetického vejce u snůškových parazitů (Lahti, 2005).

Recentní diskutovanou hypotézou je, zda barevnost vejce vyjadřuje zdravotní stav samičky popřípadě kvalitu genotypu mlád'at a tedy, zda se samec na základě vizuálního zhodnocení rozhoduje, jakou měrou bude přispívat k péči o potomstvo. Barva vajec by na základě této hypotézy měla fungovat jako sexuálně selektovaný signál, který by zvýhodňoval mlád'ata vylíhlá ze sytější zbarvených vajec (Moreno et al., 2004). Kromě výše zmíněných teorií, v nichž je zbarvení skořápky mediátorem určitého typu chování či důsledkem dané životní strategie, bylo zkoumáno také několik dalších možných významů pigmentace skořápky, které by mohly mít ochrannou funkci. Barva skořápky by mohla mít ochrannou funkci ve významu

zesílení skořápky (Gosler et al., 2005) popřípadě by mohla fungovat jako ochrana před přehřátím vyvíjejícího se embrya (Bakken et al., 1978). Variabilita barvy vajec nemusí být nutně způsobena fenotypickou kvalitou samice nebo fungovat jako strukturální prvek, ale může odrážet také kvalitu prostředí, ve kterém se samice vyskytovala po spáření. Některé studie naznačují, že nutriční kvalita prostředí (Moreno et al., 2006a) či environmentální znečištění (Jagannath et al., 2008) by mohly mít výrazný vliv na intenzitu zbarvení. Tyto proximální či ultimální příčiny mohly v evoluci druhu nebo v životní historii jedince sehrát významnou roli, a mohly se vzájemně prolínat.

V praktické části jsem se zabývala variabilitou v barvě vajec čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Uniformita jednotlivých snůšek v modrozelené části barevného spektra by mohla mít významný vliv na míru paternální péče, zvláště v případě pokud by se prokázala variabilita snůšek mezi jednotlivými samicemi. Průzkum této variability jsem provedla na souboru fotografií, u nichž byla již dříve analyzována jiná složka pigmentace ve studii, provedené Bulla et al. (2012). Fotografie jednotlivých snůšek jsem analyzovala v programu Zoner Photo Studio, kde jsem zjišťovala hodnoty RGB jednotlivých vajec.

Cíle této práce byly zpracování literární rešerše se zaměřením na analýzu dosavadních výzkumů ekologického významu zbarvení ptačích vajec, změření hodnot RGB z fotografií v grafickém editoru a následná statistická analýza získaných dat. Tato studie by měla být pilotním výzkumem, na který by posléze měla navázat statistická analýza zelené složky (G) ve spojení s kvalitou samice a mírou péče samce.

2. Literární rešerše

2.1 Polymorfismus v barvě vaječné skořápky

Zbarvení vajec se liší mezi druhy, ale i v rámci druhů. Vejce mohou být bezbarvá, hnědá, hnědá s červenými podtóny, zelená až modrá (*Příloha 1*). Mohou být skvrnitá ale i beze skvrn. Barevnost skořápky je způsobena dvěma hlavními tetrapyrrolovými pigmenty – protoporfyrinem (způsobujícím hnědé a hnědočervené zbarvení) a biliverdinem IX α (způsobující modré a modrozelené zbarvení). Kombinací těchto pigmentů vzniká široké spektrum typů barvy vajec (Kennedy & Vevers, 1976). Oba tyto tetrapyrrolové pigmenty jsou součástí syntézy a katabolismu hemu, cirkulují v krevním řečišti a metabolizují se de novo ve skořápkové žláze (Wang et al., 2009). Rozdíl mezi nimi je v absorpci záření. Absorpční vrcholy protoporfyrinu se pohybují mezi 411 a 557 nm, světlo, které se odrazí odpovídá hnědo-červené barvě (Poole, 1965). Zatímco biliverdin má širší absorpční rozpětí, jeho maxima se pohybují mezi 375 a 665 nm, vlnové délky jeho reflektance jsou pozorovány lidským zrakem jako modrozelené zbarvení (Siefferman et al., 2006). Ukládání pigmentů do skořápky se děje prostřednictvím skořápkových žláz dělohy a celý proces je řízen hormonálně (Soh & Koga, 1997). Zatímco biliverdin prostupuje celým povrchem vejce, protoporfyrin vedle podkladového zbarvení bývá obsažen také ve skvrnách, které mohou být jasně ohraničené nebo s neznatelnými přechody (Kennedy & Vevers, 1976). Tyto pigmenty jsou ukládány do skořápky během poslední části vytváření vejce, která předchází snášení. Pigmenty jsou tak umístěny ve svrchní části skořápky, ve vápenaté a kutikulární vrstvě (Soh et al., 1993). Vejce odrážejí světlo také mimo pro člověka viditelnou část spektra, zejména se jedná o ultrafialové pásmo světelného spektra. Na rozdíl od lidského trichromatického zraku je ptačí zrak tetrachromatický a ptáci tak mohou pravděpodobně vnímat i barvy o kratších vlnových délkách (Maurer & Cassey, 2011). Tento aspekt jejich fyziologie jim zřejmě umožňuje rozeznat i relativně malé rozdíly mezi komplexně zbarvenými a skvrnitými vejci. Mimo variabilitu, která se objevuje mezi druhy, bývá také zmiňována variabilita ve zbarvení v rámci jedné snůšky. Nejčastěji je způsobena posledním sneseným vejcem, které se liší jak velikostí, tak intenzitou pigmentace skořápky. Jako

vysvětlení se uvádí, že skořápková žláza je již vyčerpaná, a proto tato vejce bývají světlejší (Nice 1937 ex Kilner 2006).

2.2 Vliv barvy vaječné skořápky na míru predace

Prvotní hypotéza, kterou se vědci zabývali, byla možnost, že variabilita vajec je následkem selekce v důsledku predace. Predace je samozřejmě jedním z nejvýznamnějších evolučních tlaků, který ovlivňuje úspěšnost v přežití vajec popřípadě mláďat (Ricklefs, 1969). Pro ptáky je důležité vyhnout se vizuálním predátorům správným umístěním hnízda, mimetickým zbarvením vlastního peří nebo využitím nenápadného zbarvení vajec, která splynou se svým okolím a zdají se tak být kryptická. Savci se orientují čichem a barva vajec zdá se, nemá na predaci v tomto případě vliv (Castilla, 2007). Wallace (1889) ex Kilnerová (2006) navrhol, že barva vajec je adaptivní a mohla by vést ke snižování predace. Ancestrální vejce bylo podle Wallace zřejmě bílé a beze skvrn. Jedním z aspektů, které vedly ke zvýšení variability barvy vajec a jejich vzorkování, bylo přizpůsobení se prostředí, kde byla ptačí hnízda méně skrytá a vystavená vyšší potenciální míře predace (Wallace 1889 ex Stoddard et al., 2011).

Několik dřívějších studií testovalo Wallaceovu hypotézu, ale nepodařilo se jim experimentálně potvrdit (např. Tinbergen et al., 1962; Montevecchi, 1976; Götmark, 1992; Weidinger, 2001). Důvodem by mohlo být, že v těchto experimentech nebyla využita pravá vejce, ale vejce, která byla umělá, pro lidské oko se mohla zdát kryptická, ale pro predátora tomu tak být nemuselo. Montevecchi (1976) a Tinbergen et al. (1962) se snažili ověřit platnost hypotézy o antipredačních účincích zbarvení vajec experimenty, při kterých použili slepičí vejce, z nichž následně část nabarvili a sledovali, jak se liší míra predace ptačími predátory. Tyto studie neprokázaly rozdíl mezi bílými vejci, která se zdála být nápadná, a pomalovanými vejci, která byla považována za kryptická. Jistý vliv na predaci hnízd, převážně při experimentálních studiích, mohl mít i lidský pach, který zde byl zanechán po manipulaci s vejci. Z celkového počtu 15ti studií, které byly provedeny v letech 1958–2007 různými autory, pouze tři využily pravá vejce s přirozeným zbarvením. U dvou z těchto tří výzkumů se projevil signifikantní vliv kryptického zbarvení na míru predace (Castilla et al. 2007). Dalším faktorem, který přispívá k potenciálně

nízké validitě experimentálních testů Wallaceovy hypotézy, může být, že namalovaná vejce byla umísťována do umělých hnízd, která značně snižují krypsi. Z celkových 19ti studií, které za svůj teoretický předpoklad braly původní Wallaceovu hypotézu, v deseti bylo použito umělých hnízd, zatímco v ostatních devíti byla vejce prezentována bez jakéhokoliv druhu hnízda. Umělé nabarvení vajec se ukázalo jako významný faktor zlepšení kryptise pouze v jednom experimentu využívajícím umělá hnízda, zatímco vejce zcela bez hnízd byla predována sníženou měrou po nabarvení hned v pěti, tedy nadpoloviční většině případů (Underwood & Sealy, 2002).

Faktorem, který byl v experimentech s umělými vejci také zanedbán, je nepřítomnost samotných rodičů na hnízdě. Brennan (2010) na základě experimentu navrhuje, že vyhledávání hnízd predátory nemusí být založeno na vnímání samotných vajec, predátoři mohou vyhledávat kořist na základě přítomnosti jednoho z rodičů popřípadě přítomnosti jasně viditelného hnízda.

V experimentu, který uskutečnili Castilla et al. (2007), byla využita pravá vejce orebice rudé (*Alectoris rufa*). Tento druh hnízdí na zemi, nejčastěji v lesích a na polích, svá hnízda si tvoří vyhrabáním drobných jamek do substrátu a nevyužívá žádný materiál jako je vegetace či vlastní peří (Castilla et al., 2007). Vzhledem k tomu, že autoři nemuseli použít žádný materiál na vytvoření hnízda, bylo zamezeno možnému zkreslení výsledků v nedokonalém napodobení přirozených hnízd. Využili poměrně velký zkoumaný vzorek a to 384 hnízd, v každém hnízdě byla umístěna dvě vejce stejné velikosti, barvy popřípadě typu vzorkování (bílá, bílá s červenohnědými skvrnami, hnědá a hnědá s červenohnědými skvrnami). V experimentu sledovali vliv barvy vajec a habitatu na míru predace. Zjistili, že vejce byla predována více v lesních ekosystémech než na polích. Míra predace byla v celkovém modelu (bez rozdělení predátorů na hlodavce a ptáky) dvakrát vyšší u vajec bílých a bílých se skvrnami než u jiných typů. Hlodavci predovali vejce bez ohledu na barvu, zatímco ptačí predátoři signifikantně predovali vejce, která byla nápadná. Ovšem mezi jednotlivými habitaty byl i rozdíl u typu vajec, která byla predována vizuálními predátory. V lese měla nejnižší míru predace hnědá vejce pokrytá skvrnami, na neobdělané půdě vejce hnědá a vejce s hnědými skvrnami. Fakt, že v odlišných typech prostředí byla sledována predace i jinak zbarvených

vajec, vysvětluje rozdílnosti v homogenitě a heterogenitě osvětlení. V lese se vlivem vegetace vytváří prostředí, kde se střídají zastíněná a osvětlená místa, tomuto prostředí se zřejmě vzhledem nejlépe přizpůsobují skvrnitá vejce. Naopak v polním prostředí, kde je menší množstvím vegetace a vizuálně se nejeví toto prostředí jako členité, je nejdůležitější barva podkladu vejce a skvrny zřejmě nepřinášejí vyšší míru krypte než je samotné pozadí vejce (Castilla et al., 2007).

Lack (1958) teoretizoval, že variabilita v barevnosti vajec u zástupců čeledi Turdidae mohla vzniknout díky odlišným způsobům hnízdění jednotlivých druhů. Ve své studii zjistil, že druhy, které hnízdí v dutinách, snášejí častěji bílá vejce a beze skvrn, zatímco 80 % z druhů, jež mají svá hnízda exponována vůči světlu, snášejí červeně nebo hnědě vzorkovaná vejce. Kilnerová (2006) na základě komparativní analýzy podpořila Lackovu (1958) hypotézu, že bílá vejce jsou adaptací u vajec, které samice snášejí do uzavřených hnízd. Lack navrhuje, že bílá vejce jsou jasnější a tedy snáze rozpoznatelná v dutinách a jsou tak výhodnější k péči v takovýchto podmínkách. Hnědé zbarvení vajec je spojeno s ptáky, kteří si svá hnízda staví na zemi, současně se hnědé barvivo protoporfyrin objevuje ve skvrnách u druhů, které mají hnízda na stromech či keřích, ale miskovitěho charakteru, tedy otevřená (Kilnerová, 2006). Skvrny zde mohou zajišťovat vyšší míru krypte a tedy snižovat míru predace.

Druhy ptáků, které kladou vejce do dutin stromů, mají nejčastěji vejce bílá např. datel černý (*Dryocopus martinus*), strakapoud velký (*Dendrocopos major*), datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*). Skrytě svá vejce klade i moudivláček lužní (*Remiz pendulinus*), který si hnízda staví ve tvaru vaku zavěšeného na stromě či keři nebo také některé druhy z řádu *Coraciiformes* např. lednáček říční (*Alcedo atthis*) a vlha pestrá (*Merops apiaster*), kteří si svá hnízda hrabou v kolmých břehových stěnách. Příkladem, že barva vajec může být ovlivněna různými evolučními tlaky, které mohly působit v rámci evoluční historie daného druhu je brhlík lesní (*Sitta europaea*), jenž hnízdí v dutinách stromů a jehož vejce jsou obvykle pokryta hnědými skvrnami. Druhy z řádu *Charadriiformes* jako např. čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), sluka lesní (*Scolopax rusticola*), bekasina větší (*Gallinago media*) aj. mají nejčastěji vejce se základem zbarvení do různých odstínů hnědé a pokryté tmavými skvrnami (Walters, 2007). Jde o druhy, které si svá hnízda staví na

zemi, a které využívají suchých rostlinných zbytků jako konstrukčního materiálu pro stavbu hnízda. Tyto druhy hnízdí v otevřené krajině, kde mohou využívat jako mimetické zbarvení nejen krypsi peří, ale také kryptické zbarvení vlastních vajec, která se tak v případě odhalení stávají méně viditelná zraku predátora. Modrá vejce se s menší pravděpodobností objevují u ptáků hnízdících v dutinách, oproti tomu jsou častější u druhů, které mají hnízda otevřená a tedy vystavená potenciálním predátorům (Kilnerová, 2006).

Swynnerton (1916) považoval modré zbarvení vajec za projev aposematismu. Zbarvení skořápky by v tomto případě nemělo tedy zajistit splynutí s okolím, ale mělo by být právě co nejvíce nápadné predátorům a vyjádřit tak nepoživatelnost obsahu. Výzkumy, které se tímto tématem zabývaly, spočívaly v podávání uvařených různě barevných vajec lidem. Autoři teoretizovali, že barva by měla ovlivnit výslednou chuť (Swynnerton, 1916; Cott, 1948; 1952). Výsledky těchto experimentů však nebyly jednoznačné, a nelze z nich vyvozovat žádné důsledky vzhledem k subjektivnosti chuti. Samotná premisa těchto experimentů je v podstatě nesprávná, protože pokud hypotéza aposematismu platí, predátor by se výrazně zbarvenému vejci vyhnul a nekonzumoval ho. Ve své studii Kilnerová (2006) zjistila, že přibližně jen jedna čtvrtina ze zkoumaných druhů hnízdících v otevřených hnízdech měla modře zbarvená vejce, proto modré zbarvení nejspíš není hlavní adaptací pro hnízda, která jsou více viditelná.

Nenápadnost vajec je způsobena splynutím s jejich okolím, v nejužší blízkosti vajec je samotné hnízdo, proto je důležité, aby výsledný celek se zdál kryptickým. Souvislost mezi barvou vajec a hnízdem studovali např. Westmoreland & Kiltie (2010). V experimentu, kde využili výměnu vajec mezi hnízdy třech ptačích druhů vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*), vlhovce žlutohlavého (*Xanthocephalus xanthocephalus*), a kosa Brewereova (*Euphagus cyanocephalus*), sledovali, zda se bude lišit predace mezi jednotlivými snůškami. Předpokládali, že vejce umístěná ve svém hnízdě budou vykazovat vyšší míru kryptise ve spojení s přirozeným pozadím než vejce, která umístí do hnízd jiných druhů. Data vykazovala jistý trend u míry predace mezi druhy vlhovce žlutohlavý a kos Brewereův. V tomto případě byly porovnávány hnízda kosa Brewereova, v nichž byla umístěna původní vejce a vejce vlhovce žlutohlavého. Když byla vejce umístěna v hnízdech vlhovce

žlutohlavého, byla predace vyšší u vlhovce červenokřídlého než u vlhovce žlutohlavého, avšak výsledky nebyly signifikantní. Tyto výsledky by mohly naznačovat, že krypse vůči hnízdu by mohla být druhově specifická.

Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím predaci ptačích vajec je umístění hnízda, ve kterém se daná vejce nacházejí. Můžeme předpokládat, že lépe skrytá vejce budou podléhat menší predaci. Je ovšem důležité upozornit, že v případě predátorů, kteří využívají jiných než vizuálních stimulů k nalezení kořisti (např. čichové vjemy pro některé savce), by tento faktor nemusel hrát tak zcela jednoznačně pozitivní roli. Weidinger (2001) ve své studii zkoumal vliv predace na umělá hnízda s nabarvenými vejci a nenašel vliv zbarvení vajec na predaci. To není nijak překvapivé, protože jak umělá hnízda, tak nabarvená vejce jsou faktorem, který pravděpodobně do značné míry snižuje ekologickou validitu studie. V rámci své studie ovšem Weidinger také zjistil, že se zvyšujícím se ukrytím hnízda se míra predace snižuje. Rozložení predace, co se typů predátora týče, bylo relativně vyrovnané, pouze u jednoho ze sledovaných druhů se z devadesáti procent jednalo o hlodavce. Lloyd et al. (2000) naopak žádný vliv umístění hnízda, jeho skrytosti či komplexity na predaci nenašel, zkoumal ovšem, na rozdíl od Weidingera, pouze jeden ptačí druh (ovšem sledoval přirozeně se vyskytující vejce a hnízda).

Krypse hnízda by mohla být způsobena i heterogenitou v barvě a skvrnitosti vajec (Hockey 1982). V této studii byl zkoumán vliv kypse na míru predace u snůšek ústříčnicka jihoafrického (*Haematopus moquini*). Tento druh klade dvě vejce, která se liší ve vzorci skvrnitosti skořápky. Hockey (1982) navrhuje, že vyšší variabilita vajec v rámci jedné snůšky by mohla mít pozitivní vliv na výslednou komplexní nenápadnost hnízda, které pak je menší měrou detekováno predátory. Tuto hypotézu zkoumal také Lloyd et al. (2000) u druhu stepokura jihoafrického (*Pterocles namaqua*). V této studii nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi jednotlivými snůškami ve faktoru barevnosti a intenzitě pigmentace, avšak významný vliv na přežití hnízda měla diverzita vzorkování jednotlivých vajec v rámci jedné snůšky. Výsledek této studie tedy poskytuje důkazy pro Hockeyho teorii, tedy, že uniformita vajec je pro snůšku detrimentální (zvyšuje se s ní riziko predace). Alternativní vysvětlení navrhuje Verbeek (1990), který u vrány severozápadní (*Corvus caurinus*) pozoroval vyšší predaci ve snůšce u vajec, která

byla bledší, tato vejce byla často kladena jako poslední. Verbeek teoretizoval, že poslední vejce by mohlo být obětováno pro zbytek snůšky, vzhledem k tomu, že tento druh byl predován jinými vránami, které ukořistily právě jedno vejce. Mláďata, která by se vyklubala z takto odlišných vajec, která bývají často menší, jsou podvyživená a mají tedy nižší šanci na přežití. V tomto případě by se mohlo jednat o trade-off, díky kterému slabší jedinci nebudou brát potravu a péči rodičů zdatnějším jedincům a ve výsledku tak zvýší inkluzivní fitness rodičů. Ve 12ti ze 17ti sledovaných snůšek právě toto bledší vejce zmizelo. Verbeekova pozorování ovšem zahrnovala velmi malý počet hnízd a jeho hypotéza nebyla dalšími studii podpořena, mohla by tedy platit pouze v případě specifického druhu, u něhož je predováno jen jedno vejce. Druh, který sledoval Verbeek (vrána severozápadní) tyto podmínky splňuje, avšak pro většinu predátorů platí, že v případě, že dojde k detekci snůšky, je obvykle ukořistěno více vajec nebo zničena celá snůška. Variabilita zbarvení nemusí být nutně adaptivní, odlišnost posledního vejce může být důsledkem vyčerpání pigmentové žlázy při dokončování snůšky (Nice, 1937 ex Kilner, 2006). Dalším návrhem, který by mohl vysvětlovat, proč jsou poslední vejce méně pigmentovaná, je, že při začátku kladení je hnízdo častěji bez dozoru rodičů a tedy zranitelnější vůči predaci. Benefitem významnějšího ukládání pigmentu do prvních vajec může být jejich zvýšená kryse, v případě ucelení snůšky (naklazení posledního vejce) si samice může dovolit ukládat do skořápky méně pigmentu, protože v tuto chvíli již snůšku intenzivněji inkubuje (Ruxton et al., 2001). Tato studie však není v souladu s některými pozorováními, která ukázala, že aktivita samice na hnízdě může zvýšit pravděpodobnost, predace snůšky (např. Brennan 2010).

2.3 Signální funkce

Současné experimenty se zabývají hypotézou, zda variabilita barvy vajec souvisí s kvalitou samice. Některé studie naznačují, že modrozelená vejce by mohla vypovídat o kvalitě samice popřípadě genetické kvalitě mláďat a fungovat tak jako signál samice samci, který by se po vizuálním zhodnocení rozhodl, jakou měrou bude investovat do potomstva (Moreno & Osorno, 2003). Pigment biliverdin, zodpovědný za modrozelené zbarvení vajec je považován za antioxidant (Kaur et

al., 2003) a mohl by tak vypovídat o antioxidační kapacitě samice a tedy nepřímo by odrazil její zdravotní stav. Samec by se tak dozvěděl o kondici budoucích mláďat vzhledem k tomu, že kvalita samice se promítá i do zdravotního stavu potomstva (Moreno & Osorno, 2003). Na základě této teorie by se samci starali vyšší měrou spíše o potomstvo, které pochází ze sytě modrých vajec, tedy vajec, do nichž byla uložena vysoká míra pigmentu biliverdinu. Výsledky dosavadních studií naznačují, že sytější pigmentovaná vejce vypovídají o vyšší imunitní kapacitě mláďat a celkově jejich lepší kondici (Navarro et al. 2011). Předpokladem existence funkce barvy vajec jako sexuálně selektovaného signálu, který určuje následnou míru péče samce, je samozřejmě přítomnost biparentální péče u daného druhu. Při kladení vajec samice ukládá do skořápky pouze tolik biliverdinu, aby množství snížených antioxidantů v jejím těle nevyvolalo negativní důsledky. Z toho plyne, že pouze samice ve velmi dobrém zdravotním stavu jsou schopny ukládat vysoké množství pigmentu do skořápky a mají tedy výrazně modrá vejce (Moreno & Osorno, 2003; Morales et al., 2008; Hanley et al., 2008). Kilnerová (2006) však navrhuje hypotézu, že naopak samci by mohli uvážít dobrý zdravotní stav samice a neinvestovat takovou měrou do mláďat, protože samice by v takovém případě byla schopná vyvést mláďata sama a oni by tedy nemuseli vynakládat takové množství energie v péči o potomstvo. Kilnerová navrhuje, že samice by se měla snažit skrýt svou fenotypickou kvalitu, aby tím podpořila intenzivnější péči samce. Dosud však nebyla navržena odpovídající hypotéza, která by teorii Kilnerové testovala. Naopak existují výzkumy, které dokládají, že hladina biliverdinu může souviset s imunitním stavem samice. Sieffermann et al. (2006), Moreno et al. (2005) a López de Hierro & De Neve (2010) ve své studii doložili pozitivní souvislost mezi zdravotním stavem samice a mírou sytosti zbarvení vajec. Tyto studie se však rozcházejí ve výsledcích, které se týkají věku samice. Sieferman et al. (2006) dospěli k závěru, že starší samice salašníka modrého (*Sialis sialis*), snášejí více pigmentovaná vejce, zatímco Moreno et al. (2005) u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) zjistili, že starší samice snášely méně intenzivně zbarvená vejce. K obdobným výsledkům jako Moreno et al. (2005) dospěli také López de Hierro & De Neve (2010) u vrabce domácího (*Passer domesticus*). Tento druh klade vejce s modrým podkladem a hnědými skvrnami. Biliverdinová pigmentace klesala ve skořápce s věkem samice, zatímco protoporfyrinové skvrny s věkem samice spojeny nebyly.

Barva vaječné skořápky může také indikovat kvalitu vejce (Morales et al., 2006). Během vývoje vejce v těle matky se ukládá do žloutku velké množství prospěšných látek (živiny, hormony, protilátky). Tyto látky jsou důležité pro správný vývoj, růst a zdraví mláďat (Surai et al. 2001a). Morales et al. (2006) zjistili, že modrozelené zbarvení vajec je spojeno s koncentrací imunoglobulinů ve vaječném žloutku lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Pozitivní vztah mezi koncentrací modrozeleného barviva (biliverdinu) a vitamínu E a také hydroxykarotenoidů (luteinu a zeaxanthinu), obsažených ve žloutku špačka černého (*Sturnus unicolor*) našli Navarro et al. (2011). Souvislost mezi karotenoidy a biliverdinem byla také nalezena u vajec kukačky obecné (*Cuculus canorus*) a rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) (Hargitai et al. 2010).

Existuje pouze několik studií, které poskytují důkazy naznačující správnost teorie, že o sytější pigmentovaná vejce se samci starají více nežli o vejce, která jsou jasnější. Jednu ze studií naznačujících správnost výše zmíněné hypotézy předložili Soler et al. (2008), v rámci experimentu, při němž byla do hnízd špačka černého (*Sturnus unicolor*) umístěna umělá vejce s různými odstíny modrozelené barvy (modrozelená barva vajec je typická pro tento druh). Hnízda, ve kterých se původně nacházela vejce tmavší, byla samci navštěvována častěji za účelem krmení mláďat, než hnízda, v nichž se nacházela původně umělá vejce světlejšího zbarvení. U lejska černohlavého Moreno et al. (2006b) využili prohození snůšek, se stejným časem snášení, mezi jednotlivými samicemi, aby mohli odstranit efekt samice jako možný vliv na zvýšenou péči samce. V případě sytějších snůšek se samci o mláďata starali s větší intenzitou než o mláďata, která pocházela ze snůšek světlejších. Konzistentní závěry jsou i u drozdce černohlavého (*Dumetella carolinensis*). V této etologické studii bylo zjištěno, že biliverdin je prediktorem míry péče samců tohoto druhu o mláďata (Hanley et al., 2008). Závěr, že zvýšené ukládání biliverdinu ovlivní míru paternální péče, nemusí platit pro všechny druhy kladoucí modrá nebo modrozelená vejce. Například ve studiích, které uskutečnili Krist & Grim (2007) a López-Rull et al. (2007) nebyl prokázán signifikantní efekt biliverdinu na míru péče samců. Krist & Grim (2007) uskutečnili experiment se snůškami lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). Snůšky vyměnili mezi jednotlivými samicemi, protože zvýšená péče samce by nemusela být nutně ovlivněna zbarvením vajec, ale specificitou jednotlivé samice nebo teritoria. V této studii se prokázala pozitivní korelace kvality samice s

intenzitou modrozeleného zbarvení, ale neprokázal se rozdíl v otcovské péči mezi snůškami s různou intenzitou zbarvení. Signální funkce vajec zde nebyla podpořena na rozdíl od studie Moreno et al. (2006b), kde byl zkoumán příbuzný druh lejsek černohlavý.

Sexuální selekce pro barvu vajec se pojí převážně s obsahem biliverdinu ve skořápce, ale existuje i několik studií, které testovaly souvislost mezi protoporfyrinovým pigmentem, kvalitou samice a péčí samce o potomstvo. Protoporfyrin by mohl být teoreticky nositelem sexuálně selektovaného signálu pro jeho vztah k úrovni antioxidantů v těle samice (Moreno & Osorno, 2003). Ukládání většího množství protoporfyrinu do skořápky je pro samice nákladné hlavně proto, že jeho přítomnost v těle samice zvyšuje aktivaci antioxidantních mechanismů (Vanore & Batlle, 1999). Jsou-li nakladená vejce bohatá na protoporfyrin, znamená to, že samice je schopná se dobře vypořádat s oxidativním stresem a ještě „plýtvat“ svojí antioxidantní kapacitou (Moreno & Osorno, 2003). Moreno & Osorno (2003) naznačují, že protoporfyrin může fungovat jako signál, který má prezentovat zdatnost samice v rámci tzv. teorie handicapu (Zahavi, 1975). Martínez de la Puente et al. (2007) ve své studii zjistili, že horší zdravotní stav samice sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) je negativně spojen s procentem protoporfyrinových skvrn a sytostí barvy vajec. Samice, které kladly vejce více pokryté protoporfyrinovými skvrnami, měly vyšší koncentrace stresového hormonu v krvi než samice, které kladly vejce s nižším počtem skvrn. K opačným výsledkům však došli u stejného druhu Sanz & Garcia-Navas (2009). Samice, které byly v lepší kondici, snášely naopak sytější pigmentovaná vejce. Úspěšnost vylíhnutí mláďat byla pozitivně spojena s tmavostí a celkovým pokryvem protoporfyrinových skvrn. Protoporfyrinové skvrny také měly signifikantní vliv na míru péče samce o mláďata. Tloušťka skořápky vzrůstala s rozšířením skvrn a sytostí barvy vajec. Tyto korelace naznačují, že kromě stavu samice odráží pigmentace i stav samotného vejce. Protože vzrůstající skvrnitost skořápky měla vliv jak na pevnost a tloušťku vejce, tak na míru se kterou se o mláďata starali samci, jedná se o ukázkou slučitelnosti strukturální a signální teorie vaječné pigmentace (výsledky ohledně tloušťky skořápky jsou však v diskusi Sanz & Garcia-Navas (2009) popisovány nekonzistentně, proto je snížena jejich validita). Signální funkci ve spojitosti s protoporfyrinovým pigmentem zkoumali také Walters & Getty (2010). V této

studii použili výměnu snůšek se stejným časem kladení mezi jednotlivými samicemi střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*) a analyzovali, zda nějakou měrou barva vajec ovlivňuje parentální péči. Mláďata, která se vylíhla ze světlejších vajec (s nižším obsahem protoporfyrinu), byla krmena s větší intenzitou jejich náhradní matkou, ale nikoli otcem. Tato studie ovšem neprokázala signifikantní souvislost mezi zdravotním stavem samice a barevností vajec. Žádné důkazy pro signální funkci protoporfyrinového pigmentu nenašli také Bulla et al. (2012) ve studii, která vztah barvy vajec a péče samce zkoumala u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*).

Zbarvení vajec nemusí reflektovat jen genetické vlastnosti samice, ale může také být odrazem momentálního stavu, který by mohl být ovlivněn nutričními podmínkami v daném období či prostředí (Reynolds et al., 2009; Morales et al., 2011). Moreno et al. (2006a) zaznamenali nárůst přítomnosti modrozeleného zbarvení ve skořápce lejska černohlavého, když zvýšili přísun potravy. V experimentu, který provedli Morales et al. (2011), byly přidávány samicím v potravě karotenoidy, což mělo za následek sytější zbarvení druhého sneseného vejce ve snůšce. Naopak Dearborn et al. (2012) nezjistili výrazný vliv výživy na variaci ve zbarvení skořápky u domestikovaných slepic plemene Aracauna. V experimentu zjistili, že na variabilitu mezi snůškami má výrazný vliv kvalita jednotlivých samic nikoli nutriční podmínky. Snůšky, které byly sneseny jednou samicí, byly uniformní. Idiosynkratické zbarvení vajec jednotlivých samic, navíc opakované v po sobě jdoucích snůškách, je stav, který lze očekávat, pokud je pigmentu ve skořápce využíváno samci jako rozpoznatelného signálu od konkrétní samice, popisující její vlastní kvality.

Dosavadní studie se však ve většině případů zabývaly vnitřními, popřípadě environmentálními faktory ovlivňující barvu vajec a nezkoumaly vzájemné působení těchto faktorů. Působení genetické výbavy matky a nutričních podmínek prostředí může být synergické či jeden faktor může překrývat efekt jiného faktoru a je tedy nutné na základě pozorování a následné statistické analýzy určit, jakou měrou má, který faktor vliv (Dearborn et al., 2012).

Reynolds et al. (2009) ve svém článku podotýkají, že přestože pigmentace vejce může určitě být spojena se zdravím samice a aspekty kvality vejce, ještě to zároveň nemusí znamenat, že je využívána jako signál tohoto stavu pro samce a

zvláště u druhů hnízdících v dutinách. Ve studiích zabývajících se signální funkcí pigmentace vaječné skořápky se právě často objevují druhy, které mají svá hnízda skrytá (např. lejsek černohlavý, Moreno et al., 2004; 2006b; špaček černý, López-Rull et al., 2007; lejsek černohlavý, Morales et al. 2008; salašník modrý, Siefferman et al. 2006), v takovém případě by se mohlo jednat o hůře rozpoznatelný znak než např. barva peří.

2.4 Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus je specifická životní strategie některých druhů ptáků, kteří nevyvalozí energii ve stavění hnízda a v péči o mláďata a své potenciální náklady rodičovské péče přesunou na svého hostitele. Svá vejce snášejí hnízdní parazité do hnízd členů jejich vlastního druhu anebo do hnízd ostatních ptačích druhů (Davies, 2000). Intraspecifický hnízdní parazitismus byl dosud zjištěn u 234 druhů (2,4 %) ptáků, nejčastější je u těchto řádů: vrubozobí (*Anseriformes*) (74 druhů), pěvci (*Passeriformes*) (66 druhů), hrabaví (*Galliformes*) (32 druhů), dlouhokřídlí (*Charadriiformes*) (19 druhů) (Yom-Tov, 2001). Naproti tomu interspecifický hnízdní parazitismus se objevuje méně často. Tato životní strategie se vyskytuje asi u 1 % druhů a to u řádů: vrubozobí (*Anseriformes*), kukačky (*Cuculiformes*), šplhavci (*Piciformes*) a pěvci (*Passeriformes*) (Davies, 2000). Mezi nejprozkoumanější mezidruhové hnízdní parazity patří kukačka obecná (*Cuculus canorus*), která parazituje přibližně 100 evropských druhů pěvců, ale jen u 11 bylo zjištěno, že jsou parazitovány pravidelně. Mezi nejčastější hostitele kukačky v Evropě patří rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*), linduška luční (*Anthus pratensis*), pěvuška modrá (*Prunella modularis*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a konipas bílý (*Motacilla alba*) (Moksnes & Roskaft, 1995). Vejce kukačky obecné jsou velmi variabilní v barvě i kresbě. Kukačka klade širokou škálu typů vajec (Příloha 2) od světlých odstínů šedé přes hnědou až po výrazně modrozeleně zbarvená vejce, která jsou různou měrou podobná vejcím hostitelovým (Davies, 2000). V Evropě se nachází celkem 15 různých variant kukaččích vajec (Moksnes & Roskaft, 1995). Jednotliví jedinci kladou vejce pouze určitého typu, která jsou mimetická k hostitelovým vejcím, proto se specializují na určitého hostitele a nekladou do snůšek různých druhů (Cherry et al., 2007).

Základní obranou nedobrovolných hostitelů je v případě rozpoznání cizího vejce odmítnutí těchto vajec odstraněním z hnízda. Některé druhy opustí celou snůšku, čímž se připraví o všechnu potenciální fitness, která z ní vyplývá. Primárním předpokladem pro odmítnutí vetřeleckého vejce je schopnost vizuálního odlišení vajec vlastní snůšky od nakladeného cizího přírůstku (Davies, 2000). Jako běžné vysvětlení proč kukačka vyhadzuje ihned po vylíhnutí hostitelova vejce, se uvádí, že v případě vylíhnutí i ostatních vajec by kukačka měla nižší možnosti na přežití vzhledem k potravní konkurenci. Argumentem stojícím však proti této teorii je, že v některých případech z parazitovaného hnízda byli vyvedeni vedle kukačky také hostitelovi potomci (Grim, 2010). Dalším příkladem parazitických druhů, jejichž mláďata vyrůstají vedle hostitelových mláďat, jsou některé zebříčky (*Vindua*) (Davies, 2000). Také Kilnerová (2004) pozorovala, že parazitující vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) vyrůstá vedle hostitelových mláďat a tento jev vysvětluje tím, že v případě většího počtu mláďat dojde ke zvýšení frekvence krmení. Vlhovec hnědohlavý by na základě vyšší míry vokálních projevů a vyšší dravosti získával více potravy a využíval by tak přítomnost dalších mláďat. Ať už přežijí mláďata hostitele či nikoli, pro hostitele to vždy nese negativní důsledky, neboť s rostoucí frekvencí krmení v případě více mláďat více vydává svoji energii, a v případě, že parazitické mládě vytlačí ostatní vejce z hnízda, je ztráta fitness mnohdy pro hnízdní sezonu nenahraditelná (znovu nezahnízdí).

Aby se potenciální hostitelé mohli proti využívání jejich rodičovských schopností hnízdními parazity bránit, vyvinuly se u nich příslušné behaviorální strategie, sensorické schopnosti a vlivem pomyslného zápasu s hnízdními parazity mohly být pozměněny některé aspekty jejich fyziologie (Davies & Brooke, 1989b). Jedním ze způsobů, jimiž se hostitelé mohou bránit inkubování parazitických vajec, je tedy snížení vnitrosnůškové variace v barevnosti a vzhledu vajec a tím zvýšení šance pro rozpoznání odlišného parazitického vejce (Lahti, 2005). Alternativu představuje zlepšení diskriminačních schopností hostitele (Moskát et al., 2008). Jedná se ovšem o alternativu nevylučující předchozí řešení, protože v rámci evolučních závodů ve zbrojení je postupně potřeba jak zlepšovat vlastní citlivost na rozdíly ve vlastních a parazitických vejcích, tak zvyšovat objektivní odlišnost od nich, protože lze očekávat, že v průběhu evoluce budou favorizováni parazité s těžce odlišitelnými vejci. Otázkou je jaké znaky slouží k rozeznávání vajec jejich rodiči.

Nabízí se jak odstín základní barvy vejce, tak např. hustota či komplexita skvrn na jeho povrchu. Moskát et al. (2008) se tímto problémem zabývali ve své studii, v níž do hnízd rákosníka velkého vkládali vejce, u nichž manipulovali hustotu pokrytí pigmentovými skvrnami, barvu pozadí a sledovali následnou míru odmítnutí vajec. Rákosníci často odmítali vejce lišící se od jejich vlastních vajec a jen malou a statisticky neprůkaznou roli přitom hrála hustota protoporfyrinových skvrn. Ovšem ve chvíli, kdy tato hustota byla absolutní, tj. vejce bylo zcela pokryto tmavě hnědou barvou, zvýšila se míra odmítnutí experimentálních vajec na 100 %. Závěr, že pro rákosníka je určující základní barva pozadí vajec při rozeznávání vlastních a parazitických vajec je zřejmě zjednodušující. Protože při eliminaci pigmentového vzorkování došlo k tak jednoznačnému nárůstu rozpoznání cizích vajec, je možné, že právě přítomnost skvrn patří k důležitým rozpoznávacím znakům.

Dalším problémem je otázka, zda existuje jakési kritické či senzitivní období, v rámci něhož dochází k upevnění vzhledu vlastních vajec v paměti hostitele. Pro parazita by bylo potom velmi výhodné snést vlastní vejce v tomto období a tak narušit tento obranný mechanismus tím, že svoje vlastní vejce zahrnou do zapamatovaného obrazu vlastní snůšky hostitele. Někteří autoři navrhují, že tímto kritickým či senzitivním obdobím by mohla být přímo doba snášení a pro parazity by tím pádem bylo nejvýhodnější načasovat vlastní období snášení konkurentně se svými hostiteli (Hauber et al., 2004). Davies & Brooke (1989b) zjistili, že druhy pěvců, kteří jsou parazitováni kukačkou, ve více než polovině případů odmítnou cize vypadající vejce, ale tato jejich schopnost rozpoznat parazita se nevztahuje na již vylíhlá mláďata, jež nebyla odmítána prakticky vůbec. Pokud se tedy kukačce podaří přežít v hostitelově hnízdě přes stadium vejce, existuje malá pravděpodobnost, že se jí hostitel zbaví a neponese tak náklady na vlastním zdraví a fitness.

Hostitel by se měl snažit klást taková vejce, aby byl schopen je rozpoznat od těch parazitujících a ty vejce, jenž do jeho hnízda nepatří, odstranit (Kilnerová, 2006). Navzdory tomuto předpokládanému evolučnímu závodu ve zbrojení mezi hostitelem a parazitem existují některé studie, které zjistily podobnost ve zbarvení skořápky u druhů, jenž jsou parazitovány a u druhů, které nepřišly do kontaktu s hnízdními parazity. Vajíčka britské populace konipasa bílého (*Motacilla alba*), který

je parazitován kukačkou obecnou, se shodují ve skvrnitosti s islandskou populací, přičemž islandská populace během své evoluční historie nepřišla do styku s kukačkou (Davies & Brooke, 1989b). Podobnost ve vzorcích skvrnitosti se objevuje i u dvou oddělených populací rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), u kterého je maďarská populace parazitována kukačkou a řecká populace není (Moskát et al., 2002). Davies & Brooke (1989b) zjistili, že se od sebe neliší ve variaci zbarvení a pokrytí povrchovými pigmentovými skvrnami vejce druhů pěvců (linduška luční; konipas bílý; lejsek šedý, *Muscicapa striata*; strnad rákosní, *Emberiza schoeniclus*; pěnkava obecná, *Fringilla coelebs*; kos černý, *Turdus merula*; rákosník obecný), kteří ve své evoluční historii byli parazitováni kukačkou a těch druhů pěvců (zvonek zelený, *Carduelis chloris*; konopka obecná, *Carduelis cannabina*; hýl obecný, *Pyrrhula pyrrhula*; sýkora koňadra, *Parus major*), v jejichž evoluční historii pravděpodobně k interakci s kukačkou nedošlo. Pravděpodobnost styku s kukačkou během vývoje daných druhů byla experimentálně odhadnuta přidáním cizích vajec ke snůšce a následným pozorováním míry odmítnutí tohoto vetřeleckého vejce. U těch druhů, u nichž došlo k odmítnutí nevlastního vejce ve více než 50 % případů, byla předpokládána dlouhodobější koevoluční interakce s parazitující kukačkou. Na druhou stranu, druhy pěvců, u nichž míra odmítnutí byla nižší než 50 % (většinou se blížila nule), byly považovány za druhy hnízdním parazitismem netknuté. Jednou z možných výtek k této studii je způsob, kterým byla získána data pro porovnání barevnosti a vzorkování parazitovaných a neparazitovaných druhů. Fotografie snůšek těchto druhů byly poskytnuty k posouzení nezávislými hodnotiteli. Tato metodika může být náchylná k subjektivnímu zkreslení. Tuto nevýhodu se Davies & Brooke (1989b) snažili vyvážit použitím jednak více fotografií snůšek jednoho druhu a také porovnáním stejných fotografií několika nezávislými pozorovateli. Je samozřejmě otázkou, jestli technika konce osmdesátých let umožňovala jiné řešení. Totožnou studii provedli Avilés & Moller (2003) u oddělených populací (populace na Islandu a Faerských ostrovech versus britská populace) lindušky luční za použití modernějšího vybavení. Měřením reflektance spektrofotometrem zjistili, že působení parazitických tlaků v historii na populaci vedlo ke snížení variace snůšky v relativním množství ultrafialové reflektance. K podobným závěrům došel i Lahti (2005), který studoval populaci snovače zahradního (*Ploceus cucullatus*) v Hispaniole, která byla založená

jedinci, pocházejícími z africké populace. Zjistili, že kukačky, na něž již přes 200 let nepůsobí parazitické tlaky, snášejí více variabilní vejce v rámci jedné snůšky v barvě a skvrnitosti než jejich příbuzná populace, která je stále parazitována kukačkou (*Chrysococcyx caprius*). Podobný trend našel i u populace na Mauriciu, která se oddělila od parazitované africké populace před přibližně 100 lety, zde však diverzifikace v barvě a skvrnitosti nebyly tak výrazné jako u předchozí populace. Se vzrůstající variabilitou v rámci snůšky klesá variabilita mezisnůšková a naopak (Lahti, 2005). Tyto studie naznačují, že uniformita snůšky by mohla vést ke snazšímu zapamatování vzorce vlastních vajec pro samici, a k následné identifikaci parazitického vejce.

Dalším důležitým aspektem může být, že podobnost vajec se nemusela vyvinout jako mimetická odpověď na odmítání cizích vajec hostiteli, ale může být konvergentním znakem (Harrison, 1968; Mason & Rothstein 1987), který je specifický pro určitý typ prostředí a slouží jako kryptické zbarvení před podobnými typy predátorů (Grim, 2005).

2.5 Možný vliv pigmentace na ptačí embryonální vývoj

2.5.1 Vliv vztahu světelných podmínek a pigmentace na vývoj embrya

Fyzikálně-chemické vlastnosti biliverdinu a protoporfyrinu mohou adaptivně ovlivnit nejen přežití vejce (kryptickou ochranou před predátory) a zdraví mláďete po vylíhnutí (intenzitou rodičovské péče), ale i embryonální vývoj ptáčete před vylíhnutím. Důležitým faktorem působícím na embryo uvnitř vejce, jehož intenzita působení se může měnit v závislosti na koncentraci a rozmístění barevných pigmentů ve skořápce, je světlo. Vliv světla na embryonální vývoj je významný i ve chvíli, kdy teplota zůstává neměnná, jak se ukázalo při výzkumu drůbežích vajec (Shafey, 2005). Pigmentace, která odráží záření v ultrafialovém pásmu spektra, slouží i jako obrana embrya před zvýšenou mírou interakce s tímto mutagenním zářením, především UV-beta paprsky, jak zjistil Shafey (2004) při zkoumání slepičích vajec.

Kromě ochranné funkce, může koncentrace biliverdinu a protoporfyrinu také zabraňovat či usnadňovat některé fotoakcelerační procesy urychlující vývoj embrya. Jak se ukázalo, v podmínkách, v nichž je omezený přísun světla, snášejí samice

relativně světlejší vejce , jež umožňují, aby vývoj embrya byl zrychlen díky přístupu světla (Arendt, 2004, Avilés et al., 2007). Blokování či zpřístupnění světelného záření různými koncentracemi a rozmístěním pigmentu může například ovlivňovat nervovou soustavu mláděte a tak měnit behaviorální vzorce po vyklubání (Daisley, 2009).

Zajímavou hypotézou je možná role pigmentů při vytváření cirkadiálních rytmů mláděte. Zatímco savčí mládě vyvíjející se v těle matky je v přímém spojení s hladinami melatoninu matky (který cirkadiální rytmy řídí) a umožňuje tak „nastavení“ biologických rytmů mláděte, u ptáků dochází k vývoji mimo tělo samice a vytváření cirkadiálních rytmů tedy probíhá za zcela jiných podmínek. Opět zde bude zřejmě hrát velkou roli míra kontaktu se světlem a pravidelné střídání jeho intenzity. Pro synchronizaci biologických hodin mláděte je tedy nutné, aby pigmentace vejce nezabraňovala zcela kontaktu embrya se světlem. Zároveň pigmentace může usměrňovat tento tok světla tím, že je propustná jen pro žádoucí vlnové délky (Maurer & Cassey, 2011). Csernus a Mess (2003) při svých in vitro pokusech zjistili, že buňky zodpovědné za produkci melatoninu nejvíce reagují na světlo dlouhých vlnových délek. Usměrnění intenzity interakce embrya se světlem může také být důležité v rámci antimikrobiální ochrany vejce.

Celkově se dá říct, že tyto hypotézy zastřešuje myšlenka, že vaječná pigmentace je velmi výrazným faktorem při kontrole světelných vlivů na embryonální vývoj.

2.5.2 Termoregulace

Dřívější experimentální studie zjistily, že barva vajec vedle výhod krypte může přinášet i rizika v podobě zvýšení teploty, která vede k přehřátí embrya. Tyto studie zjistily, že teplota žloutku je o několik stupňů vyšší u barevných vajec než u vajec bílých (Montevecchi, 1976, Bertram & Burger, 1981). V těchto experimentech však byla použita vejce namalovaná a jako kontrola byla využita vejce přirozeně bílá. Právě barviva, která byla použita na přizpůsobení vzhledu vejce přirozené barvě, mohla způsobit přehřátí vajíčka, vzhledem k tomu, že by mohlo dojít k zanesení pórů, které se vyskytují na povrchu vejce a nemohlo tak docházet k výměně plynů mezi vnitřním obsahem vejce a okolím. Bakken et al. (1978) zjistili,

že pigmenty, které jsou na povrchu vejce, odrážejí více než 90 % dopadajícího infračerveného světla. Právě infračervená část světla tvoří více než polovinu ze slunečního záření. Pigmenty by tedy dle tohoto výzkumu měly zabránit přehřívání embrya. Lahti (2008) podporuje termoregulační hypotézu svým výzkumem, ve kterém zjistil, že populace snovače zahradního (*Ploceus cucullatus*) hnízdící na místech, kde je větší intenzita dopadajících paprsků, snáší sytější modrá vejce. Tento efekt byl ovšem nalezen pouze u populací snovače na ostrovech Hispaniola a Mauricius kam se tento druh dostal relativně nedávno, nikoli u původních populací žijících na kontinentální Africe. Lahti hypotetizuje, že adaptace vajec snovačů na sluneční záření je u afrických populací omezována vlivem protiadaptace na hnízdní parazitismus. Jestliže přítomnost hnízdního parazita s mimetickým vejcem způsobuje diverzifikaci v barvě snůšek jednotlivých samic, pak může být teoreticky zabráněno plnému projevu adaptace na sluneční záření ve formě sytě modrozeleného zbarvení skořápky. Ve prospěch této teorie mluví fakt, že jak Lahti zjistil u populací, které byly introdukovány do oblastí, kde se nevyskytují hnízdní parazité, se signifikantně zvyšuje sytost modrozeleného zbarvení u vajec snovačů. Nicméně v této studii nebylo provedeno měření teploty obsahu vajec, a tato teorie tedy nebyla dostatečně empiricky ověřena. Westomeraland (2007) neprokázal žádný vliv přítomnosti barviv na změnu teploty embrya. V experimentu celkem využil 18 trojic vajec třech druhů (vlhovec pospolitý, *Euphagous cyanocephalus*; vlhovec žlutohlavý, *Xanthocephalus xanthocephalus*; vlhovec červenokřídý, *Agelaius phoeniceus*). Vejce jednotlivých druhů se lišila v barvě i vzorkování. Při umístění na přímé sluneční světlo nezjistili žádný rozdíl v teplotě vnitřní části vejce. Vejce, která byla umístěna na přímém slunci, měla v kratším čase vysokou teplotu oproti vejcům umístěným ve stínu. Nepřítomnost embrya mohla ovlivnit výsledek, protože při jeho nepřítomnosti by nemuselo docházet k výměně plynů mezi obsahem vejce a okolím a tím by docházelo k přehřívání vnitřní části. Na základě provedených fylogenetických studií zabývajících se typem vajec v souvislosti s místem hnízdění (Lack, 1958; Kilnerová, 2006), bychom mohli usuzovat, že barva vajec se u ptáků, kteří hnízdí v otevřených hnízdech, mohla vyvinout jako ochrana před infračerveným světlem. Ptáci hnízdící v dutinách by tedy mohli mít světlá vejce z důvodu nepotřebnosti ochrany před dopadajícím světlem.

2.5.3 Strukturální funkce

Jako adaptivní funkce skvrnitosti vajec byly mnoha vědci navrhovány krypte a mimetické zbarvení parazitických vajec. Je však velké množství druhů, které nejsou parazitovány a nejsou tak často vystaveny predaci vizuálními predátory, protože hnízdí v dutinách (např. čeled' Paridae, Higham & Gosler 2006). Přítomnost protoporfyrinového barviva, které způsobuje skvrnitost skořápky, by mohla souviset s tloušťkou skořápky (Gosler et al., 2005; Bulla et al., 2012). Naopak u biliverdinu se pozitivní či negativní vztah mezi tloušťkou skořápky a obsahem barviva neprokázal např. u krahujce obecného (*Accipiter nisus*, Jagannath et al., 2008) a u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*, Hargitai et al., 2011). Vaječná skořápka má pevnou strukturu, která je tvořena z 95 % z kalcitu (krystalická forma uhličitanu vápenatého), dalšími složkami skořápky jsou proteiny, glykoproteiny a proteinoglykany (Nys et al., 1999). Vaječná skořápka má dvě hlavní funkce, vedle poskytování ochrany plodu (Ar et al., 1979) slouží také jako zdroj vápníku pro kosterní vývoj (Packard & Packard, 1984). Solomon (1987) navrhla hypotézu, že protoporfyrin by mohl zesilovat strukturu skořápky v případě, že v těle samice je nízký obsah vápníku. Tato hypotéza předpokládá, že mechanismus ukládání vápníku a protoporfyrinu je ve skořápkové žláze stejný a tedy v případě, že vápník chybí, je nahrazen ve skořápce protoporfyrinovým pigmentem. V případě nedostatku vápníku ve skořápce může dojít k nižšímu počtu vylíhnutých mláďat v důsledku tenké skořápky, která vejce nedostatečně chrání před mechanickým poškozením, nebo může být příčinou rozsáhlé ztráty vody nedostatečnou ochranou před slunečními paprsky (Graveland et al., 1994). Bakken et al. (1978) hypotetizuje, že protoporfyrin by mohl ochlazovat vejce, vzhledem k tomu, že reflektuje infračervené záření. K výměně plynů mezi embryem a okolím dochází přes póry, které jsou umístěny po celém povrchu vejce (Ar & Rahn, 1985). Ar & Rahn (1985) uvádí, že v případě tenčí skořápky může dojít k rychlejšímu úniku vodní páry z vejce a dojít až k úhynu embrya. Aby byla samice schopná naklást celou snůšku vajíček, musí vyhledávat potravu více bohatou na vápník než mimo hnízdní sezonu. Přístupnost potravy bohaté na vápník se může lišit během hnízdní sezony a tloušťka skořápky může tedy kolísat na základě dostupnosti zdrojů (Bureš & Weidinger 2003).

Lopez de Hierro & De Neve (2010) ve své studii zjistili, že ke konci hnízdní sezony samice vrabce domácího (*Passer domesticus*) klade vejce pokrytá tmavšími skvrnami. Naznačují, že do skořápky je ukládána vyšší míra protoporfyrinu, protože ke konci kladení může dojít k úbytku vápníku v těle samice. Gosler et al. (2005; 2011) zjistili souvislost mezi protoporfyrinovými skvrnami a tloušťkou skořápky u sýkory koňadry (*Parus major*). V místech, kde byly rozptýleny skvrny, byla skořápka tenčí než v místech beze skvrn, a navíc místa, která byla tmavší (silně pigmentovaná) vykazovala větší tenkost. Autoři uvádějí, že našli podporu pro strukturální hypotézu, tedy, že protoporfyrin je ukládán do skořápky v místech, kde není vápník. K podobným výsledkům dospěli také Bulla et al. (2012) u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Gosler et al. (2011) navíc zjistili, že v místech, kde byla protoporfyrinová skvrna, vykazovala skořápka větší tvrdost než v místech beze skvrn. Sanz & Garcia-Navas (2009) však dospěli k opačným výsledkům. Tloušťka skořápky u vajec byla pozitivně spojena s protoporfyrinovými skvrnami. Tloušťka skořápky se zvyšovala v místech, kde byla skořápka více pokrytá skvrnami a zároveň v místech, kde byly skvrny tmavší (obsahovaly více pigmentu). Navíc tato studie zjistila pozitivní souvislost mezi zdravím samice a tmavšími a většími skvrnami a prokázala vyšší úspěšnost ve vylíhnutí u mláďat pocházejících z více skvrnitých vajec. Tento výsledek může být kromě naznačení strukturální role protoporfyrinu podporou jeho signální funkce, vzhledem k tomu, že o mláďata, která se vylíhla z vajec více pokrytých skvrnami, se samec signifikantně staral více. Tato studie by mohla být podporou hypotézy, že protoporfyrin je ukládán do skořápky ke zlepšení její struktury, ale v diskusi tohoto článku autoři uvádějí zcela odlišnou informaci než ve výsledcích a to, že sytější vejce byla negativně spojena s tloušťkou skořápky a úspěšností vyklubání, proto tato studie není relevantní.

Protoporfyrinový pigment by vedle kompenzační funkce za nedostatečný vápník mohl také způsobovat neprostupnost pórů skořápky nebo alespoň ztlumit jejich funkci a tím by tedy zlepšoval strukturu vejce a zvyšoval možnost přežití mláďat. V důsledku tenkosti skořápky se totiž může zvyšovat procento nevylihnutých mláďat, protože dochází k rychlejší výměně plynů embrya s okolním prostředím a zvýšeným unikáním páry skrze póry může dojít k vyschnutí embrya (Ar & Rahn, 1985). Dosavadní studie však tuto otázku dostatečně experimentálně nezkoumaly.

2.6 Kontaminace prostředí

Jak již bylo řečeno, kondice samice se může promítnout do vzhledu vajec (intenzita zbarvení, skvrnitost). Zbarvení vajec nemusí být ovlivněno jen zdravotním stavem samice (jejím genotypem popřípadě fenotypovou kvalitou), roli zde mohou hrát sezónní výkyvy prostředí, přístupnost potravy, ale také kontaminace prostředí, která dlouhodobě přetrvává v neživé i živé složce přírody a přechází na její jednotlivé části potravního řetězce během přirozených procesů látkové výměny (Hanley & Doucet. 2012).

Ptačí vejce by mohly být indikátory kvality prostředí, v němž se daný druh vyskytuje, s důrazem na industriální a agrikulturní znečištění. S intenzifikací zemědělství ve druhé polovině 20. století docházelo k rozvoji různých chemických látek (pesticidů), které měly zjednodušovat boj s nežádoucími organismy. Tyto persistentní organické komponenty jsou v dnešní době známé jako složky, které se akumulují v organismech a přenášejí se mezi jednotlivými trofickými hladinami. Především DDE (dichlorodipenyldichloroethylene) a DDT (dichlorodipenyltrichloroethane) jsou pokládány za látky, které mají vliv na ztenčení vaječné skořápky u jedinců, kteří se vyskytují nebo vyskytovali v kontaminované oblasti (Gilbertson, 1974). Další známé látky, které ovlivňují zbarvení ptačího peří, jsou PCBs (polychlorované bifenily) (Bortolotti et al., 2003). Souvislost mezi environmentálním znečištěním a pigmentací skořápky zkoumal Jagannath et al. (2008) u souboru vajec, který byl získán během jednoho roku z různých míst Velké Británie. Autoři zjistili negativní korelaci mezi tloušťkou vaječné skořápky krahujce obecného a přítomností DDE. Souvislost mezi protoporfyrinovým pigmentem a množstvím DDE byla nalezena u pigmentu v internalizované vrstvě nikoli v povrchové vrstvě. Stejný vztah byl zjištěn i pro biliverdin a množství přítomného DDE. Přítomnost protoporfyrinového pigmentu v palisádové vrstvě, která tvoří střední část struktury skořápky, byla silně pozitivně korelována s koncentrací DDE. Z výsledků studie vyplývá, že protoporfyrin byl kromě pozitivní korelace s DDE také negativně korelován s tloušťkou skořápky, na rozdíl od biliverdinu, pro který neexistoval vztah k jiným aspektům vaječné skořápky. K opačným výsledkům dospěli Hanley & Doucet (2012), kteří použili značně velký vzorek 696 vajec racka stříbřitého (*Larus argentatus*) sesbíraných

během 40 let v Kanadě. Nejistili žádnou souvislost mezi kontaminací prostředí a přítomností protoporfyrinového barviva ve skořápce, ale našli negativní vztah mezi modrozeleným zbarvením a polutanty prostředí. Zároveň zjistili pozitivní korelaci mezi ultrafialovým zbarvením a kontaminanty obsaženými ve skořápce. Tyto studie jsou konzistentní s dřívějším pozorováním, které provedli Mateo et al. (2004) a ve kterém zjistili, že kontaminace olovem měla za následek několikanásobné zvýšení biliverdinu a protoporfyrinu ve vzorcích fekálií kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), což naznačuje, že přítomná environmentální kontaminace způsobila u těchto ptáků změnu v syntéze pigmentů, které jsou ukládány do skořápek. Předchozí studie také zjistily vliv znečišťujících látek na biosyntézu hemu (Kennedy et al., 1998; Mateo et al., 2003).

3. Praktická část

3.1 Metodika

3.1.1 Sběr dat

Během dubna roku 2009 byly na Písecku získány souhrnné informace o 30 hnízdech čejky chocholaté (*Vanellus Vanellus*). Tato data již byla využita pro analýzu týkající se role protoporfyrinových skvrn ve vaječné skořápce (tloušťka skořápky, paternální péče) (Bulla et al., 2012). Jednotlivé snůšky byly vyfotografovány přímo v terénu ze vzdálenosti 1 m na standardní barevné škále při standardním osvětlení a bez použití blesku. Pro získání fotografií byl využit fotoaparát Konica Minolta Dimage Z2.

U tohoto vzorku jsem se věnovala analýze podkladového zbarvení tvořeného převážně biliverdinem. Položila jsem si dvě otázky:

1. Zda rozdíly mezi opakovanými měřeními zbarvení na jednom vejci jsou menší než rozdíly mezi vejci (tj. měření na jednom vejci jsou opakovatelná);
2. Zda rozdíly ve zbarvení mezi vejci v rámci snůšky jsou menší než mezi snůškami.

3.1.2 Analýza fotografií

Fotografie jsem zpracovala v programu Zoner Photo Studio verze 15.0.1.3. Hodnotu RGB (R–červená složka, G–zelená složka, B–modrá složka barevného spektra) jsem měřila v místech, kde se nevyskytovaly skvrny, tedy v místech, kde je předpokládán obsah biliverdinu. Nejprve jsem ručním měřením upravila teplotu barev kliknutím kapátkem na bílou plochu na barevné škále, na které byly vyfotografovány jednotlivé snůšky. U každého vejce jsem vybrala tři vhodné plošky, z nichž se vyřízl čtverec o velikost 10x10 pixelů v souladu s metodikou Lee et al. (2010) a Klippenstine & Sealy (2010). Tento čtverec byl následně převeden na velikost 1x1 pixelů, aby se ukázala průměrná hodnota RGB vybrané plošky. K jednoduchému převodu hodnot RGB do programu MS Office Excel byl využit program Barvy 4.0.

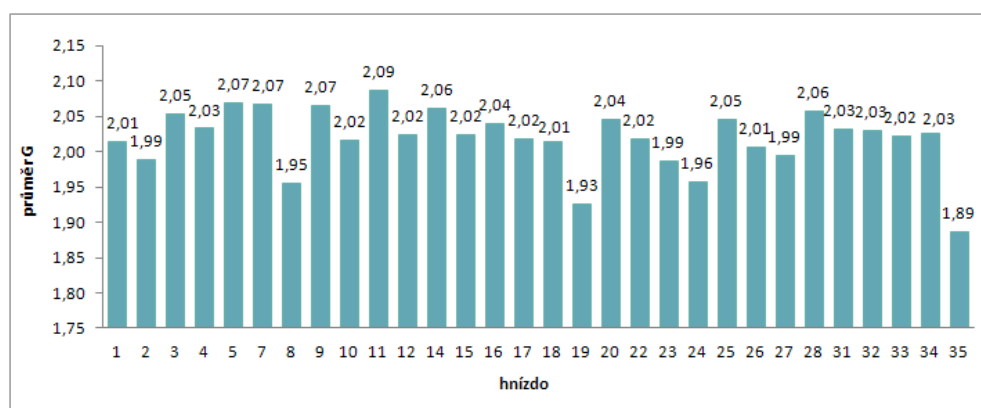
3.1.3 Vyhodnocení

Po ověření normality dat pomocí Kolmogorova-Smirnovova testu jsem posoudila vzájemnou korelaci jednotlivých složek spektra (R, G a B). Pomocí jednofaktorové analýzy variance (ANOVA) jsem vyhodnotila příspěvek opakovaných měření na jednom vejci a dále příspěvek všech vajec v rámci jedné snůšky do celkové variability naměřených hodnot. Pro druhou analýzu byla opakovaná měření pro každé vejce zprůměrována (porovnání průměrů složky G celých snůšek viz *Graf 1*). Zvolená hladina významnosti byla $\alpha = 0,05$. Pro výpočet byl použit program R.

3.2 Výsledky

Test normality po zlogaritmování jednotlivých hodnot ukázal, že R, G a B nevybočují z normality (Kolmogorův-Smirnovův test, $d < 0,03$, $P > 0,20$) a že k následujícím analýzám mohou být použity parametrické testy. Hodnoty R, G a B byly vzájemně vysoce korelovány (Pearsonův korelační koeficient, $r > 0,75$). Pro vyhodnocení jsem proto vzala pouze hodnotu G, která vypovídá o zeleném zbarvení vaječné skořápky ovlivněné koncentrací biliverdinu. Výsledek analýzy pro první otázku ukázal průkazný vliv opakovaných měření na každém vejci (ANOVA: $F = 4.9434$, $df = 115$ a 232 , $P < 0,0001$) potvrzující, že měření v rámci každého vejce přinesla vzájemně podobné výsledky v porovnání s rozdíly mezi vejci. Druhá analýza ukázala vzájemnou podobnost hodnot složky G jednotlivých vajec ve snůškách (ANOVA: $F = 8.416$, $df = 29$ a 86 , $P < 0,0001$). Provedené analýzy potvrdily, že existuje podobnost v podkladovém zbarvení způsobeném biliverdinem, jak v rámci vejci, tak mezi vejci v rámci snůšky.

Graf 1: Sloupcový graf průměrných hodnot složky G v rámci jednotlivých hnízd



4. Diskuse

Adaptivní význam zbarvení vaječné skořápky v důsledku predáčnických tlaků byl potvrzen jen v několika málo studiích. Ve většině studií však vědci využívali umělá vejce, která se mohou zdát kryptická pro člověka, nikoli ale pro ptáky, což dokazuje i vyšší procento predovaných hnízd s namalovanými vejci (Montevecchi 1976). Další metodickou chybou ve studiích zaměřených na odhalení významu zbarvení vajec je nekritické posuzování výsledků výzkumů využívajících umělých hnízd, která mohou zvyšovat riziko predace, mimo jiné proto, že jsou nápadnější než hnízda přírodní. Brennan (2010) zjistil na základě experimentální studie, že přítomnost rodičů na hnízdě významně ovlivňuje míru predace, tento výsledek by mohl tedy snižovat validitu předchozích studií. Při experimentální manipulaci s hnízdy zůstávají na hnízdě lidské pachy, které by mohly přilákat predátory řídicími se čichem a ovlivnit tak konečné výsledky výzkumu. Další studie by se měly zaměřit na zkoumání této hypotézy u přirozených snůšek. Možným typem experimentu, který by částečně odstranil výše zmíněné negativní vlivy předchozích studií je využití přirozeně nakladených snůšek, které by byly inkubovány jejich matkou. Kontrolou by mohly být snůšky vajec nekryptických, které by byly zaměněny za vejce u samic stejného druhu. Otázkou je, zda by tyto samice nepřestaly snůšky inkubovat. Využití přirozeně zbarvených vajec při experimentech se v několika případech ukázalo jako významný faktor, díky kterému se projevil rozdíl v predaci u krypticky zbarvených vajec a u vajec, která se nezdála být kryptická.

V případě barvy skořápky jako sexuálně selektovaného signálu může dojít k záměně efektu tohoto aspektu vejce za vliv kvality samice, který by mohl být odražen v jejím vzhledu (např. v barvě peří) (Reynolds et al., 2009). Proto je důležité omezit vliv fenotypických znaků samice, např. výměnami snůšek mezi nepříbuznými samicemi (Moreno et al., 2006b).

Málo prozkoumanou oblastí, je možný vliv environmentálních podmínek, do něhož je v podstatné míře zahrnut i antropogenní vliv. Dosud byl význam environmentálního znečištění na zbarvení vaječné skořápky nedostatečně prozkoumán a z dosavadních studií nelze jednoznačně určit, jak kontaminanty v

prostředí ovlivňují přesně intenzitu zbarvení. Nejpravděpodobnější příčinou bude vliv těchto látek přímo na katabolismus hemu, při němž vznikají příslušné pigmenty zodpovědné za zbarvení skořápky (Kennedy et al., 1998; Mateo et al., 2003).

Variabilita ve zbarvení skořápky v důsledku koevolučních závodů ve zbrojení, byla zatím nejvíce podpořena vzniklými studiemi, tato teorie však vysvětluje zbarvení jen konkrétních druhů, které přišly ve své evoluční historii do kontaktu s hnízdními parazity. To ovšem neznamená, že by výsledky výzkumů hnízdního parazitismu nebyly z určité části aplikovatelné na studie ostatních teorií zbarvení vejce. Moskát et al. (2002) a Lahti (2005) ve svých studiích zjistili, že u populací ptačích druhů, jež pocházejí z oblastí, kde jsou vystaveny hnízdnímu parazitismu, po usazení v novém habitatu bez přítomnosti parazita, dochází ke zvýšení variability zbarvení vajec. Způsob pigmentace skořápky vajec těchto nových neparazitovaných populací tedy odráží změnu v životní strategii či aspektech chování daného druhu (např. mizí potřeba rozpoznávání a odstraňování parazitických vajec). Jestliže platí hypotézy o termoregulaci či např. kryptickém zbarvení, dá se očekávat, že při absenci prvku, který původně řídil evoluci specifického zbarvení (predátor řídící se zrakem, klimatické podmínky určitého prostředí) dojde k podobné změně. Při budoucím testování těchto a jiných hypotéz by se proto měli výzkumníci snažit nalézt podobné přirozené experimenty. Výše zmíněné výzkumy také naznačují, že změna v prostředí či chování druhu se na barvě jeho vajec odrazí vzhledem k evoluci v relativně krátkém čase (stovky, možná desítky let).

Pokud pigmentace ptačí skořápky má reflektovat fenotypickou kvalitu matky měla by hodnota barevnosti být jednotná v rámci jedné snůšky (Moreno et al. 2004). Výsledky analýz, které jsem provedla, poskytují podporu pro signální funkci modrozeleného zbarvení vajec čejky chocholaté, protože variabilita vajec v rámci snůšky byla nižší než variabilita mezi snůškami. Vedle podpory signální funkce jsem také zjistila silně korelovaný vztah mezi hodnotami RGB. Tento výsledek je konzistentní s výzkumem, který povedli u stejného druhu Cassey et al. (2012) u fotografií analyzovaných také v grafickém editoru. Opakovatelnost hodnot složky G byla vysoce signifikantní jak pro jednotlivá vejce, tak v rámci snůšek. Variabilita složky G mezi snůškami byla signifikantně vyšší než v rámci snůšky. Tyto výsledky byly zjištěny také pro sytost hnědého zbarvení ve studii, kterou provedli Bulla et al.

(2012) na stejném souboru fotografií. Autoři nenalezli podporu pro signální funkci protoporfyrinového zbarvení, ale našli důkazy naznačující význam protoporfyrinové pigmentace pro zpevnování skořápky, protože v místech, kde se skvrny vyskytovaly, byla tenčí skořápka než v místech beze skvrn. Tyto výsledky naznačují, že biliverdinová pigmentace vajec čejky chocholaté by mohla fungovat jako sexuálně selektovaný signál kvality samice samci. V dalších analýzách by měla být vyhodnocena souvislost fenotypické kvality samice a modrozeleného zbarvení skořápky a následně míra paternální péče. Ve většině dosavadních výzkumů zabývajících se signální funkcí zbarvení ptačích vajec byly testovány druhy, které hnízdí v dutinách a samec tak nemá dostatečné světelné podmínky pro vizuální zhodnocení barevnosti vajec (např. Moreno et al., 2004; 2006b; López-Rull et al., 2007; Morales et al., 2008), proto je možné, že je spíše ovlivněn individuálními charakteristikami samotné samice (Reynolds et al., 2009). V případě studie u čejky chocholaté byla chyba částečně odstraněna, protože tento druh vejce klade do otevřených hnízd. Avšak nedá se zcela vyloučit, že samec není ovlivněn kvalitou samice či teritoriem, proto by bylo do budoucích experimentů vhodné zařadit výměnu snůšek mezi jednotlivými samicemi. Nicméně tato studie jako první poskytuje jisté důkazy pro podporu signální hypotézy u čejky chocholaté, protože předešlé experimenty se tímto druhem nezabývaly.

5. Závěr

Původ a význam zbarvení ptačí skořápky je stále otevřenou otázkou, ovšem přibývá stále více výzkumů na toto téma, přičemž některé z nich zkoumají více hypotéz v rámci jedné studie. Tento trend bude zřejmě dále pokračovat, protože většina těchto teorií není vzájemně vylučitelná. Jako do budoucna důležitý trend vidím zejména zvyšování ekologické validity prováděných studií. Vzhledem k tomu, že jednotlivé evoluční aspekty zbarvení vaječné skořápky jsou zřejmě druhově specifické, nemusely být jednotlivé hypotézy dostatečně podpořeny, protože v těchto studiích mohl být zkoumán nevhodný druh. Pokud má být v budoucích studiích prozkoumáno celé spektrum faktorů ovlivňujících barvu vaječné skořápky, bude také nutné provést syntézu fyziologických procesů, které ji

způsobují, genetických predispozic vytvářet určité barevné typy a environmentálního vlivu na výše zmíněné.

Praktická část této bakalářské práce by měla být pilotním výzkumem, na který by měla navazovat analýza dat, ve které by se testovala signální funkce modrozeleného zbarvení. Trendy ve variaci modrozelené barvy skořápky čejky chocholaté podle provedených analýz vzorků naznačují možnou podporu pro existenci signální funkce tohoto zbarvení. Výsledky provedených analýz naznačují, že zbarvení vaječné skořápky je možné odečíst z fotografií v programech zjišťujících hodnoty RGB.

6. Seznam použité literatury

- AR, A., RAHN, H. & PAGANELLI, C.V., 1979: The avian egg: mass and strength. *Condor* 81: 321–327.
- AR A, RAHN H., 1985: Pores in avian eggshells: gas conductance, gas exchange and embryonic growth rate. *Resp. Physiol.* 61:1–20.
- ARENDR, W.J., 2004: A quarter century of variation in color and allometric characteristics of eggs from a rain forest population of the pearly-eyed thrasher (*Margarops fuscatus*). *Caribb. J. Sci.* 40: 204–217.
- AVILÉS, J.M. & MOLLER, A.P. 2003: Meadow pipit (*Anthus pratensis*) egg appearance in cuckoo (*Cuculus canorus*) sympatric and allopatric populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 543–549.
- AVILÉS, J.M., STOKKE, B.G., MOKSNES, A., RØSKAFT, E. & MØLLER, A.P. 2007: Environmental conditions influence egg color of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* and their parasite, the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 475–485.
- BAKKEN, G.S., VANDERBILT, V.C., BUTTEMER, W.A. & DAWSON, W.R. 1978: Avian eggs: thermoregulatory value of very high nearinfrared reflectance. *Science* 200: 321–323.
- BERTRAM, B.C.R., & BURGER, A.E., 1981: Are ostrich *Struthio camelus* eggs the wrong colour? *Ibis* 123:207–210.
- BORTOLOTTI, G.R., SMITS, J.E. & BIRD, D.M., 2003: Iris colour of American kestrels varies with age, sex, and exposure to PCBs. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 99–104.
- BRENNAN, P.L.R., 2010: Clutch predation in great tinamous *Tinamus major* and implications for the evolution of egg color. *Journal of Avian Biology* 41: 419–426.
- BULLA, M., ŠÁLEK, M. & GOSLER A. G., 2012: Eggshell spotting does not predict male incubation but marks thinner areas of a shorebird's shells. *Auk* 129: 26–35
- BUREŠ S. & WEIDINGER K., 2003: Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia* 137: 634–647.
- CASSEY, P., THOMAS, G. H., PORTUGAL, S. J., MAURER, G., HAUBER, M. E., GRIM, T., LOVELL, P. G. & MIKŠÍK, I., 2012: 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.
- CASTILLA, A. M., DHONDT, A. A., DÍAZ-URIARTE, R. & WESTMORELAND, D., 2007: Predation in ground nesting birds: an experimental study using natural egg-color variation. *Avian Conservation and Ecology* 2(1): 2.
- COTT H. B., 1948: Edibility of the eggs of birds. *Nature* 161: 8–11.

- COTT H. B. 1952: The palatability of the eggs of birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 122: 1–54.
- CSERNUS, V. A & MESS, B., 2003: Biorhythms and pineal gland. *Neuroendocrinol. Lett.* 24: 404–411.
- DAVIES N.B. & BROOKE M. DE L., 1989b: An experimental study of co-evolution between the Cuckoo (*Cuculus canorus*), and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *J. Anim. Ecol.* 58: 225–236.
- DAVIES, N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. *Poyser, London*, 312 s
- DAISLEY, J. N., MASCALZONI, E., ROSA-SALVA, O., RUGANI, R. & REGOLIN, L., 2009: Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 965–981.
- DEARBORN, D.C., HANLEY, D., BALLANTINE, K., CULLUM, J. & REEDER, D. M., 2012: Eggshell colour is more strongly affected by maternal identity than by dietary antioxidants in a captive poultry system. *Functional Ecology* 26: 912–920.
- GILBERTSON, M., 1974: Pollutants in breeding herring gulls in the lower Great Lakes. *Canadian Field Naturalist* 88: 73–280.
- GOSLER A.G, HIGHAM J.P, REYNOLDS S.J. 2005: Why are birds' eggs speckled? *Ecol Lett* 8:1105–1113
- GOSLER, A. G., CONNOR O. R. & BONSER, R. H. C., 2011: Protoporphyrin and eggshell strength: Preliminary findings from a passerine bird. *Avian Biology Research* 4: 214–223.
- GÖTMARK, F. (1992). Blue eggs do not reduce nest predation in the song thrush (*Turdus philomelos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 245–252.
- GRAVELAND, J., VAN DER WAL, R., VAN BALEN, J.H. & VAN NOORDWIJK, A.J., 1994: Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446–448.
- GRIM, T., 2005: Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 69–78.
- GRIM T., 2010: Aristotelova záhada vyřešena: Proč kukaččí mládě vraždí nevlastní sourozence? *Vesmír* 89: 238–241.
- HANLEY, D., HEIBER G. & DEARBORN D. C., 2008: Testing an assumption of the sexual-signaling hypothesis: Does blue-green egg color reflect maternal antioxidant capacity? *Condor* 110:767–771.
- HANLEY, D., DOUCET, S. M., 2012: Does environmental contamination influence egg coloration? A long-term study in herring gulls. *Journal of Applied Ecology* 49: 1055–1063.

- HARGITAI, R., MOSKÁT, C., BÁN, M., GIL, D., LÓPEZ-RULL, I. & SOLYMOS, E., 2010: Eggshell characteristics and yolk composition in the common cuckoo *Cuculus canorus*: are they adapted to brood parasitism? *J. Avian Biol.* 41: 177–185.
- HARGITAI R., MATEO R., TÖRÖK J. 2011: Shell thickness and pore density in relation to shell colouration, female characteristics, and environmental factors in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *J Ornithol.* 152: 579–588.
- HARRISON C. J. O., 1968: Egg mimicry in British cuckoos. *Bird Study* 15: 22–28.
- HAUBER, M.E, YEH, P.J., ROBERTS, J.O.L., 2004: Patterns and coevolutionary consequences of repeated brood parasitism. *Proc. R. Soc. B.* 271: 317–320.
- HIGHAM, J. P., & A. G. GOSLER., 2006: Speckled eggs: Water-loss and incubation behaviour in the Great Tit *Parus major*. *Oecologia* 149: 561–570.
- HOCKEY, P.A.R., 1982: Adaptiveness of nest site selection and egg colouration in the African black oystercatcher *Haematopus moquini*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11: 117–123.
- CHERRY M. I., BENNETT A. T. D. & MOSKAT C., 2007: Do Cuckoos choose nests of Great Reed Warblers on the basis of host egg appearance? *J. Evol. Biol.* 20: 1218–1222.
- JAGANNATH A., SHORE R.F., WALKER LA, FERNS P.N. & GOSLER A., 2008: Eggshell pigmentation indicates pesticide contamination. *J. Appl. Ecol.* 45: 133–140.
- KAUR, H., HUGHES, M.N., GREEN, C.J., NAUGHTON, P., FORESTI, R. & MOTTERLINI, R., 2003: Interaction of bilirubin and biliverdin with reactive nitrogen species. *FEBS Letters* 543: 113–119.
- KENNEDY, G.Y. & VEVERS, H.G., 1976: A survey of avian eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology* 55B: 117–123.
- KENNEDY, S.W., FOX, G.A., TRUDEAU, S., BASTIEN, L.J. & JONES, S.P., 1998: Highly carboxylated porphyrin concentration: a biochemical marker of PCB exposure in herring gulls. *Marine Environmental Research* 46: 65–69.
- KILNER, R.M., MADDEN, J.R. & HAUBER, M.E., 2004: Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305: 877–879.
- KILNER R.M., 2006: The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews* 81: 383–406.
- KLIPPENSTINE D.R. & SEALY S.G., 2010: Assessing Generalized Egg Mimicry: A Quantitative Comparison of Eggs of Brown-headed Cowbirds and Grassland Passerines. *The Wilson Journal of Ornithology* 122(2): 346–353.
- KRIST, M. & GRIM, T., 2007: Are blue eggs a sexually selected signal of female collared flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 863–876.

- LAHTI, D.C., 2005: Evolution of bird eggs in the absence of cuckoo parasitism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 18057–18062.
- LAHTI, D.C., 2008: Population differentiation and rapid evolution of egg color in accordance with solar radiation. *Auk* 125:796–802.
- LACK, D. 1958: The significance of the colour of turdine eggs. *Ibis* 100: 145–166.
- LEE, W.S., KWON, Y.S. & YOO, J. C., 2010: Egg survival is related to the colour matching of eggs to nest background in black-tailed gulls. *Journal of Ornithology* 151:765–770
- LLOYD, P., PLAGANYI, E., LEPAGE, D., LITTLE, R.M. & CROWE, T. M. (2000). Nest-site selection, egg pigmentation and clutch predation in the ground-nesting Namaqua Sandgrouse *Pterocles namaqua*. *Ibis* 142: 123–131.
- LÓPEZ-RULL, I., CELIS, P. & GIL, D. 2007: Egg Egg Colour Covaries with Female Expression of a Male Ornament in the Spotless Starling (*Sturnus unicolor*). *Ethology* 113: 926–933.
- LÓPEZ DE HIERRO, M. & DE NEVE, L., 2010: Pigment limitation and female reproductive characteristics influence egg shell spottiness and ground colour variation in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Journal Of Ornithology*, 151(4): 833–840.
- MARTÍNEZ-DE LA PUENTE, J., MERINO, S., MORENO, J., TOMÁS, G., MORALES, J., LOBATO, E., GARCÍA-FRAILE, S. & MARTÍNEZ, J., 2007: Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits? *Journal of Avian Biology* 38: 377–384.
- MASON P. & ROTHSTEIN S. I. 1987: Crypsis versus mimicry and the color of Shiny Cowbird eggs. *The American Naturalist* 130: 161–167.
- MATEO, R., BEYER, W.N., SPANN, J.W., HOFFMAN, D.J. & RAMIS, A., 2003: Relationship between oxidative stress, pathology, and behavioral signs of lead poisoning in mallards. *Journal of Toxicology and Environmental Health* 66: 1371–1389.
- MATEO, R., CASTELLS, G., GREEN, A.J., GODOY, C. & CRISTOFOL, C., 2004: Determination of porphyrins and biliverdin in bile and excreta of birds by a single liquid chromatography-ultraviolet detection analysis. *Journal of Chromatography B* 810: 305–311.
- MAURER G., PORTUGAL S.J. & CASSEY P., 2011: An embryo's eye view of avian eggshell pigmentation. *Journal of Avian Biology* 42: 494–504.
- MILGROM LR. 1997: The colours of life: an introduction to the chemistry of porphyrins and related compounds. Oxford University Press, Oxford, 225s
- MOKSNES, A., ROSKAFT, E. 1995: Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236: 625–648.

- MONTEVECCHI, W.A., 1976: Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour* 58: 26–39.
- MORALES, J., SANZ, J. J. & MORENO, J. 2006: Egg colour reflects the amount of yolk maternal antibodies and fledging success in a songbird. *Biol. Lett.* 2: 334–336.
- MORALES, J., VELANDO, A. & MORENO, J., 2008: Pigment allocation to eggs decreases plasma antioxidants in a songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 227–233.
- MORALES, J., VELANDO, A. & TORRES, R. 2011: Biliverdin-based egg coloration is enhanced by carotenoid supplementation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 197–203.
- MORENO, J. & 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., OSORNO, J.L., MORALES, J., MERINO, S. & TOMÁS, G. (2004) Egg coloration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 35: 300–304.
- MORENO, J., MORALES, J., LOBATO, E., MERINO, S., TOMÁS, G. & 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., LOBATO, E., MORALES, J., MERINO, S., TOMÁS G., MARTINEZ DE LA PUENTE, J., SANZ, J. J., MATEO, R. & SOLER, J. J., 2006a: Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behav. Ecol.* 17: 651–655.
- MORENO, J., MORALES, E., LOBATO, S., MERINO, G., TOMAS, & J. & MARTINEZ-DE LA PUENTE., 2006b: More colourful eggs induce a higher relative paternal investment in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): a cross-fostering experiment. *Journal of Avian Biology* 37: 555–560.
- MOSKÁT, C. & HONZA, M., 2002: European cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. *Ibis* 144: 614–622.
- MOSKÁT, C., AVILÉS, J. M., BÁN, M., HARGITAI, R. & ZÖLEI, A., 2008: Experimental support for the use of egg uniformity in parasite egg discrimination by cuckoo hosts. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1885–1890.
- MØLLER, A.P., KARADAS, R. & MOUSSEAU, T., 2008: Antioxidant in egg of great tits *Parus major* from Chernobyl and hatching success. *J. Comp. Psychol.* 178: 735–743.

- NAVARRO, C., PÉREZ-CONTRERAS, T., AVILÉS, J.M., MCGRAW, K.J. & SOLER, J.J., 2011: Blue-green eggshell coloration reflects yolk antioxidant content in spotless starlings *Sturnus unicolor*. *Journal of Avian Biology* 42: 538–543.
- NYS Y., HINCKE M.T., ARIAS J.L., GARCIA-RUIZ J.M. & SOLOMON S.E., 1999: Avian eggshell mineralization. *Poult. Avian Biol. Rev.* 10:143–166.
- PACKARD M.J. & PACKARD G.C., 1984: Comparative aspects of calcium metabolism in embryonic reptiles and birds. In: SEYMOUR R.S. (ed.) *Respiration and metabolism of embryonic vertebrates*. Junk, Dordrecht, 155–180.
- POOLE, H.K., 1965. Spectrophotometric identification of eggshell pigments and timing of superficial pigment deposition in the Japanese quail. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 119: 547–551.
- REYNOLDS, S.J., MARTIN, G.R., & CASSEY, P. 2009: Is sexual selection blurring the functional significance of eggshell coloration hypotheses? *Animal Behaviour* 78: 209–215.
- RICKLEFS R.E., 1968: Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419–451.
- RUXTON, G.D., BROOM, M. & COLEGRAVE, N., 2001: Are unusually colored eggs a signal to potential conspecific brood parasites? *American Naturalist* 157: 451–458.
- SANZ, J.J. & GARCIA-NAVAS, V. 2009: Eggshell pigmentation pattern in relation to breeding performance of blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Animal Ecology* 78:31–41
- SHAFEY, T. M., GHANNAM, M.M., AL-BATSHAN, H.A. & 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. *Int. J. Poult. Sci.* 3: 228–233.
- SHAFEY, T. M., AL-BATSHAN, H.A., GHANNAM, M.M. & AL-AYED, M.S. 2005: Effect of intensity of eggshell pigment and illuminated incubation on hatchability of brown eggs. *Br. Poult. Sci.* 46: 190–198.
- SIEFFERMAN, L., NAVARA, K.J. & HILL, G.E. 2006: Egg coloration is associated with female condition in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 651–656.
- SOH, T., FUJIHARA, N. & 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.
- SOH, T. & KOGA, O., 1997: The effect of progesterone and estradiol-17 beta on the pigment accumulation of the shell gland in Japanese quail pretreated with aminoglutethimide. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 42: 147–150.

- SOLER, J.J., NAVARRO, C., PEREZ-CONTRERAS, T., AVILÉS, J.M. & CUERVO, J.J., 2008: Sexually selected egg coloration in spotless starlings. *The American Naturalist* 171: 183–194.
- SOLOMON, S.E., 1987: Egg shell pigmentation. In: WELLS R.G.(eds) & BELYARIN C.G.: *Egg Quality – Current Problems and Recent Advances* . Butterworths. London, pp. 147–157, 320 s.
- STODDARD M.C., MARSHALL K.L.A. & KILNER R.M., 2011: Imperfectly camouflaged avian eggs: artefact or adaptation? *Avian biology research* 4: 196–213.
- SURAI, P., SPEAKE, B.K. & SPARKS, N. H. C. 2001: Carotenoids in avian nutrition and embryonic development. 1. Absorption, availability and levels in plasma and egg yolk. *J. Poult. Sci.* 38: 1–27.
- 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.
- TINBERGEN, N., BROEKHUYSEN, G. J., FEEKES, F., HOUGHTON, J. C. W., KRUIK, H. & SZULE, E. 1962: Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.: a behaviour component of camouflage. *Behaviour* 19: 74–117.
- UNDERWOOD, T.J. & SEALY, S.G., 2002: Adaptive significance of egg colouration. In: DEEMING D.C.(ed.) *Avian Incubation : Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp. 280–289, 421 s.
- VANORE, A.S. & BATLLE, A., 1999: Protoporphyrin IX and oxidative stress. *Free Radic. Res.*, 31: 161–170.
- VERBEEK, N. A. M., 1990: Differential predation on eggs in clutches of northwestern crows: the importance of egg color. *The Condor* 92: 695–701
- WALLACE, A.R. (1889). Darwinism: An exposition of the theory of natural selection with some its applications. *Macmillan*, London, 498 s.
- WALTERS, M. 2007: Ptačí vejce. *Knižní klub*, Praha, 256 s.
- WALTERS, L.A. & GETTY, T., 2010: Are brighter eggs better? Egg color and parental investment by House Wrens. *Journal of Field Ornithology* 81: 155–166
- WANG, X. T., ZHAO, C. J., LI, J. Y., XU, G. Y., LIAN, L. S., WU, C. X. & DENG, X. M., 2009: Comparison of the total amount of eggshell pigments in Dongxiang brown-shelled eggs and Dongxiang blue-shelled eggs. *Poult. Sci.* 88: 1735–1739.
- WEIDINGER, K., 2001: Does egg colour affect predation rate on open passerine nests? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 456–464.
- WESTMORELAND, D. & KILTIE, R.A. 2007: Egg colouration and selection for crypsis in open nesting blackbirds. *J. Avian Biol.*, 38: 682– 689.

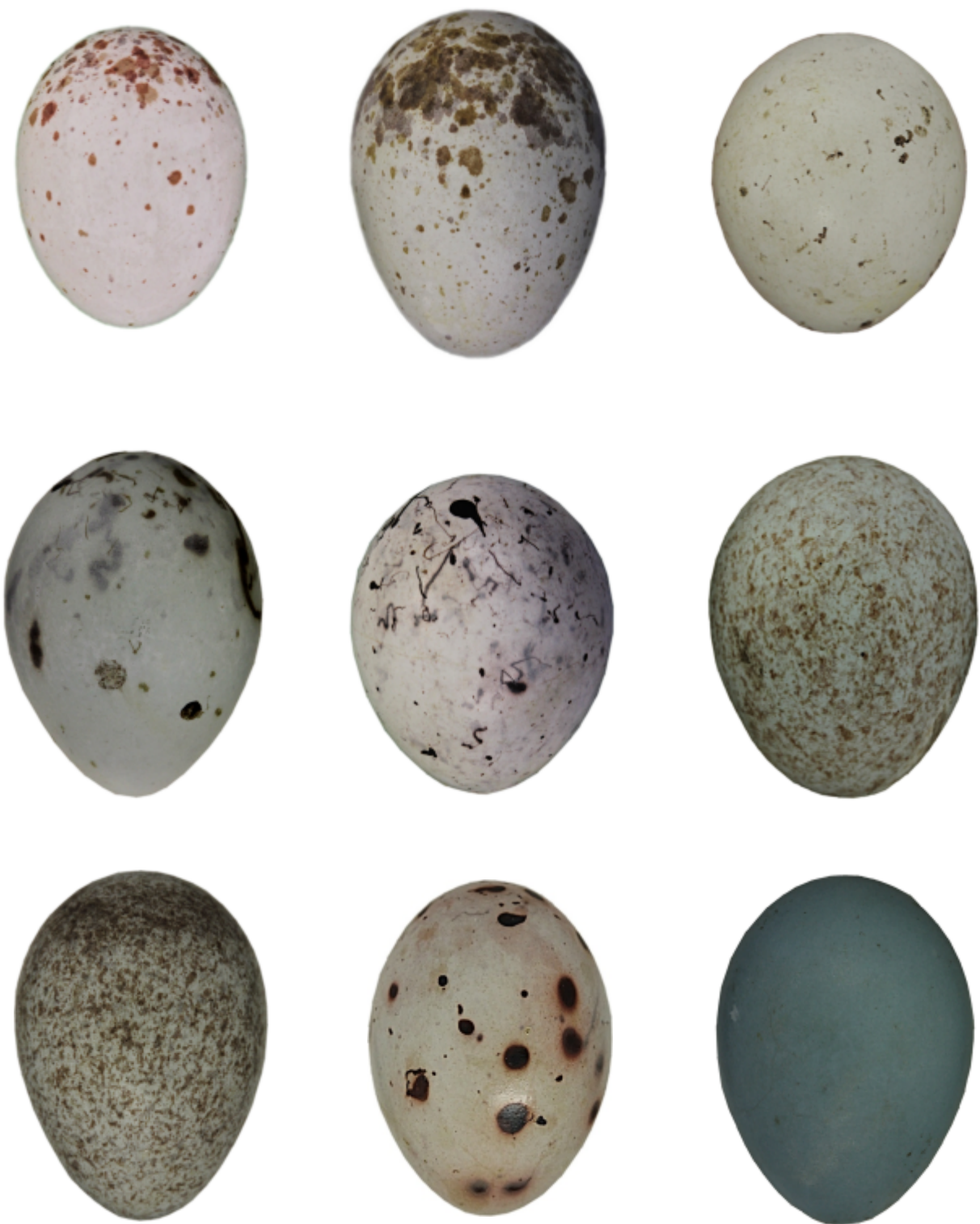
- WESTMORELAND, D., SCHMITZ, M. & BURNS, K. E. 2007: Egg color as an adaptation for thermoregulation. *Journal of Field Ornithology* 78: 176–183.
- YOM-TOV, Y., 2001: An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133–143.
- ZAHAVI, A., 1975: Mate selection – a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205–214.
- R CORE TEAM 2013: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

7. Přílohy

Příloha 1: Variabilita ve zbarvení vaječné skořápky



Obr.1: bekasina otavní (*Gallinago gallinago*), břehouš černoocasý (*Limosa limosa*), čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), kamenáček pestrý (*Arenaria interpres*), vodouš štíhlý (*Tringa stagnatilis*), ústříčník velký (*Haematopus ostralegus*), bělokur tundrový (*Lagopus lagopus*), lyska čená (*Fulica atra*)



Obr. 2: šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*), ťuhák obecný (*Lanius colurio*), sýkořice vousatá (*Panurus biarmicus*), kukačka obená (*Cuculus canorus*), strnad obecný (*Emberiza citrinella*), kos černý (*Turdus merula*), slavík modráček tundrový (*Luscinia svecica svecica*), pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), pěvuška modrá (*Prunella modularis*)

Příloha 2: Polymorfismus kukaččích vajec ve vztahu k hostitelům



Δ KUKAČKA



Δ ČERVENKA OBECNÁ



KUKAČKA Δ



Δ PĚVUŠKA
MODRÁ



Δ KUKAČKA



Δ PĚNKAVA
OBECNÁ



Δ KUKAČKA



Δ SKŘIVAN
POLNÍ



Δ KUKAČKA



Δ RÁKOSNÍK
VELKÝ

KUKAČKA ▷



Δ TUHÝK OBECNÝ Δ



Δ KUKAČKA



Δ STRÍZLÍK OBECNÝ



Δ KUKAČKA



Δ REHEK
ZAHRADNÍ



Δ KUKAČKA



Δ LINDUŠKA
LESNÍ



Δ KUKAČKA



Δ TUHÝK
OBECNÝ

KUKAČKA ▷



Δ REHEK DOMÁCÍ



Δ KUKAČKA



Δ JIKAVEC SEVERNÍ

Převzato z Walters (2007)