

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Ornamenty ptáků a jejich vztah k individuální  
kondici a kvalitě prostředí

Bakalářská práce

Autor práce: Petra Bauerová

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

Konzultant práce: RNDr. Michal Vinkler

2012

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod odborným vedením vedoucího práce a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze dne 30.4. 2012

.....

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla poděkovat svojí vedoucí práce Ing. Janě Svobodové, Ph.D. za její odborné vedení, rady, trpělivost a čas, který mi vždy ochotně věnovala. Děkuji svému konzultantovi RNDr. Michalovi Vinklerovi, za jeho čas a pomoc v praktické části této práce. Velké poděkování patří i mé rodině, která vždy naplno podporovala mé zájmy ve sportu a ve vzdělání.

V Praze dne 30.4. 2012

.....

## Abstrakt

Existuje mnoho studií zabývajících se ornamentálním vyjádřením ptáků, jakožto znaků, které odráží kondici a zdraví daného jedince, což jsou převážně informace, které udávají směr pohlavního výběru. Díky neustálým evolučním procesům jsou tyto znaky a preference pro ně velice variabilní a to nejen mezi taxonomicky odlišnými druhy, ale i mezi populacemi jednoho druhu, kdy zde mohou mít slovo odlišné podmínky prostředí. Tato práce podá přehled základních barevných ornamentů peří ptáků a dosavadních poznatků o nich. Hlavním záměrem bylo zjistit, které ornamenty nejlépe odrážejí individuální kondici a různým způsobem vyjádřenou kvalitu prostředí zvířat. Z přehledu výsledků dosavadních studií vyšlo, že u většiny druhů se jako nejlepší indikátor kondičního stavu zvířat a kvality jejich prostředí jevíly karotenoidní ornamenty. V praktické části jsem se zabývala měřením exprese ornamentů dospělých samců sýkory koňadry (*Parus major*) a jejich souvislostí s individuální kondicí a kvalitou prostředí. Co se týče melaninového ornamentu, šířka černého břišního pruhu samců nesouvisela ani s kondicí ani s prostředím. Kondiční závislost karotenoidního ornamentu prokázána nebyla. Intenzita žlutého zbarvení peří nijak nevypovídala o individuální kondici samců (vyjádřena poměrovou hmotností). Byla ovšem zjištěna významná závislost mezi intenzitou žlutého zbarvení peří a absolutním počtem leukocytů v krvi a to v interakci s lokalitou odchyty (definována koncentrací znečištění ovzduší PM10 částicemi). Tento výsledek naznačuje, že samci z méně znečištěných oblastí byli v lepším zdravotním a kondičním stavu, a tudíž si mohli dovolit větší energetické a látkové investice do tvorby výrazného žlutého zbarvení.

Naměřená data o úrovni ornamentů budou dále použita v rámci grantového projektu GAČR 505/10/1871 (navrhovatel J. Bryja), který se zabývá vlivem genetické variability Toll-like receptorových genů (TLR genů) na kondici, zdraví a expresi sekundárních ornamentů u volně žijících živočichů.

Klíčová slova: sekundární pohlavní znaky, zbarvení peří, kondice, *Parus major*, znečištění

## **Abstract**

There are many studies focused on the expression of ornamental in birds, as a trait that reflects the condition and health of individuals, which are mostly information that indicate the direction of sexual selection. Due to continuous evolutionary processes not only these traits and preferences for them are very variable among taxonomically distinct species, but also among populations within species, which can be effected by different environmental conditions. This work provides an overview of basic colour plumage ornaments in birds and current knowledge about them. The main aim was determined which ornaments best reflect individual condition and quality of habitat expressed by different ways. As emerged from the existing survey results in most of species carotenoid ornaments appear to be the best indicator of animal fitness status and the quality of their environment. In the practical part of this work I was engaged in measuring the expression of ornaments in adult male Great Tits (*Parus major*) and their relationship to individual fitness and quality of the environment. In the case of melanin ornaments, width of the black breast stripe in males was not related to condition nor the environment. Condition dependence of the carotenoid ornament was not proved. The colour intensity of yellow feathers was not in relation to individual males condition (defined by bodymass). However, there was found a significant correlation between the intensity of the yellow coloration of feathers and the absolute number of leukocytes in blood in interact with the place of capture (defined by concentration of PM10 air pollution particles). This result suggests that males from less polluted areas were in better state of health and condition and therefore they could afford greater energetic and metabolic investment to create bright yellow coloration.

Measured data about the expression of ornaments will be used in the grant project GACR 505/10/1871 (J. Bryja proposer), dealing with the influence of genetic variability of Toll-like receptor genes (TLR genes) on the condition, health and the expression of secondary ornaments in wild fauna.

Key-word: secondary sexual traits, plumage coloration, condition, *Parus major*, pollution

## Obsah:

1. Úvod .....	7
2. Cíle práce.....	8
3. Ornamentální vyjádření ptáků .....	9
3.1 Původ barevných ornamentů - pigmenty.....	9
3.2 Druhy barevných ornamentů .....	10
3.2.1 Ornamenty kůže, kožních výběžků a zobáku .....	10
3.2.2 Barevné ornamenty peří .....	11
Zbarvení karotenoidního původu .....	12
Zbarvení melaninového původu.....	14
Strukturní ornamenty.....	16
3.3 Analýza sekundárních pohlavních znaků ptáků .....	17
3.3.1 Barevný systém .....	18
3.3.2 Způsoby měření barvy a její vyhodnocování .....	18
4. Vliv kvality prostředí na ornamentální vyjádření ptáků.....	21
Znečištění životního prostředí .....	22
5. Vlastní práce.....	24
5.1 Úvod .....	24
5.2 Metodika.....	26
Analýza ornamentů .....	26
Statistické vyhodnocení.....	28
5.3 Výsledky.....	29
5.4 Diskuse .....	29
6. Závěr: .....	35
7. Přehled literatury a použitých zdrojů .....	37
8. Přílohy .....	44

# 1. Úvod

Barvy hrají v přírodě, zejména u opticky orientovaných živočichů, důležitou roli v oblasti komunikace. Živé organismy nesou různé podoby barev, ať už pestré a výrazné za účelem atraktivnosti (rostliny lákající opylující hmyz, živočichové lákající svého reprodukčního partnera) či naopak signalizace nebezpečí (aposematické zbarvení), nebo nevýrazné, matné (kryptické zbarvení) za účelem nenápadnosti (více viz Komárek 2004). Barevné ornamenty zvířat jsou tedy optické signály „kódující“ určité důležité informace.

Studium ornamentálního vyjádření ptáků je poměrně populárním a sledovaným tématem nejen čistě ze zoologického hlediska, ale také z pohledu evoluční biologie, ekologie, mikrobiologie, genetiky a jiných oborů. Tyto druhově specifické sekundární znaky jsou totiž považovány za tzv. „čestné“ signály kvality zvířat, kdy exprese barevného ornamentu daného jedince může vypovídat o kondičním a zdravotním stavu jedince, jeho věku a kvalitě jeho teritoria. Rozpoznání těchto informací je důležité především v pohlavním výběru, kdy samice vybírají vhodného reprodukčního partnera k založení nové životaschopné generace, a v konkurenčních bojích (především u samců) k odhadnutí silného vrstevníka (Andersson 1994, Flegr 2005). V této práci se budu věnovat základním ornamentům peří ptáků. Rešeršní částí se pokusím podat určitý přehled prací a výzkumů, které se zabývaly významem barevných ornamentů v komunikaci ptáků a také faktory, které vyjádření těchto ornamentů ovlivňují. Dále pak budou zmíněny základní metody způsobu měření exprese sekundárních pohlavních znaků. Hlavním záměrem rešeršní části bude zjistit, které ornamenty nejlépe odráží individuální kondici ptáků a kvalitu jejich prostředí. Závěr práce bude věnován vlastnímu výzkumu, kde byly různými metodami analyzovány vícenásobné ornamentální znaky (melaninový břišní pruh a karotenoidní zbarvení peří) samců sýkory koňadry a byla zjišťována jejich závislost na individuální kondici a kvalitě prostředí vyjádřené úrovní znečištění ovzduší PM10 prachovými částicemi.

## **2. Cíle práce**

Záměrem této práce je shrnutí teorií a výsledků studií, týkajících se ornamentálního vyjádření ptáků a získání určitého přehledu o tom, které ornamenty nejlépe indikují kvalitu prostředí zvířat. Cílem vlastní práce bylo poznání různých metod měření sekundárních pohlavních znaků sýkory koňadry a vyhodnocení závislosti úrovně těchto znaků s individuálním kondičním stavem a kvalitou prostředí jedince.



### 3. Ornamentální vyjádření ptáků

Barevné ornamenty jsou energeticky nákladné sexuální znaky, které se účastní především pohlavního výběru jako signály kvality potenciálního reprodukčního partnera (Hill 2006). Variabilita v těchto znacích je studována zejména z hlediska jejich kondiční závislosti (např. McGraw et al. 2002, Senar et al. 2003, Peters et al. 2007) závislosti na specifické imunitě (obranyschopnosti; např. Aguilera et Amat 2007), rezistenci vůči parazitům (např. McGraw et Hill 2000a, Fitze et Richner 2002) a kvalitě prostředí (např. Eeva et al 1998 nebo Hůrak 2000, 2001). Předpokládá se totiž, a studie to i potvrzují, že je-li za určitých podmínek daný jedinec vystaven nepříznivým vlivům (parazitismu, potravnímu či oxidativnímu stresu, polutantům prostředí atd.), projeví se to v jeho možnostech investice energie a potřebných látek do těchto sekundárních pohlavních znaků. Exprese barevného ornamentu může být dána i dědičně, což dokazuje několik málo výzkumů na populacích různých druhů volně žijících ptáků (Mundy 2006). V souvislosti s dědičností se ovšem spíše podporuje teorie, že možností investice do výrazného ornamentu, jedinec může signalizovat určitou genetickou predispozici k rezistenci vůči parazitům (hypotéza indikátorů rezistence vůči parazitům; Saino et al. 1999, Flegr 2005).

#### 3.1 Původ barevných ornamentů - pigmenty

Pestré barvy peří, ozdobných prodloužených per, kůže a kožních výběžků jsou dány barevnými pigmenty (karotenoidy, melaniny, pteriny, porfyriny, puriny, flaviny, aj.) a strukturou tkáně (McGraw 2006a, 2006b, 2006c). Nejběžnějšími a nejvíce sledovanými pigmenty u ptáků jsou melaniny (eumelanin a feomelanin; Griffith et al. 2006) a karotenoidy (karoteny a xantofyly; Jagannadham 1999). Karotenoidy jsou barviva, která tělo obratlovců nedokáže syntetizovat *de novo* a musí být přijímána v potravě (řasy, houby, části rostlin, hmyz a jeho larvální stadia, korýši...). Vyznačují se žlutými, oranžovými, červenými a nazelenalými ornamenty (Veselovský 2001, McGraw 2006a). Melaniny jsou nejpočetněji zastoupené pigmenty v těle ptáků (i jiných živočichů; McGraw 2006b) a na rozdíl od karotenoidů jsou produktem metabolismu některých aminokyselin (tyrosin a fenylalanin; Griffith et al. 2006). Vyznačují se převážně černým, šedým a hnědým až

hnědo-červeným zbarvením (McGraw 2006b). Někdy i jinými barvami viz Jawor et Breitwisch (2003).

Kromě tvorby zbarvení jsou různé formy karotenoidů důležitými antioxidanty a imuno-stimulanty (Lozano 1994; podílejí se na funkci vitamínu E, a jiných složek, Vinkler et Albrecht 2010). Což mohou potvrzovat i studie, které se zabývaly maternální investicí karotenoidů deponovaných do zárodečných žloutků, aby tak samice minimalizovaly účinky volných radikálů na vyvíjející se embrya. Čímž byla podpořena úspěšnost počtu vylíhnutých vajec ve snůšce a pozdější schopnost přežití mláďat (Saino et al. 2003, McGraw et al. 2005, Hipfner et al. 2010). Melaniny jsou z tohoto hlediska méně sledovány, ale také mají antioxidační schopnost (McGraw 2005, Griffith et al. 2006, Galván et Alonso-Alvarez 2008) a určitým způsobem se podílejí i na imunitní odpovědi (Fitze et Richner 2002, viz kapitola 2.2.2).

Pro ptáky je tedy důležitý tzv. *trade-off* (kompromis, „něco za něco“, Flegr 2005) mezi udržováním vnitřní stability a zdraví a investicí pigmentů do ornamentálního vyjádření, s tím, že oba tyto procesy jsou již nevratné (Peters 2007, Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008). Silným jedincem se tedy stává ten, kdo vykazuje dobrý zdravotní stav a nese výrazné barevné vyjádření (co do sytosti barvy nebo velikosti plochy ornamentu). Jak ukázala studie Cote et al. 2010 na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*) kompromis mezi umístěním karotenoidů do zbarvení (zobáku) a do „sebe-udržování“ se mění s věkem. Kdy staří samci spíše investují karotenoidní pigmenty do exprese sekundárního pohlavního znaku, než do antioxidační aktivity a obranyschopnosti. Je tedy možné, že u samců vysokého věku nemusí velké investice do zbarvení úplně odpovídat dobrému kondičnímu a zdravotnímu stavu zvířete.

## **3.2 Druhy barevných ornamentů**

### **3.2.1 Ornamenty kůže, kožních výběžků a zobáku**

U některých druhů ptáků je výrazným pohlavním znakem nejen barevné vyjádření peří, ale i pigmentované holé části pokožky (temenní a nadočnicové hřebeny, laloky aj.). Vzhledem k tomu, že kůže je neustále živá tkáň, daleko rychleji odráží kondici či narušení obranyschopnosti zvířete. Jak ukazují např. výzkumy

Pérez-Rodríguez et Viñuela (2008), studující změnu zbarvení očních kruhů orebice rudé (*Alectoris rufa*) v souvislosti s potravním stresem (snížení přísunu karotenoidů) nebo Martínez-Padilla et al. (2007) barva nadočnicových hřebenů bělokura skotského (*Lagopus lagopus scotius*) v souvislosti s přítomností (či nepřítomností) střevního parazita. Dalo by se tedy říci, že barevné ornamenty kůže jsou aktuálnějším obrazem stavu jedince než zbarvení peří, které je tvořeno pouze v omezené době pelichání a přepeřování (Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008, Mougeot 2008). Dalším místem, kam můžou být pigmenty deponovány, je ramfotéka zobáku. Zbarvení zobáku, obvykle karotenoidního původu, může být také výrazným pohlavním znakem např. u kosa obecného (*Turdus merula*; Faire et al. 2003, Beata et al. 2008) nebo zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata*; Alonso-Alvarez et al. 2004a, McGraw et Ardia 2007). Zobák je plně keratinizovaný orgán (stejně jako vyvinuté peří), proto jeho zbarvení signalizuje spíše dlouhodobější kondiční stav zvířete (Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008).

### 3.2.2 Barevné ornamenty peří

Zbarvení peří je důležitou komunikační „sítí“ ptáků. Je druhově specifické, ale i v rámci jednoho druhu velice variabilní (Dale 2006). Může se lišit, ve větší či menší míře, mezi pohlavími (pohlavní dichromatismus), kdy samice jsou většinou méně výrazně zbarveni než samci (Bortolotti et al. 1996, Badyaev et Hill 2000; což nemusí platit např. v zimním období u tzv. „podzimního šatu“, kdy jsou si pohlaví barevně velice podobná). Některé ptačí druhy, hodně např. z řádu pěvců (*Passeriformes*) jsou z lidského pohledu označovány za pohlavně monochromatické, jelikož nejsme schopni detekovat rozdíly mezi zbarvením samce a samice (Eaton 2005, různé atlasy ptáků). Jak ale ukazuje studie Eaton (2005) toto označení je velice zavádějící. Ptáci, kteří mají schopnost vnímat světlo i v UV vlnových délkách, tyto barvy vnímají zcela jinak, a jak potvrdil jeho výzkum, více než 90% (z pozorovaných 139 druhů pěvců) těchto „monochromatických“ druhů, se ve skutečnosti z ptačí perspektivy vnímají jako pohlavně dichromatičtí. Mimo rozdílů ornamentů mezi pohlavími, je, jak už bylo naznačeno, zbarvení peří závislé i na období v roce, kdy se v době pelichání (jednou či dvakrát do roka) tvoří nové peří, s tím že na podzim můžeme i u jinak pestrých samců pozorovat úplně kryptické (př. kachny) nebo méně výrazné zbarvení (Veselovský 2001), což je prisuzováno buď

menší potravní dostupnosti, či větším energetickým a látkovým nákladům na obranyschopnost v zimním období (Hůrak 2000, Aguilera et Amat 2007). Ke změnám zbarvení mimo dobu pelichání může také docházet, a to mechanickým obrušováním (abrazí) per (Figuerola et Senar 2005, Delhey et al. 2010) nebo působením degradačních bakterií peří (viz. Clayton 1999). V neposlední řadě je značná variabilita ornamentálních znaků i v rámci jednoho pohlaví, kde může mít vliv věk, tělesná kondice, zdraví, původ jedince, místo původu jedince a jiné faktory.

Ráda bych zde zmínila tři základní barevné ornamenty peří ptáků (melaninové, karotenoidní a strukturní), co se podílí na úrovni jejich vyjádření, a co by tudíž mohly signalizovat. Již několik let se vědci snaží rozluštit obsah informací, které jsou předávány prostřednictvím těchto optických, navzájem původem se lišících sekundárních pohlavních znaků. Většina experimentálních studií ukazuje, že jednotlivé typy ornamentů zřejmě, vzhledem k různým faktorům, které je ovlivňují, nesou odlišnou informaci o kvalitě zvířete (viz další kapitoly). V poslední době ovšem vznikají hypotézy, které narážejí na fakt, že je zatím pouze velmi málo známo o biochemických metabolických procesech různých pigmentů uvnitř těla ptáků (Negro et al. 2001, Vinkler et Albrecht 2010), a proto tato rozdílnost v obsahu podávaných informací nemusí být úplně objasněná (Griffith et al. 2006, Dunn et al. 2010).

#### *Zbarvení karotenoidního původu*

Karotenoidní zbarvení peří je asi nejčastěji sledovaným ornamentem. Předpokládá se totiž, vzhledem k limitaci karotenoidů, jak v potravní dostupnosti, tak ve způsobu jejich využití, že jsou to znaky pro svého nositele nákladné, a tudíž mají rozhodující „slovo“ při pohlavním výběru. Expres karotenoidních ornamentů je závislá na nutriční kondici a zdraví zvířete (viz dále), a díky tomu může odrážet i kvalitu prostředí, ze kterého zvíře pochází (Hůrak 2000, 2001, Fitze et al. 2003, Ferns et Hinsley 2008; viz kapitola 4). Základní podmínkou tohoto zbarvení je dostatečný příjem potravy obsahující karotenoidní pigmenty (McGraw 2006a) a možnost investice energie, která je potřeba k efektivní absorpci pigmentů, následnému transportu a deponování do struktury per (Hill 2000). Vzhledem k duální funkci karotenoidů, kdy se kromě tvorby barevných znaků podílejí i na antioxidačních procesech a funkcích imunitní obranyschopnosti, můžou být právě

tyto investice do karotenoidních sekundárních pohlavních znaků omezovány stresovými vlivy prostředí (Lozano 1994, 2001).

Vědecké experimenty se tedy snaží, ať už v přirozeném prostředí nebo uměle, tyto stresové faktory a jejich vliv na ornamenty detekovat. Většina manipulačních studií proto probíhá v období přepeřování zvířat, tak aby bylo možno změny zbarvení zaznamenat. Hlavním stresovým faktorem je tedy potrava (viz kapitola 4). Snížení přísunu potravy vede ke zhoršení úrovně zbarvení, a to i v případě stále stejného přísunu karotenoidů (červené zbarvení hýla mexického, *Capodacus mexicanus*, Hill 2000), což potvrzuje teorii, že karotenoidní ornamenty jsou primárně závislé na kondici zvířete. Jestliže je jedinec kondičně slabý, snižuje se jeho schopnost efektivní asimilace karotenoidů z trávicích cest, a i přes neustálý přísun karotenoidů se nezlepšuje ani ornamentace ani schopnost imunitní obranyschopnosti (Mougeot 2008; test na žlutém zbarvení sýkor koňader, *Parus major*, Peters et al. 2011). Sytě zbarvený samec může být tedy preferován samicemi při pohlavním výběru z důvodu signalizace potravy schopnosti a dobré fyzické kondice.

Dalším stresovým faktorem je infikování různými druhy parazitů (ekto/endoparazitů). U samců zvonka zeleného (*Carduelis chloris*) bylo zjištěno, že aktivace imunitního systému výrazně snížila hladinu karotenoidů cirkulujících v krvi (o 25%) a chroma žlutého břišního zbarvení negativně korelovalo s imunitní odpovědí na antigeny bakterie *Brucella abortus* (Aguilera et Amat 2007). Stejně tak bylo negativně ovlivněno žluté zbarvení peří zvonka žlutého (*Carduelis tristis*) při infikování střevním parazitem *Isospora*, který přímo inhibuje absorpci esenciálních potravních složek (tedy i karotenoidů) z trávicího traktu ptáků (McGraw et Hill 2000a). Samozřejmě redukce úrovně karotenoidního zbarvení se vícenásobnými infekcemi různými parazity stupňuje (Cerro et al. 2010). Výsledky těchto výzkumů podporují teorii, že samice si za své reprodukční partnery volí samce s intenzivnějším karotenoidním ornamentem (MacDougall et Montgomerie 2003, Hill 2006), z důvodu možné signalizace určité geneticky dané rezistence vůči parazitům (hypotéza indikátorů rezistence vůči parazitům; Saino et al. 1999, Flegr 2005).

V neposlední řadě jsou karotenoidní ornamenty ovlivňovány hormony (Kimball 2006). Zvýšená hladina testosteronu (hlavní pohlavní hormon samců) totiž podporuje expresi sekundárních pohlavních znaků a zároveň určitým způsobem

potlačuje imunitní systém (Peters 2007). U karotenoidního zbarvení tato podpora, ale nemusí být úplně vždy podporou. Vyplavení velkého množství testosteronu způsobuje zvýšení oxidativního stresu v těle zvířete, což vyžaduje větší zapojení plasmových karotenoidů do antioxidačního procesu, tudíž může být oslabena imunitní odpověď na určitý patogen (Aguilera et Amat 2007, Peters 2007). Takže pouze ti jedinci, kteří dokážou imunologicky spolu-ustát vysokou hladinu testosteronu, mohou vytvářet ty nejvíce výrazné ornamenty (McGraw et Ardia 2007, Ardia et al. 2010), což opět může být rozhodující informací při pohlavním výběru. Ve studii Vinkler et Albrecht 2010 se uvádí, že za určitých podmínek mohou být karotenoidy metabolicky přeměněny na toxické deriváty. Proto se předpokládá, že zvířata pravděpodobně „balancují“ mezi udržováním karotenoidů pro ornamentální vyjádření a současně vylučováním karotenoidů z těla ven. Vysoká hladina testosteronu tedy může následným zvýšením biologické dostupnosti karotenoidů představovat určitý handicap pro zvířata i z tohoto hlediska.

Podíl dědičnosti na expresi karotenoidního zbarvení mláďat není příliš znám, viz (Mundy 2006). Existuje pouze několik málo prací, které prokázaly dědičnost úrovně vyjádření tohoto typu ornamentů. Např. studie Hill (1991) na hýlech mexických (*Carpodacus mexicanus*) zjistila, že červené zbarvení samců mláďat výrazně korelovalo se zbarvením otců. Intenzita červeného zbarvení peří samců tohoto druhu nijak nesignalizovala sociální postavení a konkurence schopnost samců v období mimo hnízdní období (McGraw et Hill 2000b).

#### *Zbarvení melaninového původu*

Melaninovým ornamentům je na rozdíl od karotenoidních méně přisuzována důležitost při pohlavním výběru. Důvodem toho může být např. fakt, že melaniny u mnoha druhů ptáků tvoří základ i pro méně výrazné krycí zbarvení (oproti pestrým barvám karotenoidního původu), nebo také to, že jsou syntetizovány uvnitř těla ptáků a nejsou tudíž potravně limitovány (Jawor et Breitwisch 2003). Navíc výsledky některých studií zabývajících se druhy s vícenásobným ornamentálním vyjádřením ukázaly, že exprese melaninových ornamentů nijak nesouvisela s fyzickou kondicí zvířat. Např. v experimentech na populacích zvonků zelených (*Carduelis tristis*) melaninový ornament hlavy těchto zvířat nebyl, co do velikosti plochy či sytosti zbarvení, ovlivněn přísunem potravy (Hill et al. 2009), ani nasazením střevního

parazita (*Isospora*; McGraw et Hill 2000a). Stejně tak nebyl potravním stresem ovlivněn rozsah ani intenzita hnědého zbarvení peří hlavy vlvovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) nebo černá skvrna hrdla vrabce domácího (*Passer domesticus*; McGraw et al. 2002).

Exprese melaninových ornamentů je více než kondici přisuzována genetické dědičnosti (McGraw et Hill 2000a, Mundy 2006, Roulin et al. 2007). U samců může velikost ornamentu signalizovat sociální postavení (dominanci, konkurenční schopnost) daného jedince (McGraw et Hill 2000a, McGraw et al. 2002, nebo viz kapitola 5.1). Velkou roli v tvorbě těchto znaků má opět i hormonální soustava (McGraw et al. 2002, Jawor et Breitwisch 2003). Práce Jawor et Breitwisch (2003) poskytuje poněkud širší pohled na melaninové ornamente. Pokud totiž určité stresové podmínky prostředí ovlivňují kondiční a zdravotní stav zvířete, tak mohou ovlivňovat i melanogenezi a následnou depozici těchto pigmentů do ornamentálního vyjádření. Navíc při samotné melanogenezi vnikají i některé toxické látky, které musejí být přeměňovány na netoxické formy (Griffith et al. 2006), což může podporovat teorii melaninových ornamentů jako indikátorů kvality a kondice jedince (prokázáno u volné populace lesňáčků žlutobrvých, *Oporonis formosus*; Parker et al. 2003) a schopnosti sebe-udržování zvířete.

V pokusech na odchycených lesňáčcích žlutohrdlých (*Geothlypis trichas*), kde byly srovnávány funkce úrovně žlutého zbarvení peří (krku, prsou a břišní části) karotenoidního původu a černé obličejové masky melaninového původu, bylo zjištěno, že velikost masky měla prokazatelnou úlohu jak v kompetitivním vztahu samců (schopnost obhajoby teritoria, potravy, samice), tak v pohlavním výběru samic (Tarof et al. 2005). V jiné studii na stejném druhu se preference samic pro karotenoidní či melaninové ornamente lišila mezi geograficky odlišnými místy v USA. Zatímco v New Yorku byli při pohlavním výběru spíše voleni samci se sytější žlutým zbarvením peří, ve Wisconsinu byli primárně preferováni samci s větší obličejovou maskou. Stejně tak byly velikost masky i úroveň žlutého zbarvení dobrým obrazem humorální imunity (samci s větší černou maskou měli vyšší hladinu imunoglobulinu G). Ornamente různého původu tedy mohou signalizovat podobné aspekty kvality zvířete (Dunn et al. 2010).

Velikost či intenzita zbarvení melaninového ornamentu může vypovídat i o kvalitě rodičovské péče a investici do reprodukce (zjištěno u salašníka modrého, *Sialia sialis*; Siefferman et Hill 2003, i u sýkor viz kapitola 5.1).

### *Strukturní ornamenty*

Strukturní ornamenty peří jsou dány působením a rozptylem světla v daných mikrostrukturách peří, někdy i v kombinaci s podkladovou vrstvou pigmentů (Veselovský 2001). Existuje tedy více typů strukturního zbarvení peří (vzhledem ke struktuře per, případně druhu pigmentu). Buďto se jedná o nepigmentované rohovinové struktury per, které rozptylem světla emitují bílou barvu (Prum 2006). Nebo velice často pozorované sytě modré barvy způsobené tzv. Tyndallovým jevem, který vzniká rozptylem světla ve strukturách per tvořených rozšířenými větvemi bez paprsků s podkladovou vrstvou melaninových pigmentů, která je navíc místy obklopována vzdušnými komůrkami (Veselovský 2001). Dalším častým znakem jsou tmavě modré až modročerné lesklé barvy vzniklé odrazem světla od jemných struktur per (tenké odrazové lístky) s melaninovým základem (Veselovský 2001). Strukturní barvy jsou převážně vyjadřovány v ultra-fialové (UV) oblasti ptáky viditelného spektra (Prum 2006; viz kapitola 3.3), proto jsou tyto ornamenty pozorovány zejména z hlediska významu UV podnětů v komunikaci ptáků (Hill 2006).

Hunt et al. (1999) se ve svém experimentu na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) snažili pomocí manipulace s UV-modrým reflektovaným světlem ze strukturního ornamentu peří hlavy (modrá korunka) sýkor zjistit, zda mají tyto signály vliv na výběr pohlavního partnera (testovaný oboupohlavní výběr). Manipulace proběhla pomocí UV blokujících a UV propustných filtrů. Ve výsledku byly u obou pohlaví zaznamenány významné preference pro jedince s UV propustným barevným vyjádřením. U stejného druhu na mládětech byl u UV-modrého zbarvení ocasních per zaznamenán pohlavní dichromatismus (samci více UV posunuté zbarvení než samice; Johnsen 2003, Peters et al. 2007) a byla zjištěna pozitivní korelace mezi sytostí (chroma) UV-modrého zbarvení ocasních per a fyzickou kondicí (bodymass) mláděat (Johnsen et al. 2003). Pozitivní vztah mezi fyzickou kondicí (vyjádřena poměrem přírostu per, ptilochronologií) a úrovní barveného vyjádření (definovaného kombinací jasů, intenzity, kontrastu a tónu barvy



(hue)) modro-černého UV zbarvení peří jacarini modročerného (*Volatinia jacarina*) potvrdil i Doucet (2002). Asi jediná experimentální studie, která prokázala přímo kondiční závislost strukturních ornamentů je McGraw et al. (2002), která studovala vliv potravního stresu v době přepečování na úroveň tmavě černého iridescentního zbarvení samců vlvovce hnědohlavého (*Molothrus ater*). Výsledky ukázaly, že exprese strukturního zbarvení jedinců vystavených potravnímu stresu byla silně redukována (barva, jas i sytost) oproti úrovni vyjádření ostatních zvířat.

Johnsen et al. (2003) při sledování úrovně strukturního zbarvení ocasních per mláďat sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) potvrdil prokazatelný efekt dědičnosti tohoto znaku (po otci) v parametru barvy (hue). Co se týče signalizace reprodukční úspěšnosti, bylo zjištěno u strukturního zbarvení salašníka modrého (*Sialis sialis*), že samci s více UV posunutou hodnotou barvy (hue) odchovali více mláďat než samci méně UV zbarvení (Siefferman et Hill 2003). Alonso-Alvarez et al. (2004b) navíc zjistili, že vyjádření UV-modré korunky sýkory modřinky souviselo i s dominancí v kompetitivních vztazích samců.

Výsledky těchto několika zmíněných studií tedy naznačují, že úroveň vyjádření strukturního ornamentu může být kondičně závislá a může indikovat reprodukční úspěšnost či dominantní postavení samců. Oblast strukturních ornamentů je ovšem zatím v porovnání s karotenoidními nebo melaninovými ornamenty poměrně málo prozkoumána, a na potvrzení těchto teorií je třeba ještě dalších výzkumů.

### **3.3 Analýza sekundárních pohlavních znaků ptáků**

Barva není dána pouze vlastnostmi objektů či organismů a světelnými podmínkami, ale hlavně také anatomicky a fyziologicky danou citlivostí jejího pozorovatele na tyto podněty (Andersson et Prager 2006). Vzhledem k tomu, že oko ptáků se od lidského oka liší, v tomto případě především v počtu a stavbě čípků v sítnici oka (většina ptáků 4 až 5 typů čípků, Veselovský 2001), vnímají ptáci barvy zcela odlišně než lidé. Ptáci jsou schopni vnímat světlo vlnových délek přibližně 315 až 700 nm (lidským okem viditelné spektrum okolo 400 až 700 nm, Cuthill 2006), s tím že čípký jsou citlivé na světlo v rozmezí 360 až 640 nm (Veselovský 2001). Přestože citlivost těchto světločivých buněk se v daných oblastech světelného spektra může u různých taxonomických druhů lišit, většina ptáků je schopna vnímat barvy i

ve spektru ultra-krátkých vlnových délek (UVS – „ultra-violet sensitive“, Cuthill 2006), které člověk není schopen zachytit. Toto relativně nedávné zjištění rozšířilo prostor pro studium optických signálů a komunikace ptáků (Bortolotti 2006, viz kapitola 3.2.2 strukturní ornamenti). Neustálé novodobé technické pokroky nám v současné již poskytují prostředky, díky kterým je možno zaznamenávat i námi neviditelné oblasti světelného spektra (viz kapitola 3.3.2).

### 3.3.1 Barevný systém

K popsání a definování vzniku různých škál barev bylo vytvořeno několik barevných systémů. Jeden z prvních modelů vytvořili Young, Maxwell a von Helmholtz okolo roku 1800, a to tzv. RGB barevný model, kde celá škála barev vzniká mícháním aditivních (základních) barev červené, zelené a modré. Na tomto systému fungují např. televizní a počítačové monitory (Montgomerie 2006). Poněkud detailnější představu o vzniku a složení barev poskytl A. Munsell roku 1930, který stanovil tři základní parametry tzv. HSB systému: základní barvu (hue), „čistotu“ nebo intenzitu dané barvy (saturation, chroma) a jas (brightness, lightness) pohybující se na stupnici šedi mezi černou a bílou, který je nezávislý na předchozích dvou parametrech (Montgomerie 2006). HSB systém je vhodný pro porovnávání barev a je velice využívaný. Následně bylo mezinárodní komisí (*Commission Internationale de l'Éclairage*) vytvořeno několik matematických barevných modelů (CIE XYZ, CIE LAB, CIE LCH), které jsou složeny z nezávislých parametrů hue, chroma a lightness (Montgomerie 2006). Mezi moderní nejvíce využívané patří CIE LCH barevný systém (Quesada et Senar 2006).

### 3.3.2 Způsoby měření barvy a její vyhodnocování

Existuje více metod, jak můžeme detekovat zbarvení. Nejstarším je porovnávání barev ornamentů (peří, kůže) s barevnými vzorníky či standardy za určitých stálých světelných podmínek (použili ve svém výzkumu např. Eeva et al. 1998). Tato metoda je ovšem závislá na subjektivním posouzení člověka, který barvy hodnotí (Montgomerie 2006).

Pro získání objektivnějších výsledků, je možno použít některý z dnes již naprosto běžných počítačových grafických softwarů, jako je např. Adobe Photoshop<sup>TM</sup>, Canvas<sup>TM</sup>, Corel Paint<sup>TM</sup> a jiné (Senar et al. 2003, Fitze et Richner

2002, Fitze et al. 2003, Surmacki et Nowakowski 2007, Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008, Vinkler et al. 2011), ve kterých je možno zpracovávat obrazové záznamy ornamentálního vyjádření zvířat v digitální (či digitalizované) podobě (Montmerie 2006), pořízené fotoaparátem či scannovacím zařízením. Programy pak vyhodnocují parametry barvy v HSB či RGB systému barev (viz předchozí kapitola). Ovšem i tato již modernější metoda má určité nevýhody. Barva je totiž závislá na kvalitě snímku a světelných podmínkách, za kterých byl pořízen. Proto chceme-li použít metodu grafického zpracování je nutné tyto faktory standardizovat (tzn. např. pořizovat snímky v tmavém prostředí, kde bude námi nadefinovaný světelný zdroj a kde odražené záření nebude rozptylováno okolním prostředím). Dalším úskalím této (i předchozí) metody je, že nedokáže měřit reflektované světlo pod úrovní viditelného světla (400nm; Montmerie 2006). Tudíž nezískáme úplnou informaci, pokud se zabýváme vnitrodruhovou komunikací ptáků pomocí barev.

V současné době je nejmodernější a nejvíce používanou metodou spektrální analýza barev pomocí spektrofotometru (Ocean Optics model S2000 nebo USB 2000, Avantes; Hórak et al. 2000, 2001, Johnsen et al. 2003, Quesada et Senar 2006, Isaksson et al. 2007, Mougeot 2008), který je schopen spolehlivě měřit množství reflektovaného záření v celém ptáky-viditelném světelném spektru (Andersson et Prager 2006). Světelným zdrojem jsou zde halogenové (wolfram-halogenové, deuterium-halogenové) lampy (Ocean Optics HL2000, Avantes AvaLight-HAL), které poskytují světlo ve spektru přibližně 380-700 nm o slabých krátkých vlnách (Andersson et Prager 2006). Odražená část tohoto záření je pak měřicí sondou snímána a vyhodnocována v počítačovém programu (CSpec<sup>TM</sup>, OOIBase<sup>TM</sup>, AvaSoft<sup>TM</sup>; Andersson et Prager 2006), jehož výstupem je křivka, zobrazující množství reflektovaného světla (reflektance [%], ozn. R) v daných vlnových délkách (obvykle 300-700 nm). Z těchto naměřených dat je třeba vypočítat hodnoty jasů (brightness, lightness), barvy (hue) a sytosti (saturation, chroma). Jas je dán součtem všech reflektancí (total brightness) nebo jejich průměrem (mean brightness), kde zprůměrovaný jas je považován za objektivní index pro srovnávání jak mezi jedinci, tak i mezi jednotlivými druhy (Montmerie 2006). Hodnota barvy je nejčastěji definována jako vlnová délka, ve které byla dosažena nejvyšší hodnota reflektance ( $\lambda_{Rmax}$ ; Johnsen et al. 2003), nebo v případě oscilující křivky s nejasným jedním vrcholem jako střední vlnová délka mezi minimální a maximální hodnotou

reflektance ( $\lambda_{R_{mid}}=[R_{max}+R_{min}]/2$ ; Mougeot 2008). Sytost nebo také čistota barvy je v analýzách nejsledovanějším parametrem, jelikož právě v této oblasti se zvířata, jak mezi populacemi jednoho druhu, tak i v rámci jedné populace liší. Lze ji stanovit různými způsoby, závisí na konkrétním znaku, který sledujeme (viz. Montgomerie 2006, vlastní práce kapitola 6.2).

Co se týče samotného měření barvy peří spektrometrem, může probíhat buď ihned v terénu přímo zvířatech, jak popisují např. Doucet a Montgomerie (2003), kde je ovšem určité riziko při manipulaci s tímto poměrně křehkým přístrojem v otevřené krajině, nebo později v laboratoři měřením navrstveného vzorku peří, které bylo v terénu odebráno při odchycích, jak použili např. Siefferman et Hill (2004). Přestože při odběru vzorku per jsou zvířata vystavena většímu stresu, má tato metoda určité výhody. Skladování sbírkového peří umožňuje případné opakování měření či poskytuje materiál pro jiné následující analýzy (Quesada et Senar 2006). Chemické změny v barvě per už prakticky nejsou možné. K vyblednutí peří může dojít pouze za určité dlouhodobé archivace vzorků, nesprávného způsobu skladování (např. nadměrným působením světla a jiných znehodnocujících faktorů; Veselovský 2001) či narušením struktury nějakými degradačními bakteriemi peří (Quesada et Senar 2006). Co se týče porovnání těchto dvou metod ve výsledcích měření, jak ve svém výzkumu zjistili Quesada et Senar (2006), při dodržení minimální vrstvy peří 10-15 kusů v kupičce, kdy lze co nejpravděpodobněji zachytit parametry barvy peří daného jedince, není ve výsledcích z terénu a z laboratoře signifikantní rozdíl.

## 4. Vliv kvality prostředí na ornamentální vyjádření ptáků

Expres ornamentálních znaků určitými způsoby odráží kvalitu prostředí, ve kterém se jedinec vyskytuje a shání potravu, nebo v případě mládřat v jakých podmínkách byli odchováni. Kvalitu prostředí lze definovat různými způsoby. Hlavním pojítkem všech těchto definic je ale prakticky téměř vždy otázka potravní dostupnosti a kvality potravy. Ve studii Fitze et al. (2003) na sýkorách koňadrách (*Parus major*) bylo zjištěno, že úroveň karotenoidního zbarvení závisí na přísunu karotenoidních složek v potravě mládřat bezprostředně po vylítnutí, a následně po celou dobu kdy je rodiče krmí. Tato manipulační studie ukázala, že přísun potravy je v tomto případě limitován počtem vylíhnutých mládřat ve snůšce. Dále bylo např. zjištěno, že mládřata sýkor odchovaná v městském prostředí nesou méně výrazné žluté břišní zbarvení (měřena absorbance luteinu) než mládřata odchovaná v lesním prostředí (Hörak 2000). Což by se dalo vysvětlit jak větší a kvalitnější potravní dostupností lesních ekosystémů, tak větší potřebou vynakládání karotenoidních pigmentů na odstraňování volných radikálů a na obranyschopnost mládřat v městském prostředí (Isaksson 2007). Související studie srovnávající vliv různé úrovně lesního ekosystému (velký/malý les, větší/menší potravní nabídka) na žluté zbarvení sýkor koňader (*Parus major*) a sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*), ukázala, že peří sýkor koňader (sameců i samic) pocházejících z většího lesa mělo vyšší hodnotu zbarvení (hue) než peří zvířat z plošně menšího lesního ekosystému, zatímco rozdíly v sytosti barvy (chroma) nebyly významně vázány na lokalitu (Ferns et Hinsley 2008).

V ČR se vlivem původu a prostředí na karotenoidní ornamenty mládřat sýkory koňadry zabývali Matrková et Remeš (2009). Kdy se manipulací s mládřaty ve hnízdech (cross-fostering) se snažili zjistit, zda sytost žlutého břišního ornamentu mládřat bude nějakým způsobem souviset s expresí ornamentů biologických rodičů, nebo zda bude ovlivněna spíše prostředím, ve kterém byla mládřata odchována. Nezjistili ovšem žádný průkazný vztah, který by naznačoval vliv biologických či „adoptivních“ rodičů na intenzitu zbarvení, ani významný vliv prostředí, kde byla mládřata odchována. Tyto vlivy se projevily pouze u tělesných charakteristik, jako je délka běháku (dědičnosti i prostředí) nebo tělesná váha mládřat (větší mírou prostředí).

Co se týče melaninových ornamentů, Norris (1990a) u mláďat sýkory koňadry nezaznamenal vztah mezi velikostí černého pruhu a prostředím, ve kterém byly vychovány (kvalita prostředí definována tělesnou váhou mláďat ve hnízdech). V pokusu Roulin et al. 2007 na mláďatech sovy pálené (*Tyto alba*) a puštíka obecného (*Strix aluco*) bylo naznačeno, že celkový poměr růstu mláďat byl ovlivněn prostředím (manipulačně zvětšené snůšky jako chudší prostředí/redukované snůšky jako bohatší prostředí), ve kterém byli odchováni nepůvodními rodiči. Byl nalezen pozitivní vztah mezi úrovní feomelaninových (hnědo-červených) ornamentů peří „adoptivních“ rodičů a rychlostí růstu mláďat v bohatším prostředí.

Možná závislost strukturních ornamentů na podmínkách prostředí byla naznačena v experimentální studii na vlhovci hnědohlavém (*Molothrus ater*), kde úroveň UV zbarvení ornamentu byla negativně ovlivňována potravním stresem (McGraw et al. 2002; viz kapitola 3.2.2 strukturní zbarvení).

#### *Znečištění životního prostředí*

Kvalita prostředí může být vyjádřena i různými znečišťujícími látkami antropogenního původu. Několik výzkumů se zaměřilo na negativní působení polutantů prostředí na ornamentální vyjádření ptáků. Eeva et al. (1998) sledovali vliv reziduí těžkých kovů a velkého množství sirných oxidů (SO<sub>2</sub>), které byly emitovány do ovzduší během provozu měděné hutě na okolní lesní ekosystém. S narůstající vzdáleností od zdroje znečištění se zvyšovala abundance larev hmyzu (housenek), které jsou hlavní potravní složkou a zdrojem karotenoidních látek ptáků. Ve stejném gradientu byla zjištěna i vzrůstající intenzita žlutého zbarvení různých populací mláďat sýkory koňadry (hodnoceno pomocí šesti stupňového vzorníku žluté barvy). Tyto výsledky ukazují, jak látky znečišťující ovzduší mohou prostřednictvím potravy nepřímo ovlivnit expresi barevných ornamentů.

Přímé ovlivnění polutanty zdůraznili např. Camplani et al. (1999), kteří se věnovali studii populací vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) z oblastí (Ukrajina: Černobyl a Kanev, Dánsko: Kraghede) o různé intenzitě zasažení radiací, která byla v obrovském množství uvolněna při ničivé havárii jaderné elektrárny v Černobylu na Ukrajině v roce 1986. Očekávané výsledky byly potvrzeny a Černobylská populace vlaštovek měla značně sníženou imunitní obranyschopnost (nízká hladina lymfocytů, imunoglobulinů aj. imuno-stimulačních látek) a u samců byla zjištěna signifikantně

nižší úroveň sytosti červeného zbarvení ornamentu peří čela a krku melaninového původu (feomelaniny; Jawor et Breitwisch 2003), u samic tato redukce prokázána nebyla. Může to být vysvětleno nižšími náklady samic na zbarvení, nebo větší citlivostí samců na působení volných radikálů (zpozorován i větší vliv mutací; Camplani et al. 1999). Byl zaznamenán také velký počet výskytu částečného albinismu v černobylylských populacích. Následky tehdejší havárie byly velice závažné a buněčné mutace způsobené vlivem radioaktivních látek jsou a i nadále budou znatelné.

Znečištěním těžkými kovy (především kadmium a olovo) prachovými částicemi PM10 produkovanými v blízkosti hutí barevných kovů se zabývali i Geens et al. 2009, kteří zjistili, že v nejméně znečištěných místech (v blízkosti hutí) měly karotenoidní ornamenty peří sýkor koňader (jak mláďat, tak dospělců) slabší zbarvení (chroma) než v méně znečištěných oblastech, s tím že u mláďat byla zjištěna i zvýšená celková antioxidační aktivita (TAA). Podobně u mořských ptáků (racka středomořského, *Larus michahellis*) byl zaznamenán subletální negativní vliv (kontaminace potravy, ne přímý kontakt) uniklých palivových ropných látek na zdraví (zvýšená hladina plasmových karotenoidů a vitamínu E) a karotenoidní ornament zobáku těchto ptáků (červená skvrna zobáku nejmenší u kontaminovaných zvířat; Pérez et al. 2010).

Mezi parametry kvality prostředí může patřit i výskyt a vliv různých parazitů (viz kapitola 3.2.2), který bude do celkového shrnutí vlivu podmínek prostředí na ornamenty ptáků (viz příloha č. 1) také zahrnut.

## 5. Vlastní práce

*Analýza exprese karotenoidních a melaninových ornamentů samců sýkory koňadry a zjištění vztahu k individuální kondici a kvalitě prostředí teritoria*

### 5.1 Úvod

Sýkora koňadra (*Parus major*), druh čeledi sýkorovitých (*Paridae*), řádu pěvců (*Passeriformes*; Šťastný et Hudec 2011), je jedním z ideálních ptačích druhů pro studium vícenásobných barevných ornamentů. Disponuje jak melaninovým ornamentem (černý břišní pruh), tak karotenoidním zbarvením (žluté peří břišní strany), i strukturními ornamenty (černá lesklá hlava, modrošedé zbarvení křídel a ocasní části). Jedná se o palearkticky rozšířený stálý druh, v ČR celoplošně početně zastoupený v lesích všech typů (cca do 1200 m.n.m.), i v blízkosti lidských obydlí a městských částí (parky, sady; Šťastný et Hudec 2011). Samci jsou monogamní a teritoriální (Norris 1990). Hnízdí převážně v budkách a dutinách stromů, a to dvakrát za hnízdní období (vrcholná doba hnízdění duben až květen), péči o potomstvo zastávají oba rodiče (Šťastný et Hudec 2011). Potravu tvoří hlavně hmyz a larvální stadia hmyzu (housesky; viz Perrins 1991), pavouci, rostlinné plody a semena (slunečnice, buku, ořešáku; Šťastný et Hudec 2011). Druh je pohlavně dichromatický. Samci mají větší střední melaninový pruh (zasahuje od prsou až na spodinu břišní) než samice (Norris 1990, Šťastný et Hudec 2011). Žluté ventrální zbarvení je také výraznější u samců než u samic (Hörak 2001, Ferns et Hinsley 2008). Doba přepeřování v červenci až září, po hnízdním období (Šťastný et Hudec 2011).

U sýkor koňader (jako u jiných druhů, viz rešerše) nebyla zjištěna kondiční závislost melaninového břišního pruhu vzhledem k věku, pohlaví, lokalitě, ani roku pozorování (Senar et al. 2003). Některé studie ukázaly, že velikost melaninového ornamentu může být negativně ovlivněna např. působením ektoparazitů (Fitze et Richner 2002), nebo v případě mláďat oxidativním stresem (Galván et Alonso-Alvarez 2008). Šířka melaninového pruhu samců sýkor indikovala sociální postavení samců v období zimních hejn, kdy je dána určitá hierarchie (samci s větším pruhem se chovali dominantně, ti s méně výrazným pruhem se podřizovali; pokus Järvi et Bakken 1984), reprodukční úspěšnost (samci se širokým pruhem se párovali se



samicemi s většími snůškami; Norris 1990a) a kvalitu rodičovské péče samce (Norris 1990b). Nebyla nalezena žádná souvislost mezi melaninovým pruhem a kvalitou prostředí (Norris 1990a, viz rešerše).

Naproti tomu žluté karotenoidní zbarvení peří sýkor se ukazuje jako kondičně závislé (Senar et al. 2003, Peters et al. 2007, 2011) a je silně ovlivňováno kvalitou prostředí (Hõrak 2000, 2001, Geens et al. 2009; viz rešerše). Hõrak (2001) také sledoval vliv krevního parazita *Haemoproteus* na karotenoidní ornamenty populace sýkor koňader. Reakce tónu barvy (hue) žlutého zbarvení byla v této souvislosti věkově a pohlavně odlišná. Zatímco u mláďat (samců i samic) nenakažení jedinci vykazovali vyšší hodnotu barvy než nakažení, u dospělých zvířat tomu bylo naopak. Dospělí nakažení samci měli vyšší hladinu zbarvení než zdraví samci a u samic neměla infekce na zbarvení takřka žádný vliv. Toto se dá vysvětlit jak získáním určité imunity vůči parazitům s věkem zvířat, tak v případě samců většími investicemi energie a látek do zbarvení k posílení svých šancí při pohlavním výběru samic. I přes prokazatelnou antioxidační úlohu karotenoidních pigmentů (Lozano 1994, Griffith et al. 2006, Vinkler et al. 2010), nebyl v žádné studii nalezen přímý vztah mezi sytostí karotenoidních ornamentů a celkovou antioxidační aktivitou (TAA, Total antioxidant activity) mláďat ani dospělců sýkory koňadry (Tummeleht 2006, Isaksson 2007, Geens et al. 2009). Tschirren et al. (2003) zjistili významný vliv dědičnosti na žluté zbarvení mláďat sýkor.

Strukturním ornamentem černého peří hlavy sýkory koňadry (koruna) se zabývali Hegyi et al. (2007). Studie ukázala, že zvířata v lepší fyzické kondici tvořili tmavější černé zbarvení (nižší hodnota jasu). Výsledky dále naznačovaly, že UV reflektance tohoto znaku, že by mohla nést informace o pohlaví a kvalitě jedince, a že by mohla hrát určitou roli v oboustranném pohlavním výběru. Na podporu této hypotézy je ovšem třeba ještě více dalších výzkumů.

Na základě získaných dat a literatury (viz rešerše) byly analyzovány dva polymorfní ornamentální znaky sýkory koňadry (*Parus major*), a to šířka středního melaninového pruhu a sytost (chroma) žlutého zbarvení břišního peří karotenoidního původu. Následně jsme se snažili statistickými analýzami vysvětlit variabilitu těchto znaků pomocí zjištěných dat u odchycených jedinců (Vinkler et al. 2011, nepublikovaná data), tedy hlavně pomocí kondice, definované poměrem hmotnosti a

délky tarsu (bodymass), a úrovně kvality jejich prostředí (teritorií), vyjádřené obsahem znečišťujících látek v ovzduší. Vzhledem k výsledkům předchozích výzkumů na sýkorách koňadrách bylo očekáváno zjištění pozitivního vztahu mezi kondicí zvířete a expresí žlutého zbarvení peří v parametru sytosti (chroma) barvy. Dále pak že samci z oblastí s vyšším znečištěním budou vykazovat o něco horší kondiční stav a bude negativně ovlivněna sytost karotenoidního ornamentu. Vztah kondice a velikosti plochy pruhu byl, vzhledem k zjištění většiny předchozích výzkumů, predikován pouze s malou pravděpodobností. Zajímalo nás ovšem, vzhledem k tomu, že se tím u sýkor zatím nikdo nezabýval, zda bude melaninový ornament ovlivněn znečištěním. Souvislost mezi úrovní žlutého zbarvení a šířkou pruhu nebyla předpokládána.

## 5.2 Metodika

K této studii mi byly poskytnuty materiály získané v rámci grantového projektu GAČR 505/10/1871, navrhovatel J. Bryja. Terénní práce probíhala na přelomu dubna a května roku 2010 v různých regionech ČR. Na základě dostupných dat o znečištění ovzduší na internetovém portálu Českého hydrometeorologického ústavu (ČHMÚ 2012) bylo vybráno 13 lokalit s lišícím se obsahem PM10 částic v ovzduší (příloha č. 2), kde bylo pomocí ornitologických sítí odchyceno celkem 57 samců sýkory koňadry (*Parus major*) ve věku od 1 do 2 let. Každému jedinci byl odebrán vzorek krve, zjištěna váha (s přesností 0,5g), změřena délka tarsu levé nohy (s přesností 0,01 mm). Dále byl pořízen digitální snímek ornamentů břišní strany (pomocí stolního scanneru Epson Perfection V30, snímané sklo přístroje bylo navíc opatřeno papírovým měřítkem a barevnými standardy). Nakonec byl odebrán vzorek peří (několik krycích per břišní části, jedno rýdovací pero). Všechna zvířata byla poté opět ihned vypuštěna. Vyšetření hematologických znaků (množství hematokritu, počet leukocytů a imaturních erytrocytů) z krevních odběrů (Vinkler et al. 2011, nepublikovaná data) i analýza ornamentů probíhali dále v laboratoři.

### *Analýza ornamentů*

Šířka středního melaninového pruhu sýkor byla určena prostřednictvím scansnímku, které byly vyhodnocovány nástroji grafického softwaru Adobe Photoshop

CS3 verze 10.0.1. U snímků bylo definováno měřítko (1cm=80pixelů) dle přiloženého standardu. Oblast měření plochy pruhu byla vymezena do délky pěti cm od počátku pruhu, který byl stanoven v úrovni, kde černé peří hlavy a krku sýkor přechází po stranách (bocích) na žluté peří břišní části (M. Vinkler, VI. 2011, in verb). Tím byla zajištěna stejná pravděpodobnost zachycení reprezentativní části ornamentu u všech zvířat. V takto definovaném prostoru byla ručně vybrána (nástrojem Lasso Tool) plocha středního melaninového pruhu. Protože žlutá břišní pera karotenoidního původu jsou na své bázi černá, byl výběr volen ručně, aby byla co nejpravděpodobněji vystihnuta plocha pruhu i u „pocuchaných“ oblastí břišního peří. Velikost vybrané plochy byla spočítána pomocí funkce Record Measurements. Výsledky byly zaznamenány a následně vyhodnocovány ve statistických analýzách.

Měření barvy žlutého břišního peří sýkor proběhlo dvěma metodami, a to z digitálních scan-snímků (viz předchozí kapitola) v programu Adobe Photoshop CS3 a spektrální analýzou sebraných vzorků žlutého peří pomocí spektrofotometru. Barva byla vyhodnocena v tzv. HSB barevném systému (hue, saturation a brightness; Montgomerie 2006). Při první metodě byly všechny snímky nejdříve standardizovány: pomocí výběrového kapátka 11x11 pixelů byla provedena kalibrace barev bílá, šedá (50%) a černá (100%) podle barevných standardů (kromě černé, brána z tmavého pozadí). Poté byly odečteny hodnoty žlutého standardu (H=54°, S=73%, B=100%), které sloužily jako ověření správnosti kalibrace. V oblasti žlutého peří každého jedince bylo ručně vybráno deset bodů, rovnoměrně rozmístěných po celé břišní části. Výsledná barva zvířat byla vypočítána jako průměr hodnot HSB těchto bodů (Vinkler et al. 2011).

Ke spektrální analýze vzorků peří byl použit spektrofotometr Avantes 2048 propojený se softwarem Avasoft 7.0 (ke zpracování dat), který měřil transmitované (propuštěné) množství světla v rozmezí vlnových délek 300-700 nm. Ze vzorku peří každého jedince byla vytvořena vrstva deseti per (Quesada et Senar 2006), která byla fixována na podložní sklíčko. Černá báze navrstvených per byla zakryta, aby bylo možno měřicí sondou snímat pouze žlutou karotenoidy zbarvenou část. Měřicí sonda byla přikládána vždy pod stejným úhlem (držák na sondu s úhlem 45°) po směru struktury pera. Každá kupička deseti per byla 6krát přeskládána a přeměřena, čímž byl eliminován vliv volby pořadí per ve vrstvě. Z naměřených transmitancí (ozn. T) daných vlnových délek byly spočítány vybrané parametry barvy: jas definován jako

součet  $R_{300-700}$  (total brightness), barva (hue) jako střední vlnová délka mezi minimální a maximální hodnotou reflektance ( $\lambda_{R_{mid}} = [R_{max} + R_{min}] / 2$ ), sytost (saturation, chroma) obecně jako  $(R_{max} - R_{min}) / R_{average}$  (pro UV oblast světelného spektra 300-400 nm, ozn. *UVchroma*, a oblast lidským okem viditelného světla 400-700 nm, ozn. *Ychroma*) (Montgomery 2006). Důležitým parametrem byla sytost v oblasti vlnových délek, kde absorbují karotenoidní pigmenty (450-700 nm), označena *Ychroma* a definována jako  $((R_{700} - R_{450}) / R_{700})$ ; Johnsen et al. 2003) a analogický parametr saturace vypočítaný pro žlutou barvu (ozn.  $YS_I$ ) odpovídající sumě reflektancí od 550 do 625 nm vydělené celkovým jasnem (Montgomery 2006, Dunn et al. 2010).

### *Statistické vyhodnocení*

Statistické vyhodnocení výsledků analýz ornamentů a získaných dat bylo provedeno v softwaru R 2.15.0 (R Development Core Team 2008). Nejprve byla vypočítána opakovatelnost (*repeatabilita*) metody měření spektrometrem dle Lessells&Boag 1987, kdy byla porovnávána dvě měření na deseti jedincích (kupička deseti per každého jedince byla 6krát přeskládána). Byl vypočítán koeficient proměnlivosti a Pearsonův korelační koeficient mezi jednotlivými znaky. Dále vztah melaninového a karotenoidního ornamentu byl testován pomocí lineárních modelů (LM). V prvním modelu ( $n=57$ ) vysvětlovanou proměnnou byla *Ychroma*; vysvětlujícími proměnnými: lokalita (kategorická proměnná), délka tarsu, kondice, absolutní počet leukocytů, počet imaturních erytrocytů. Protože interpretace interakce dvou kontinuálních proměnných je poměrně obtížná, byla do modelu zahrnuta kategorická proměnná lokalita, která koreluje se znečištěním. Do modelu tak tedy mohly být zahrnuty i dvojnásobné interakce mezi lokalitou a zbylými kontinuálními proměnnými. Model 2 byl sestaven stejně jako předchozí model, s tím rozdílem, že vysvětlovanou proměnnou zde byla plocha černého pruhu. Ke stanovení minimálního adekvátního modelu (MAM) byly analýzou rozptylu (ANOVA test) z plného modelu odstraňovány vysvětlující proměnné s nízkou hladinou signifikance ( $p > 0.05$ ).

### 5.3 Výsledky

Metoda stanovení žlutosti krycího peří spektrální analýzou měla vyhovující hodnotu opakovatelnosti u parametrů *Ychroma* ( $r=0.65$ ), *Vchroma* ( $r=0.68$ ) a  $YS_I$  ( $r=0.58$ ). Velice nízká opakovatelnost vyšla u parametru *UVchroma* ( $r=0.19$ ), proto s ním dále nebylo počítáno. Vyšel statisticky významný vztah mezi dvěma metodami měření žlutosti peří (analýzou digitálních snímků a spektrální analýzou) v hodnotách saturace (*Saturation*~*Ychroma*;  $n=57$ ,  $r=0.73$ ,  $p < 0.001$ ). Nejvíce variabilním znakem byl absolutní počet leukocytů, dále pak počet imaturních erytrocytů a koncentrace znečištění (tab. č. 1). Variabilita ostatních znaků byla velice nízká (tab. č. 1). Byla potvrzena signifikantní korelace mezi hodnotami *Ychroma* a  $YS_I$  ( $n=57$ ,  $r=0.92$ ,  $p < 0.001$ ; tab. č. 2). Do výsledného statistického modelu byla tedy použita pouze jedna z nich (*Ychroma*).

Nebyly zjištěny žádné korelace mezi šířkou melaninového ornamentu a sytostí žlutého zbarvení (tab. č. 2). Pozitivně koreloval počet leukocytů s kondicí zvířat ( $n=57$ ,  $r=0.31$ ,  $p=0.027$ ; tab. č. 2, obr. č. 4). Byla potvrzena negativní korelace mezi počtem leukocytů a lokalitou (tab. č. 2), která byla definována koncentrací znečištění (obr. č. 1).

Byla zjištěna signifikantní závislost mezi *Ychroma* a celkovým počtem leukocytů v interakci s odchytovou lokalitou, samostatně tato závislost neplatila (tab. č. 3). Kondice samců se ve výsledném modelu neprojevila jako významná proměnná. Nebyla zjištěna žádná významná závislost mezi velikostí plochy pruhu a vysvětlujícími proměnnými (tab. č. 4).

### 5.4 Diskuse

V naší studii velikost plochy melaninového ornamentu nijak nevytvářela o kondici samců, stejně jako u Senar et al. (2003; kondici vyjadřovali poměrem růstu per), a jako u melaninových ornamentů i některých jiných druhů (McGraw et al. 2002, Hill et al. 2009, viz rešerše). Nebyla vůbec zaznamenána ani tendence samců s lepší kondicí (vyšší bodymass) tvořit výrazný pruh (obr. č. 2). Vlivem kvality prostředí na velikost černého pruhu mláďat sýkor se zabývala práce Norris (1990a, viz rešerše), kde tento vztah také nebyl prokázán. Konkrétně vlivem znečištění na melaninové ornamenty se zatím nikdo příliš nezabýval, mimo Camplani et al. 1999

(viz rešerše). Podobně jako v experimentální studii Senar et al. 2003, nebyla ani ve výsledcích naší studie zjištěna žádná souvislost mezi šířkou břišního pruhu a sytostí (intenzitou) žlutého ventrálního zbarvení peří sýkor.

Přestože ve většině studií (na sýkorách koňadrách, i na jiných druzích) byla potvrzena kondiční závislost karotenoidních ornamentů (Hill 2000, Johnsen et al. 2003, Senar et al. 2003, Peters 2007, 2011), u našich samců se bohužel nijak výrazně neprokázala. Byla ovšem naznačena určitá tendence samců v lepším kondičním (vyšší bodymass) stavu tvořit výraznější žluté zbarvení (obr. č. 3).

Vliv kvality prostředí na úroveň karotenoidně zbarveného žlutého peří sýkor zaznamenali např. Hůrak (2000, 2001). Naopak ve studii Matrková&Remeš (2009) tato souvislost nalezena nebyla (viz rešerše, kapitola 3). V našem případě, sytost žlutého zbarvení peří byla vysvětlena interakcí lokality (popsána koncentrací znečištění PM10 částicemi v ovzduší) a absolutního počtu leukocytů. Negativní vztah mezi počtem leukocytů a koncentrací znečištění (obr. č. 1) může naznačovat sníženou imunologickou obranyschopnost samců z více znečištěných oblastí (Vinkler et al. 2011, nepublikováno). Ve výsledném modelu bylo tedy zjištěno, že samci z méně znečištěných oblastí disponují větším množstvím leukocytů, což vypovídá o zdraví a lepší fyzické kondici zvířat (tab. č. 2, obr. č. 4), tudíž si tito samci mohou dovolit investovat více energie a látek do výrazného žlutého zbarvení peří. Ke stejnému výsledku na sýkorách koňadrách došli i Geens et al. 2009 (viz rešerše, kapitola 3).

Všeobecně vzato byla variabilita mezi samci v posuzovaných ornamentech a v kondici velice nízká. Je tedy možné, že mezi různými testovanými lokalitami v ČR nejsou, co se týče kvality potravy pro tyto zvířata takové rozdíly. Zatímco poněkud vyšší variabilita v počtu leukocytů samců uvnitř, ale i mezi lokalitami naznačuje, že znečištění ovzduší PM10 prachovými částicemi může ovlivňovat imunitní obranyschopnost ptáků, a tím i vyjádření žlutého zbarvení peří. Pro další výzkum tohoto typu by bylo asi dobré použít jako srovnávací parametr i celkovou koncentraci karotenoidů v krvi jako např. u Hůrak et al. 2001, Aguilera et Amat 2007 nebo Pérez-Rodríguez et Viñuela 2008. Ucelenější přehled o této problematice by mohly poskytnout i informace o potravní dostupnosti v daných zkoumaných oblastech (Eeva et al. 1998).

V budoucnu je, v rámci grantového projektu GAČR 505/10/1871 (navrhovatel J. Bryja), plánováno otestování vlivu TLR (Tool-like receptor) genů na kondici, zdraví a ornamentální vyjádření těchto zvířat.

**Tab. č. 1 :** Variabilita sledovaných znaků sýkory koňadry, n=57:

Proměnná	průměr	min	max	SE	CV (%)
Délka tarsu (mm)	22.80	21.19	24.18	0.075	2.47
Kondice	0.79	0.72	0.87	0.004	4.23
Abs. počet leukocytů	5.02	1.00	11.50	0.38	57.06
Počet imat. erytrocytů	5.69	3.02	10.47	0.19	25.31
Znečištění ( $\mu\text{g}/\text{m}^3$ )	36.02	25.00	52.35	1.20	25.18
Plocha pruhu ( $\text{mm}^2$ )	612.98	425.08	900.20	10.17	12.52
<i>Ychroma</i>	0.54	0.40	0.65	0.009	12.03
<i>UVchroma</i>	1.18	1.10	1.45	0.01	8.69
<i>Brightness</i>	67.33	59.50	75.30	0.46	5.10
<i>Hue</i>	56.15	50.90	62.20	0.24	3.24

**Tab. č. 2:** Korelační matice jednotlivých proměnných, n=57, zvýrazněné korelace jsou významné na hladině  $p < 0.05$ :

Proměnné	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
Lokalita (1)	1.00	<b>0.48</b>	-0.14	-0.22	<b>-0.30</b>	-0.19	-0.23	0.06	0.20	<b>0.38</b>
Znečištění (2)	<b>0.48</b>	1.00	0.01	-0.09	-0.22	0.03	-0.25	-0.10	0.06	0.08
Délka tarsu (3)	-0.14	0.01	1.00	0.02	-0.00	-0.12	0.22	0.08	-0.10	-0.20
Kondice (4)	-0.22	-0.09	0.02	1.00	<b>0.31</b>	0.12	0.04	0.12	0.12	0.04
Leukocyty (5)	<b>-0.30</b>	-0.22	-0.00	<b>0.31</b>	1.00	0.09	0.04	0.11	-0.01	-0.11
Imat. eryt. (6)	-0.19	0.03	-0.12	0.12	0.09	1.00	-0.04	-0.16	-0.05	-0.05
Plocha pruhu (7)	-0.23	-0.25	0.22	0.04	0.04	-0.04	1.00	0.04	0.08	0.04
<i>Saturation</i> (8)	0.06	-0.10	0.08	0.12	0.11	-0.16	0.04	1.00	<b>0.73</b>	<b>0.58</b>
<i>Ychroma</i> (9)	0.20	0.06	-0.10	0.12	-0.01	-0.05	0.08	<b>0.73</b>	1.00	<b>0.92</b>
<i>YS<sub>I</sub></i> (10)	<b>0.38</b>	0.08	-0.20	0.04	-0.11	-0.05	0.04	<b>0.58</b>	<b>0.92</b>	1.00

**Tab. č. 3:** Výsledky lineárního modelu pro sytost žlutého zbarvení peří (*Ychroma*): (MAM zvýrazněné proměnné, n=57: DF=24, F=1.9917, p=0.035). Směrnice ± SE jsou uvedeny jen pro kontinuální proměnné.

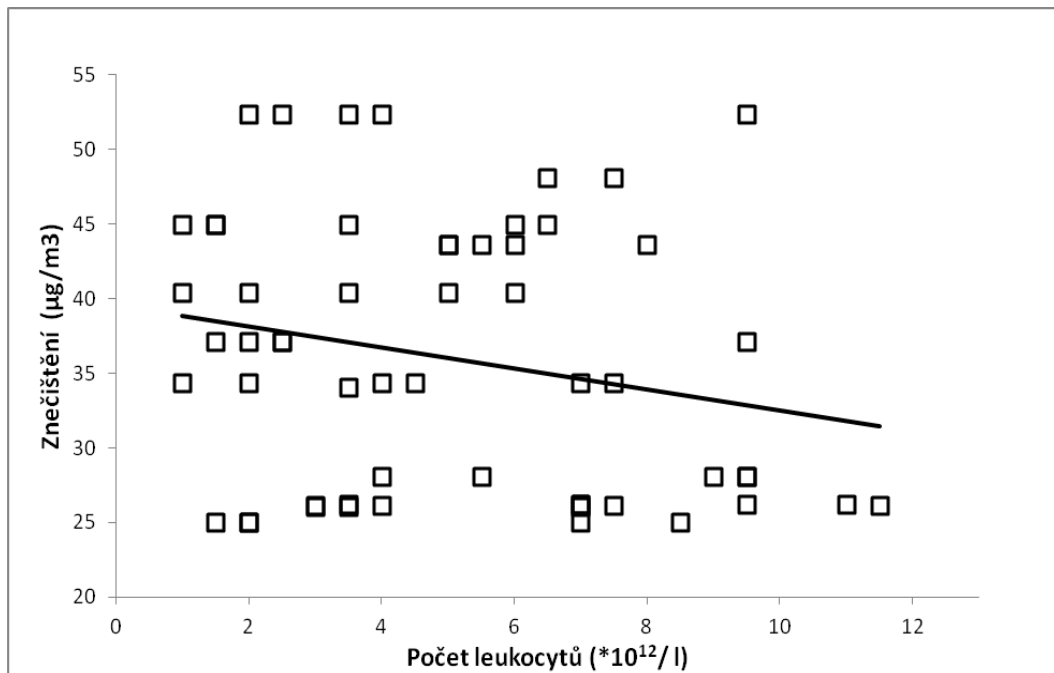
Proměnná	směrnice ± SE	DF	F	p
<i>Ychroma</i>				
Délka tarsu	-0.3663 0.135381	1	0.4472	0.510
Kondice	-4.95390 2.773112	1	1.5727	0.221
Poč.imat. erytrocytů	0.006374 0.009170	1	0.0173	0.896
Lokalita : délka tarsu		10	1.3986	0.254
Lokalita : kondice		9	1.6386	0.226
Lokalita : erytrocyty		8	7.7783	0.119
<b>Lokalita (kategor. proměnná)</b>		12	1.1003	0.384
<b>Abs.poč. leukocytů</b>	-0.010827 0.006036	1	0.0040	0.951
<b>Lokalita:leukocyty</b>		11	2.6025	<b>0.019</b>

**Tab. č. 4:** Výsledky lineárního modelu pro plochu černého pruhu, n=57:

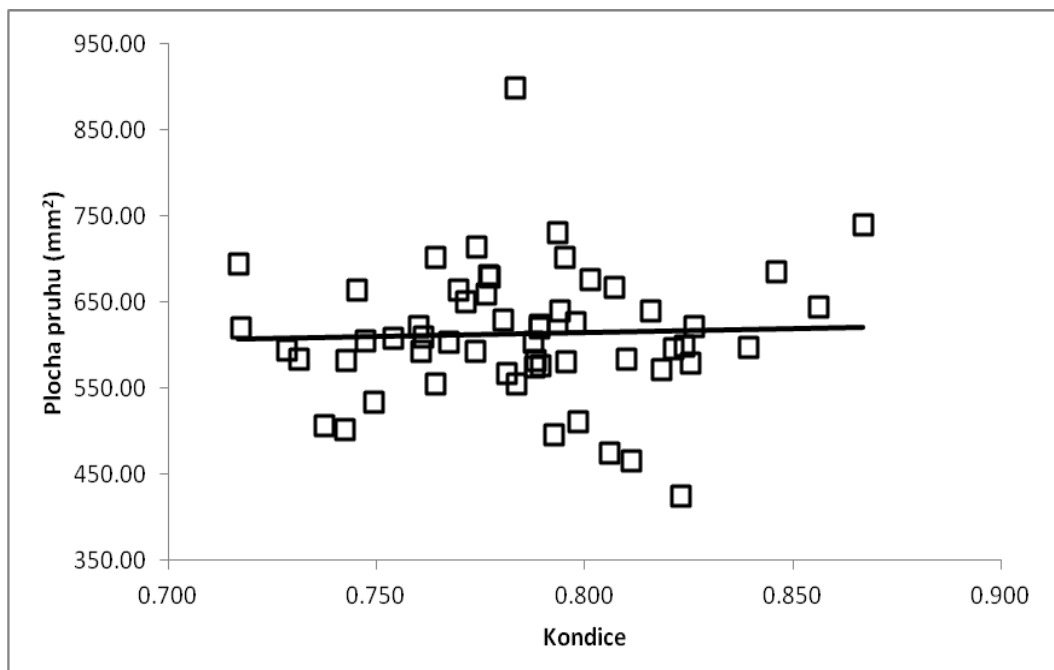
Proměnná	směrnice ± SE	DF	F	p
Plocha pruhu				
Lokalita (kategor. proměnná)		12	1.3346	0.234
Délka tarsu	2.131e+02 5.732e+02	1	2.9506	0.093
Kondice	2.221e+03 1.174e+04	1	0.0096	0.923
Abs.poč. leukocytů	-1.990e-01 2.556e+01	1	0.0103	0.920
Poč.imat. erytrocytů	1.641e+01 3.883e+01	1	0.5289	0.471
Lokalita:délka tarsu		11	1.2648	0.293
Lokalita:kondice		10	0.4424	0.907
Lokalita:leukocyty		9	0.5538	0.806
Lokalita:erytrocyty		8	1.5647	0.447



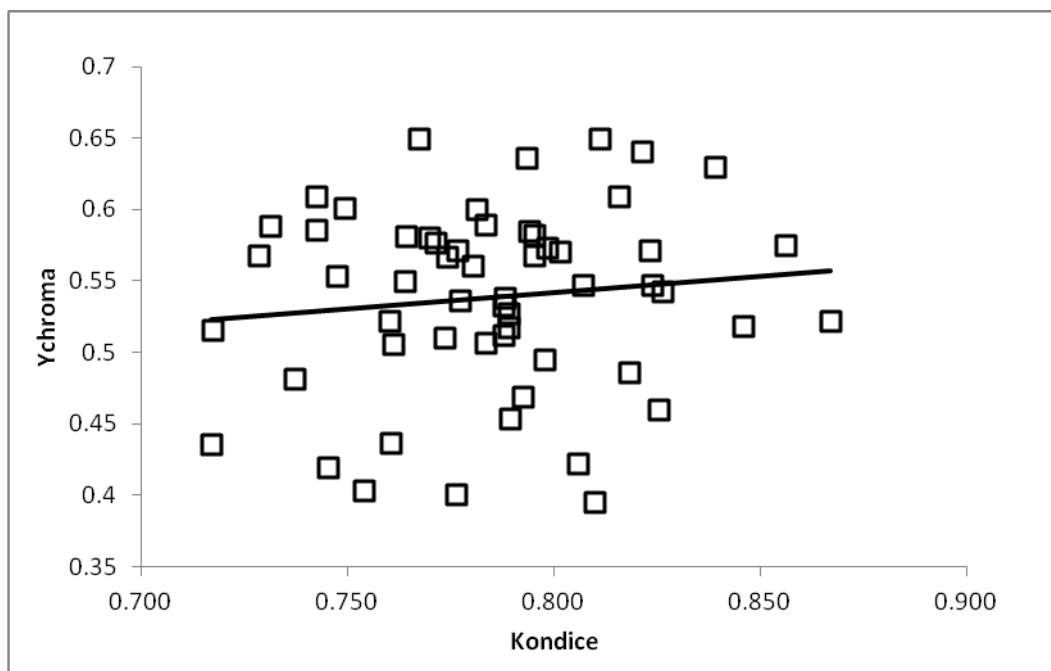
**Obr. č. 1:** Graf závislosti mezi celkovým počtem leukocytů a znečištěním:



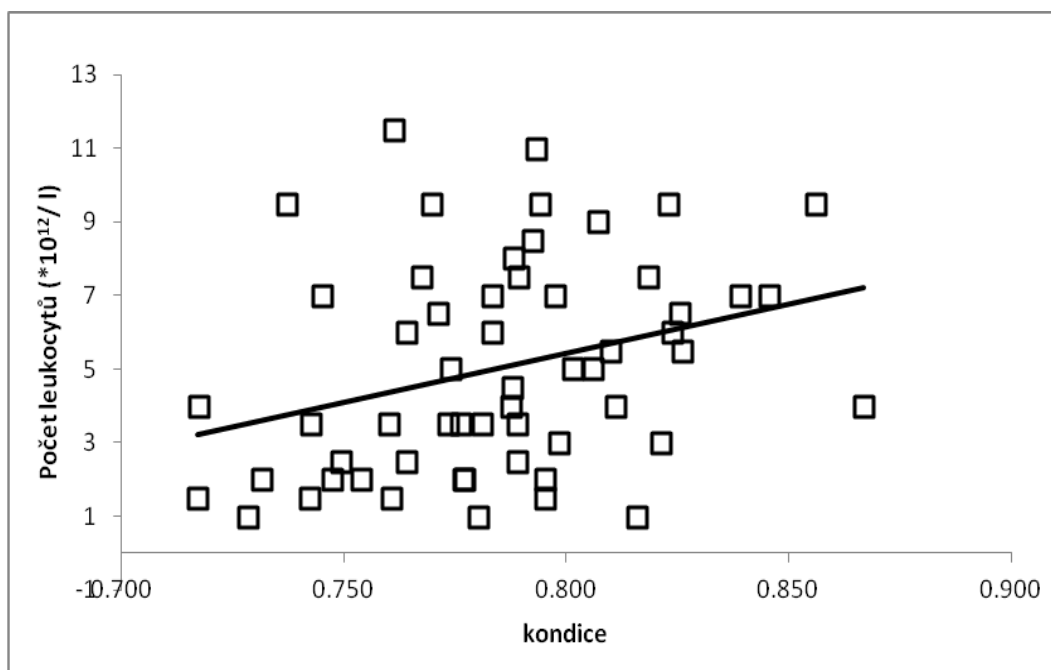
**Obr. č. 2:** Graf závislosti plochy černého břišního pruhu (mm<sup>2</sup>) na kondici samců:



**Obr. č. 3:** Graf závislosti intenzity žlutého zbarvení břišního peří na kondici samců:



**Obr. č. 4:** Graf závislosti absolutního počtu leukocytů na kondici samců:



## 6. Závěr:

Podstatou této práce bylo shrnutí moderních poznatků týkajících se základních ornamentů peří (karotenoidních, melaninových a strukturních). Tedy čím jsou tyto sekundární pohlavní znaky ovlivňovány a jaký může být jejich význam v optické komunikaci ptáků. Výsledky většiny studií ukazují, že melaninové ornamente nejsou kondičně závislými znaky a ani kvalita prostředí nijak zvlášť neovlivňuje jejich úroveň vyjádření. U tohoto znaku byl spíše zaznamenán efekt dědičnosti. Naproti tomu úroveň karotenoidního zbarvení peří byla silně ovlivňována individuálním kondičním a zdravotním stavem zvířat. Vzhledem k potravní limitaci karotenoidních pigmentů a jejich limitaci ve způsobu využití, je tedy zcela pochopitelné, že karotenoidní ornamente jsou považovány za nejlepší indikátory kvality prostředí zvířat. Co se týče strukturního zbarvení peří, zdá se, že jsou také kondičně závislé a že se tento typ ornamentu může u některých druhů hrát důležitou roli v sexuální selekci. Souvislost strukturních ornamentů s kvalitou prostředí nebyla prozatím dostatečně prozkoumána.

Vzhledem k tomu, že takovéto souhrnné srovnávání napříč různými taxonomickými druhy může být zavádějící, byla provedena vlastní experimentální studie na jednom druhu, a to na sýkorách koňadrách (*Parus major*), kde jsme se snažili vysvětlit variabilitu melaninových a karotenoidních ornamentálních znaků samců. Velikost plochy černého břišního pruhu samců nesouvisela ani s kondicí ani s kvalitou prostředí. Zatímco intenzita žlutého břišního zbarvení peří byla vysvětlena absolutním počtem leukocytů v interakci s lokalitou samce, která byla definována úrovní znečištění PM10 částicemi. Vzhledem k významnému negativnímu vztahu mezi počtem leukocytů a znečištěním, se zdá, že samci z méně znečištěných oblastí vykazují lepší imunitní obranyschopnost a kondici a mohou si tedy dovolit investovat více energie a karotenoidních pigmentů do výrazného žlutého zbarvení peří.

Výsledky naší experimentální studie se (mimo výsledků práce Matrková et Remeš 2009) shodovaly s výsledky předešlých prací na sýkorách koňadrách (viz příloha č. 1). U tohoto konkrétního druhu tedy bylo vícenásobně zjištěno, že intenzita žlutého zbarvení břišního peří je ovlivňována různým způsobem definovanou kvalitou prostředí. Z čehož lze odvodit, že samice tohoto druhu, které při pohlavním výběru reprodukčního partnera preferují intenzivněji žluté samce, mohou

prostřednictvím těchto ornamentů detekovat jak dobrý kondiční stav jedince, tak v souvislosti s tím potravy-schopnost samce (předpoklad dostatku potravy pro výchovu mláďat) i potravně bohaté teritorium, či dobrý zdravotní stav samce. Karotenoidní ornamenty jsou tedy dobrým indikátorem celkové kvality zvířete.

Co se týče budoucího výzkumu, je v plánu provedení ptilochronologie rýdovacích per těchto samců, k zjištění nutriční kondice prostřednictvím poměru přírostu per. Takto stanovená kondice by mohla o něco přesněji odpovídat parametrem než např. použitá poměrová hmotnost (bodymass). Dále pak bude analyzována variabilita Tool-like receptorových genů (TLR genů) těchto zvířat a bude studována jejich závislost s individuální kondicí, zdravotním stavem a úrovní sekundárních ornamentů zvířat.

## 7. Přehled literatury a použitých zdrojů

**Aguilera E. et Amat J. A., 2007:** Carotenoids, immune response and the expression of sexual ornaments in male greenfinches (*Carduelis chloris*). *Naturwissenschaften* 94:895–902.

**Alonso-Alvarez C., Bertrand S., Devevey G., Gaillard M., Prost J., Faivre B. et Sorci G., 2004a:** An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *The American Naturalist* 164: 651-659.

**Alonso-Alvarez C., Doutrelant C. et Sorci G., 2004b:** Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the Blue Tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology* 15: 805-809.

**Anderson M. B., 1994:** *Sexual Selection*. Princeton University Press, Chichester, 445s. online: <http://www.google.cz/books>, cit. 20.4.2012.

**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: 41-90.

**Ardia D. R., Broughton D. R. et Gleicher M. J., 2010:** Short-term exposure to testosterone propionate leads to rapid bill color and dominance changes in zebra finches. *Hormones and Behavior* 58: 526–532.

**Badyaev A. V. et Hill G. E., 2000:** Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 153–172.

**Baeta R., Faivre B., Motreuil S., Gaillard M. et Moreau J., 2008:** Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird (*Turdus merula*). *Proceedings of the Royal Society* 275: 427-434.

**Bortolotti G. R., 2006:** Natural selection and coloration: Protection, concelephant, advertisement, or deception?. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 3-36.

**Bortolotti G. R., Negro J. J., Tella J. L., Marchant T. A. et Bird D. M., 1996:** Sexual dichromatism in birds independent of diet, parasites and anrogens. *Proceedings of the Royal Society* 263: 1171-1176.

**Camplani A., Saino N. et Möller A. P., 1999:** Carotenoids, sexual signals and imine function in barn swallows from Chernobyl. *Proceedings of the Royal Society* 266: 1111-1116.

**Cerro S., Merino S., Martínez-de la Puente J., Lobato E., Ruiz-de-Castañeda R., Rivero-de Aguilar J., Martínez J., Morales J., Tomás G. et Moreno J., 2010:** Carotenoid-based plumage colouration is associated with blood parasite richness and stress protein levels in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162:825–835.

**Clayton, D.H., 1999:** Feather-busting bacteria. *The Auk* 116: 302–304.

**Cote J., Arnoux E., Sorci G., Gaillard M. et Faivre B., 2010:** Age-dependent allocation of carotenoids to coloration versus antioxidant defences. *The Journal of Experimental Biology* 213: 271-277.

**Cutthill I.C., 2006:** Color perception. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 3-41.

**Dale J., 2006:** Intraspecific variation in coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 36-87

**Delhey K., Burger C., Fiedler W. et Peters A., 2010:** Seasonal Changes in Colour: A comparison of structural, melanin- and carotenoid-based plumage colours. *Plos One* 5: 1-14.

**Doucet S. M., 2002:** Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The Condor* 104(1): 30-38.

**Dunn P. O., Garvin J. C., Whittingham L. A., Freeman-Gallant C. R. et Hasselquist D., 2010:** Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. *Functional Ecology* 24: 149–158.

**Eeva T., Lehikoinen E. et Rönkä M., 1998:** Air pollution fades the plumage of the Great Tit. *Functional Ecology* 12: 607-612.

**Faivre B., Prévault M., Salvadori F., Théry M., Gaillard M. et Cézilly F., 2003:** Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour* 65: 1125-1131.

**Ferns P. N. et Hinsley S. A., 2007:** Carotenoid plumage hue and chroma signal different aspects of individual and habitat quality in tits. *Ibis* 150: 152–159.

**Figuerola J. et Senar J. C., 2005:** Seasonal changes in carotenoid- and melanin-based plumage coloration in the Great Tit (*Parus major*). *Ibis* 147: 797–802.

**Fitze P. S. et Richner H., 2002:** Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13 No. 3: 401–407.

**Fitze P. S., Tschirren B. et Richner H., 2003:** Carotenoid-based colour expression is determined early in nestling life. *Oecologia* 137:148–152.

**Flegr J., 2005:** Evoluční biologie. Academia, Praha, 559 s.

**Galván I. et Alonso-Alvarez C., 2008:** An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *Plos One* 3: 1-7.

**Geens A., Dauwe T. et Eens M., 2009:** Does anthropogenic metal pollution affect carotenoid colouration, antioxidative capacity and physiological condition of great tits (*Parus major*)? *Elsivier* 150: 155-163.

**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? *Elsevier* 71: 749-763.

**Hegyí G., Szigeti B., Török J. et Eens M., 2007:** Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits (*Parus major*). *Journal of Avian Biology* 38: 698-708.

**Hill G. E., 2000:** Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31: 559-566.

**Hill G. E., 2006:** Female mate choice for ornamental coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 2. Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge: 137-201.

**Hill G. E., Hood W. R. et Huggins K., 2009:** A multifactorial test of the effects of carotenoid access, food intake and parasite load on the production of ornamental feathers and bill coloration in American goldfinches. *The Journal of Experimental Biology* 212: 1225-1233.

**Hipfner J. M., Dale J. et McGraw K. J., 2010:** Yolk carotenoids and stable isotopes reveal links among environment, foraging behavior and seabird breeding. *Oecologia* 163: 351–360.

**Hörak P., Vellau H., Ots I. et Möller A. P., 2000:** Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften* 87: 460–464.

**Hörak P., Vellau H., Ots I., Spottiswoode C. et Möller A. P., 2001:** Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia* 126: 166–173.

**Hunt S., Cuthill I. C., Bennet A. T. D. et Griffiths R., 1999:** Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58: 809–815.

**Isaksson C., McLaughlin P., Monaghan P., Andersson S., 2007:** Carotenoid pigmentation does not reflect total non-enzymatic antioxidant activity in plasma of adult and nestling great tits, *Parus major*. *Functional Ecology* 21: 1123-1129.

**Jagannadham M. V., 1999:** The structure of carotenoids. Correspondence. *Tree* 14: 236.

**Järvi T. et Bakken M., 1984:** The function of variation in the breast stripe of the Great Tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* 32: 590-596.

**Jawor J. M. et Breitwisch R., 2003:** Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120: 249-265.

**Johnsen A., Delhey K., Andersson S. et Kempenaers B., 2003:** Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society* 270: 1263-1270.

**Kimball R.T., 2006:** Hormonal control of coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 431-469.

**Komárek S., 2004:** *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*. Dokořán, Praha, 190s.

**Lozano G. A., 1994:** Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70: 309-311.

**Lozano G. A., 2001:** Carotenoids, Immunity, and Sexual Selection: Comparing Apples and Oranges? *The American Naturalist* 158, No. 2.: 200-203.

**MacDougall A. K. et Montgomerie R., 2003:** Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften* 90: 464-467.

**Martínez-Padilla J., Mougeot F., Pérez-Rodríguez et Bortolotti G.R., 2007:** Nematode parasites reduce carotenoid-based signalling in male red grouse. *Biology Letters* 3: 161-164.

**Matrková J. et Remeš V., 2009:** Faktory ovlivňující zbarvení mláďat sýkory koňadry aneb padá jablko daleko od stromu?. In: Bryja J., Řehák Z. et Zukal J. [eds]: *Sborník abstraktů z konference Zoologické dny 13.-14. Února 2009*. Brno, online: [http://zoo.ivb.cz/doc/sborniky/sbornik\\_2009.pdf](http://zoo.ivb.cz/doc/sborniky/sbornik_2009.pdf), cit. 23.4.2012.

**McGraw K. J., 2006a:** Mechanics of carotenoid-based coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 177-243)

**McGraw K. J., 2006b:** Mechanics of melanin-based coloration. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 243-295.



- McGraw K. J., 2006c:** Mechanics of uncommon colors: Pterins, porphyrins, psittacoflavin. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements. Harvard University Press, Cambridge: 354-399.
- McGraw K. J. et Hill G. E., 2000a:** Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin- based ornamental coloration. *Proceedings of Royal Society* 267: 1525-1531.
- McGraw K. J. et Hill G. E., 2000b:** Carotenoid-based ornamentation and status signaling in the house finch. *Behavioral Ecology* 11: 520-527.
- McGraw K. J. et Ardia D. R., 2003:** Carotenoids, Immunocompetence, and the Information Content of Sexual Colors: An Experimental Test. *The American Naturalist* 162: 704-712.
- McGraw K. J. et Regan E. A., Parker R. S., 2005:** Maternally derived carotenoid pigments affect offspring survival, sex ratio, and sexual attractiveness in a colorful songbird. *Naturwissenschaften* 92: 375–380.
- McGraw K. J. et Ardia D. R., 2007:** Do carotenoids buffer testosterone-induced immunosuppression? An experimental test in a colourful songbird. *Biology Letters* 3: 375-378.
- McGraw K. J. et Mackillop E. A., Dale J. and Hauber M. E., 2002:** Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology* 205: 3747–3755.
- 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.
- Mougeot F., 2008:** Ornamental comb colour predicts T-cell-mediated immunity in male red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Naturwissenschaften* 95: 125–132.
- Mundy N. I., 2006:** Genetic basis of color variation in wild birds. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements. Harvard University Press, Cambridge: 469-507.
- Negro J. J., Figuerola J., Garrido J. et Green A. J., 2001:** Fat stores in birds: an overlooked sink for carotenoid pigments?. *Functional Ecology* 15: 297-303.
- Norris K. J., 1990a:** Female Choice and the Evolution of the Conspicuous Plumage Coloration of Monogamous Male Great Tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26, No. 2: 129-138.
- Norris K. J., 1990b:** Female choice and the quality of parental care in the Great Tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 275-281.

**Peréz C., Lores M., Velando A., 2010:** Oil pollution increases plasma antioxidants but reduces coloration in a seabird. *Oecologia* 163: 875–884.

**Pérez-Rodríguez L., Viñuela J., 2008:** Carotenoid-based bill and eye ring coloration as honest signals of condition: an experimental test in the red-legged partridge (*Alectoris rufa*). *Naturwissenschaften* 95: 821–830.

**Perrins C. M., 1990:** Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133: 49-54.

**Peters A., Delhey K., Johnsen A. et Kempenaers B., 2007:** The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling Blue Tits: males and females differ. *The American Naturalist* 169: 123-136.

**Peters A., 2007:** Testosterone and carotenoids: an integrated view of trade-offs between immunity and sexual signalling. *BioEssays* 29: 427–430.

**Peters A., Magdeburg S. et Delhey K., 2011:** The carotenoid conundrum: improved nutrition boosts plasma carotenoid levels but not immune benefits of karotenoid supplementation. *Oecologia* 166: 35–43.

**Prum R. O., 2006:** Anatomy, physics, and evolution of structural colors. In: Hill G.E. et McGraw K.J. [eds]: *Bird Coloration. Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge: 295-354

**Quesada J. et Senar J. C., 2006:** Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 37: 609-616.

**Roulin A., Gasparini J., Bize P., Ritschard M. et Richner H., 2007:** Melanin-based colorations signal strategies to cope with poor and rich environments. *Behavioral Ecology Sociobiology* 62: 507–519.

**Saino N., Ferrari R., Romano M., Martinelli R. et Møller A. P., 2003:** Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society* 270: 2485–2489.

**Saino N., Stradi R., Ninni P., Pini E. et Møller A. P., 1999:** Carotenoid Plasma Concentration, Immune Profile, and Plumage Ornamentation of Male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The American Naturalist* 154: 441-448.

**Senar J. C., Figuerola J. et Doménech J., 2003:** Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90:234–237.

**Senar J. C., Figuerola J. et Pascual J., 2002:** Brighter yellow blue tits make better parents. *Proceedings of the Royal Society* 269: 257-261.

**Siefferman L. et Hill G. E., 2003:** Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14 No. 6: 855–861.

**Šťastný K. et Hudec K. [eds], 2010:** Rod *Parus Linnaeus* – Sýkora. In: Šťastný K. & Hudec K. [eds]: Fauna ČR. Ptáci díl III/2. Academia, Praha, 703-713.

**Tarof S. A., Dunn P. O. et Whittingham L. A., 2005:** Dual functions of a melanin-based ornament in the common yellowthroat. *Proceedings of the Royal Society* 272: 1121-1127.

**Tschirren B., Fitze P. S. et Richner H., 2003:** Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (*Parus major* L.). *Journal of Evolutionary Biology* 16: 91-100.

**Tummeleht L., Mägi M., Kilgas P., Mänd R. et Hõrak P., 2006:** Antioxidant protection and plasma carotenoids of incubating great tits (*Parus major* L.) in relation to health state and breeding conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology* 144: 166-172.

**Veselovský Z., 2001:** Obecná ornitologie. Academia, Praha, 357 s.

**Vinkler M. et Albrecht T., 2010:** Carotenoid maintenance handicap and the physiology of carotenoid-based signalisation of health. *Naturwissenschaften* 97: 19–28.

Internetové zdroje:

**ČHMÚ, 2012:** Český hydrometeorologický ústav. Úsek ochrany čistoty ovzduší. Znečištění ovzduší na území České republiky: mapy, tabulky, grafy. Grafické ročenky. Praha, online: <http://portal.chmi.cz>, cit. 29.4.2012.

**R Development Core Team, 2008:** R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, online: <http://www.Rproject.org>, cit. 29.4.2012.

## 8. Přílohy

**Příloha č. 1:** Souhrnná tabulka: Ovlivnění jednotlivých typů ornamentů různě definovanou kvalitou prostředí (zvýrazněné studie byly podkladem pro vlastní studii):

Autor	Druh	Typ ornamentu	Vyjádření kvality prostředí	Vliv
<b>Eeva et al., 1998</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	abundance housenek vzhledem k znečištění prostředí SO <sub>2</sub>	<b>ano</b>
<b>Norris, 1990a</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>melaninový</b>	hmotnost mládřat ve hnízdě	<b>ne</b>
Camplani et al., 1999	Vlaštovka obecná ( <i>Hirundo rustica</i> )	feomelaninový	znečištění radiací	ano (pouze u ♂)
<b>Hůrak, 2000</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	městský / lesní ekosystém	<b>ano</b>
Hill, 2000	Hýl mexický ( <i>Capodacus mexicanus</i> )	karotenoidní	potravní dostupnost	ano
McGraw&Hill, 2000a	Zvonek žlutý ( <i>Carduelis tristis</i> )	karotenoidní	infikování střečním parazitem <i>Isospora</i>	ano
	Zvonek žlutý ( <i>Carduelis tristis</i> )	melaninový	infikování střečním parazitem <i>Isospora</i>	ne
McGraw et al., 2002	Vlhovec hnědohlavý ( <i>Molothrus ater</i> )	UV-strukturální	potravní dostupnost	ano
	Vlhovec hnědohlavý ( <i>Molothrus ater</i> )	feomelaninový	potravní dostupnost	ne
	Vrabec domácí ( <i>Passer domesticus</i> )	melaninový	potravní dostupnost	ne
<b>Fitze et al., 2003</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	potravní dostupnost	<b>ano</b>
<b>Tschirren et al. 2003</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	potravní dostupnost karotenoidů	<b>ano</b>
Aguilera&Amat, 2007	Zvonek zelený ( <i>Carduelis chloris</i> )	karotenoidní	infikování bakterií <i>Brucella abortus</i>	ano
Roulin et al., 2007	Sova pálená ( <i>Tyto alba</i> )	feomelaninový	rychlost růstu mládřat v redukovaných/zvětšených snůškách	ano
	Puštík obecný ( <i>Strix aluco</i> )	feomelaninový	rychlost růstu mládřat v redukovaných/zvětšených snůškách	ano
<b>Ferns&amp;Hinsley, 2008</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	velký / malý lesní ekosystém	<b>ano</b>
	Sýkora modřinka ( <i>Cyanistes caeruleus</i> )	karotenoidní	velký / malý lesní ekosystém	ano
<b>Matrková&amp;Remeš, 2009</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	cross-fostering (vliv prostředí)	<b>ne</b>
Hill et al., 2009	Zvonek zelený ( <i>Carduelis tristis</i> )	melaninový	potravní dostupnost	ne
<b>Geens et al., 2009</b>	<b>Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)</b>	<b>karotenoidní</b>	znečištění těžkými kovy (Cd aPb) prachovými částicemi PM10	<b>ano</b>
Pérez et al., 2010	Racek středomořský ( <i>Larus michahellis</i> )	karotenoidní	kontaminace potravy ropnými látkami	ano

**Příloha č. 2:** Odchytové lokality s průměrnou roční koncentrací PM10 částic za roky 2008 a 2009:

Lokalita	Koncentrace (µg/m <sup>3</sup> )	Počet odchycených samců
Příbram	25.00	5
Benešov	26.10	3
Znojmo	26.15	4
Hradec Králové	26.25	5
Plzeň	28.05	5
Olomouc	34.10	1
Jihlava	34.35	6
Brno	37.10	5
Praha	40.45	5
Karvinná	43.65	5
Stehelčeves	44.95	6
Ostrava	48.10	2
Bohumín	52.35	5













