

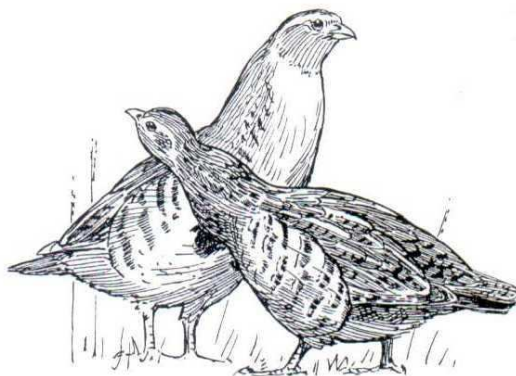
**Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých
Budějovicích**

Katedra zoologie



Magisterská diplomová práce

**Fenotypové charakteristiky a úspěšnost
párování koroptve polní (*Perdix perdix*)**



Bc. Pavla Blažková

Školitel: Mgr. Josef Bryja, Ph.D.

Konzultanti: Doc. Mgr. Miroslav Šálek, Ph.D., Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Garant: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

2009

Magisterská diplomová práce v nezkrácené podobě.

Blažková, P. 2009: Fenotypové charakteristiky a úspěšnost párování koroptve polní (*Perdix perdix*). [Phenotypic traits and pairing success of the Grey Partridge (*Perdix perdix*) – Master Thesis, in Czech] – 52 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Tato diplomová práce dává do vztahu ornamentové a velikostní charakteristiky jedinců s unikátními daty o průběhu párování u divoce žijící populace koroptve polní. Práce nejen popisuje sekundární pohlavní znaky a jejich variabilitu u samců i u samic, ale především zjišťuje ty ukazatele kvality, které ovlivňují úspěšné párování. Výsledky práce prokazují významný vliv ornamentových charakteristik při úspěšnosti párování u samců a vliv velikosti ornamentu na prsou na kvalitu hnízdního partnera u samic. Diskutována je i strategie nespárovaných samců, kteří však disponují poměrně atraktivní ornamentální výbavou.

Prohlašuji, že svoji magisterskou diplomovou práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Plzni, dne 29.4.2009

Poděkování

Veliké díky patří mému školiteli, konzultantům a především všem, kdo pomáhali se sběrem dat v terénu i dobré náladě při práci. V neposlední řadě děkuji také všem svým blízkým za poskytnutí vědeckého zázemí.

Obsah

1	Úvod.....	4
1.1	Hypotéza dobrých genů.....	5
1.2	Hypotéza genové komplementarity.....	6
1.3	Plastická volba.....	7
1.4	Evoluce a význam pohlavního dichromatismu	8
1.5	Ornamenty a pohlavní výběr	9
1.5.1	Karotenoidní ornamenty.....	10
1.5.2	Melaninové ornamenty.....	11
1.6	Párovací systémy, pohlavní dimorfismus a ornamenty hrabavých	12
1.7	Modelový druh koroptev polní.....	13
1.8	Cíle práce.....	15
2	Metodika.....	16
2.1	Studované populace.....	16
2.2	Metoda odchytu a značení.....	16
2.3	Sledování v terénu a sběr dat o párování.....	17
2.4	Měření fenotypových charakteristik.....	18
2.5	Statistické vyhodnocování dat.....	21
3	Výsledky.....	22
3.1	Vliv pohlaví na fenotypovou variabilitu	22
3.2	Fenotypová variabilita a vliv věku u samců.....	25
3.3	Fenotypová variabilita a vliv věku u samic.....	29
3.4	Ornamentové charakteristiky a úspěšnost párování samců.....	30
3.5	Ornamentové charakteristiky a úspěšnost párování samic.....	34
3.6	Fenotypové charakteristiky a úspěšnost přežívání	35
3.7	Vztahy mezi vlastnostmi parterů v páru	36
3.8	Souměrnost.....	38
4	Diskuse	39
4.1	Výběr hnízdního partnera ze strany samce.....	43
4.2	Nespárovaní samci a jejich strategie	44
4.3	Párování podle věku	45
4.4	Symetrie ornamentů	46
5	Závěr.....	47
6	Literatura	48

1 Úvod

Fungování pohlavního výběru je jednou ze základních a stále ne zcela zodpovězených otázek evoluční biologie. První hypotézu o preferenci určitých pohlavních znaků zformuloval Darwin (Darwin 1891). Od té doby se téma pohlavního výběru těšilo velkému zájmu (např. Anderson 1994) a především díky rozvoji genetických metod nám bylo umožněno pochopit mnoho souvislostí, další zajímavé otázky ještě stále čekají na objasnění. U většiny obratlovců je to samice, kdo investuje více do reprodukce a péči o potomstvo a proto si sexuálního partnera vybírá pečlivěji než samci své partnerky. Často to není kompetice mezi samci, která by primárně poháněla evoluci sexuálních znaků, nýbrž jsou to právě samice a jejich preference (Howard & Lively 2004). Podle jakých charakteristik si tedy samice vybírá svého partnera pro reprodukci?

Aby samice maximalizovaly svůj reprodukční úspěch, mohou si partnera volit na základě přímých výhod od samce, jako jsou například kvalitní teritorium, svatební dary nebo hnízdní dutina, kvalitní rodičovská péče či schopnost samce zastrašit predátora (Kirkpatrick & Ryan 1991). V posledních letech byl však objeven přínos i nepřímých výhod při volbě partnera (Kempnaers 2007). Tyto výhody nejsou přímým přínosem pro samici, ale pro její potomstvo. Samice od samce získává dědičnou genetickou informaci, která zvýší přežívání či šanci na rozmnožování jejího potomstva (Møller & Jennions 2001). Přímé i nepřímé výhody pro samici jsou spolu v mnoha případech provázány (např. geneticky kvalitní samec často prokazuje také kvalitní péči o mláďata). Jelikož u koroptve polní nejsou zaznamenány žádné zřejmé přímé výhody (teritorium vybírá většinou samice, nebo pár společně; Jenkins 1961), bude tato práce zaměřena především na výhody nepřímé.

Nepřímé výhody byly nalezeny, ověřeny a často se uplatňují zejména u mimopárových kopulací. Zde totiž samice většinou žádnou z přímých výhod nezískává, ba naopak riskuje odhalení a zavržení sociálním partnerem či snížení jeho investic do rodičovské péče (Griffith *et al.* 2002). Jediné, co samice získává jsou právě nepřímé výhody prostřednictvím získání výhodných genů či zvýšení genetické variability pro její potomstvo (Tregenza & Wedell 2000).

Existují dvě základní hypotézy, podle kterých si samice vybírá geneticky vhodného otce pro své potomstvo: hypotéza dobrých genů ("good genes hypothesis") a hypotéza komplementárních genů ("complementary genes hypothesis"). Obě tyto hypotézy se vzájemně nevylučují a v přírodě se často dynamicky doplňují.

1.1 Hypotéza dobrých genů

Podle této hypotézy jsou preferováni samci nesoucí určité výhodné alely nebo jejich kombinaci. Samice pak získává tyto „dobré geny“ i pro své potomstvo, které je tak zvýhodněno oproti ostatním s „průměrnými alelami“. Samci nesoucí dobré geny jsou v populaci atraktivní pro všechny samice (Kirkpatrick & Ryan 1991).

Tyto dobré geny jsou fenotypově často spojeny s expresí samčích ornamentů, ale například i s dovedností zpěvu, dominancí a mnoha dalšími znaky či schopnostmi, které jsou pro samice důležité při pohlavním výběru. S hypotézou, že tyto sekundární pohlavní signály mohou spolehlivě indikovat širší kvalitu a schopnosti samce, přišli jako první Hamilton a Zuk (1982). Podle jejich hypotézy imunokompetence jsou samci vystaveni "trade off" mezi investicí do imunitní odpovědi nebo do sekundárních pohlavních ornamentů. Imunitní odpověď na patogeny a parazity je považována za nákladnou a proto samcům, kteří jsou vystaveni vysokým dávkám infekce (nebo jejich imunitní systém není dostatečně výkonný), již nezůstávají zdroje pro vývin velkolepých pohlavních ornamentů. Určité pohlavní ornamenty tak mohou spolehlivě odrážet imunitní schopnosti samců a jejich resistenci vůči patogenům. Samice rozhodující se na základě kvality těchto ornamentů pak získávají nejen atraktivitu pro své syny, ale především geny pro výkonný imunitní systém a resistenci pro své potomstvo.

Extrémními příklady, kde si samice vybírají podle „dobrých genů“, jsou druhy s lekovým typem páření (např. Ekblom *et al.* 2004). Pokud však všechny samice preferují stejné sekundární ornamenty a tudíž stejné "dobré" geny, existuje zde silné riziko vyčerpání genetické variability (Tregenza & Wedel 2000). Mechanismus, který toto riziko pravděpodobně snižuje, je balancující selekce. S nově přichozími a nově se vyvíjejícími patogeny a parazity jsou vždy v populacích zvýhodněny různé genotypy ("arms races"). To, jaké geny jsou v dané populaci za daných podmínek hodnoceny jako „dobré“, se tedy mění a tato selekce často vede ke zvýhodnění vzácných alel ("negative frequency-dependent selection") (Piertney & Oliver 2006, Masters *et al.* 2003).

Další cestou, jak může balancující selekce zabránit genetické homogenitě v populaci, je samičí preference heterozygotních jedinců. V mnoha studiích bylo dokázáno, že jedinci s vyšší genomovou heterozygotností jsou úspěšnější v přežívání a lépe se vyrovnávají s novými druhy patogenů než jedinci homozygotnější (Hansson & Westerberg 2002). Podle Penna (2002) však tento vztah platí pouze pokud je rezistence kódována dominantně, nikoliv kodominantně či recesivně. Samice tak touto volbou získává vitálního samce, který jí může

přinést řadu materiálních výhod, svému potomstvu však tyto „dobré geny“ ve formě heterozygoty nepředává.

1.2 Hypotéza genové komplementarity

V poslední době přibývá důkazů, že mnoho druhů si volí svého partnera na základě genové komplementarity (občas také používaný pojem "compatibility", viz Piálek & Albrecht 2005). V tomto případě není žádný z genotypů univerzálně atraktivní, nýbrž je partner vybírán tak, aby měl co nejodlišnější genotyp od genotypu partnerky. Samice tím nezískává žádnou z přímých výhod, ale výsledkem je vysoce geneticky variabilní potomstvo. Potomstvo rodičů, kteří se pářili na základě volby podle genové komplementarity, se tak těší z výhod heterozygotnosti, vysoké variability alel a je u nich sníženo nebezpečí projevu mutačních recesivních alel. Tento typ pohlavního výběru také výrazně eliminuje riziko inbreedingu, který snižuje životaschopnost potomků právě výše uvedenými genetickými mechanismy (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Vzhledem k věčnému závodu ve zbrojení mezi parazity a jejich hostiteli je genová variabilita nejdůležitější u genů zodpovědných za imunitní odpověď. Proto je hypotéza genové komplementarity nejčastěji zkoumána a její důkazy nalézány u souboru genů nazývaných hlavní histokompatibilní komplex (MHC, "major histocompatibility complex", Milinski 2006). Tento soubor genů je natolik polymorfní, že ani balancující selekce nedokáže udržování této různorodosti vysvětlit. Možným evolučním mechanismem vysoké variability MHC genů je právě volba partnera z hlediska genové komplementarity.

Výběr partnera na základě maximální odlišnosti MHC genů bylo potvrzeno u savců (u myší, lidí ale i dalších), plazů, ryb i ptáků (viz review Mays & Hill 2004, Neff & Pitcher 2005). Častý je také u druhů s nevýrazným pohlavním dimorfismem (Mays & Hill 2004, Milinski 2006). Proximální mechanismus, kterým samice pozná variabilitu MHC genů u ryb, plazů i savců, není příliš znám, nicméně významnou roli budou pravděpodobně hrát chemické signály (Singer 1997, Knapp *et al.* 2006). Jakým způsobem však analyzují MHC geny samice ptáků, kteří jsou obecně považováni za skupinu obratlovců s velmi slabě vyvinutou čichovou komunikací (Roper 1999), však zůstává neobjasněno. Přesto však byla u mnoha druhů ptáků hypotéza výběru partnera na základě genové komplementarity podpořena (Freeman-Gallant *et al.* 2003, Bonneaud *et al.* 2006).

1.3 Plastická volba

To, zda si samice vybírá partnera podle „dobrých genů“ nebo podle genetické komplementarity, se může lišit mezidruhově, ale i mezi populacemi stejného druhu. Za měnících se okolností tedy pro samici mohou existovat různé optimální strategie výběru partnera.

Volba partnera na základě genetické komplementarity je obecně uplatňována v těch populacích, kde existuje vysoké riziko inbreedingu (Mays & Hill 2004, Milinski 2006). Zároveň může být užitečná u jedinců, kteří se dostávají do častého kontaktu s širokou škálou různých patogenů a parazitů. Pro samice je evolučně výhodná schopnost plasticity při výběru partnera, která se může měnit podle sociálního a ekologického kontextu (Mays & Hill 2004). Například pokud je genetická variabilita MHC genů mezi samci velmi nízká, výhody plynoucí z rozdílu mezi touto genetickou variabilitou jsou pro samici mizivé a je proto výhodnější volit na základě „dobrých genů“, tj. konkrétní nejvýhodnější alely.

Zároveň mohou samice tyto dvě antagonistické způsoby volby používat současně, a to v určité hierarchii. U myší domácích bylo například zjištěno, že samice hodnotily při výběru partnera jak podobnost MHC genů ("komplementární geny") prostřednictvím pachů moči, tak i frekvenci pachového značení, což je ukazatel dominance samce ("dobré geny"). Odlišnost MHC genů byla při výběru rozhodující pouze pokud se frekvence pachového značení samců významně nelišila (Roberts & Gosling 2003).

Výsledky studií na ptácích jsou nejednotné (Zelano & Edwards 2002). Většinou jsou prokázány volby partnera na základě „dobrých genů“, které samice rozpoznává na základě exprese sekundárních pohlavních signálů (např. u bažanta obecného von Schantz *et al.* 1996, 1997, u rákosníka seychelského Richardson *et al.* 2004). U některých druhů však bylo zjištěno, že zejména u mimopárových kopulací se uplatňuje hledisko genetické komplementarity (např. Freeman-Gallant *et al.* 2003, Tarvin *et al.* 2005)

1.4 Evoluce a význam pohlavního dichromatismu

Opeření zářivých barev, okrasná pera, hřebínky, kožní laloky a další ornamenty jsou obecně považovány za sexuální ornamenty, jejichž rozsah a kvalita ovlivňuje reprodukční úspěch samce (Amundsen & Pärn 2006, Mays & Hill 2004). Výskyt těchto sexuálních ornamentů neslouží k přežívání ani k získávání potravy, ba naopak často přežívání snižuje (Darwin 1891). Jak se však tyto sekundární pohlavní znaky vyvinuly?

Srovnáním preferencí samic blízce příbuzných druhů se zjistilo, že i znaky, které původně mohly sloužit k jiným účelům (jako je shánění potravy, vyhýbání se predátorovi apod.) se mohou vyvinout ve znaky sexuální dimorfie, a to díky vrozené tendenci samic k preferenci určitých znaků (female sensory bias, Ryan 1998).

Dalším mechanismem vzniku sekundárních pohlavních znaků je Fisherova selekce ("Fisherian sexy sons"). Podle této teorie se určité znaky samců (znaky o určité velikosti a kvalitě) a preference samic pro výběr samců s těmito znaky vzájemně upevňovaly. Za předpokladu, že byl samčí pohlavní znak i samičí preference dědičné, potomstvem páru pak byly samice se shodnou preferencí svých matek a synové s preferovaným fenotypickým znakem. Určitá preference v evolučním čase převládla a upevnila se (Kirkpatrick 1982).

Současný rozsah a variabilita sexuálních ornamentů je výsledkem intenzity působení sexuální selekce u daného druhu. Změna samčích ornamentů a zbarvení v evolučním čase je výsledkem změny samičí preference a nikoliv evolučními změnami vyvolanými ze strany samců (Badyaev 2003).

Jako ancestrální mechanismus vzniku a působení sexuálního dichromatismu, který se uplatňuje i u hrabavých, je estrogenem podmíněný dichromatismus (Kimball & Ligon 1999). Tmavé a nenápadné opeření se vyvíjí při působení samičího estrogenu, zatímco při jeho absenci se vyvíjí pestře zbarvené ornamenty samců. Nenápadné zbarvení samic je pravděpodobně selektováno spíše ke kryptické funkci.

Pohlavní dimorfismus je nejnápadnější u polygynních druhů. Tam, kde samec do rodičovské péče neinvestuje, samice je často zbarvena nenápadně bez výrazných barevných znaků. U sociálně monogamních druhů častěji najdeme výrazné ornamenty i u samice. Zde nepředstavuje hnízdění zvýšenou investici pouze pro samici a tak i pro samce je důležitý výběr kvalitní hnízdní partnerky. Naopak samec, pokud se účastní inkubace a rodičovské péče, by svým extrémně výrazným zbarvením ohrožoval úspěšnost snůšky svou nápadností predátorům (Kimball & Ligon 1999).

1.5 Ornamenty a pohlavní výběr

Co všechno mohou ornamenty samici prozradit o potenciálním partnerovi? Nejen svým vzhledem, ale také svým chováním (imponováním), zpěvem, letovou akrobacií ale i mnoha dalšími prostředky se snaží samec přesvědčit samici o svých kvalitách coby partnera pro rozmnožování.

Podle hypotézy imunokompetence je pro samice výhodné vybírat si partnera podle znaků či schopností, které věrně odhalují dobrou kondici samce. Dobrá kondice je výsledkem nejen schopnosti úspěšného soutěžení o zdroje, ale také vypovídá o kvalitě imunitního systému jedince.

Samice se proto často rozhodují podle takových sekundárních pohlavních znaků, které jsou citlivě ovlivňovány mírou oxidativního stresu. Oxidativní stres je důsledkem nedostatečného odbourávání volných radikálů v těle. Volné radikály (atomy s nepárovým elektronem) vznikají jak při buněčném dýchání v mitochondriích, tak při aktivizaci imunitního systému. Ničí peptidy, lipidy, narušují buněčné stěny a mají vliv i na degenerativní změny DNA (Burton & Ingold 1984, Parkinson 1996). V tělesném metabolismu jsou volné radikály zneškodňovány antioxidanty. Uvnitř buněk působí jako antioxidanty endogenní enzymy, mimobuněčné antioxidanty musí být často přijímány potravou. Jsou jimi vitamíny C, vitamín E a karotenoidy (rev. in von Schnatz *et al.* 1999). Antioxidanty jsou tak limitovanými zdroji a jedinec je vystaven volbě mezi investicí do metabolismu (např. použití karotenoidů jako antioxidantů) nebo do sexuálních ornamentů (např. použití karotenoidů pro zbarvení).

Pouze samci s výkonným imunitním systémem si mohou dovolit investovat do pohlavních ornamentů. Výkonnost je zajištěna získanou specifickou imunitou, pro kterou jsou klíčové MHC molekuly (předávají patogen T-lymfocytům). Pokud chybí alela pro MHC molekulu potřebné specifity, obrana organismu je odkázána na vrozenou nespecifickou imunitní odpověď, která probíhá prostřednictvím fagocytů. Tento typ imunitní odpovědi však není tak výkonný, rychlý a produkuje více volných radikálů (von Schnatz *et al.* 1999, Finkel & Holbrook 2000).

Citlivost na oxidativní stres u ptáků byla zjištěna například u zpěvu rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*). Oxidativní stres snižuje tvorbu neuronů ve vokálním centru v mozku, jehož velikost se během sezóny plasticky mění. Míra oxidativního stresu tak ovlivňuje dovednost zpěvu, která je velice důležitá při samičím výběru. Navíc bylo zjištěno, že potomci samců s širokým repertoárem zpěvu mají vyšší pravděpodobnost přežívání při

migracích (Hasselquist *et al.* 1996). Také u hlodavců byl prokázán pozitivní vliv antioxidantů na prostorovou paměť (Cartney *et al.* 1991).

Podobnou souvislost můžeme najít u hřebínku kura domácího. Jeho velikost korelovala s kondicí, přežíváním i preferencí samic. Zároveň bylo experimentálně ověřeno, že úroveň imunitní odpovědi byla v krátkém čase reflektována změnou velikosti a tvaru hřebínku (Zuk *et al.* 1990). Volné radikály ve formě oxidativního stresu snižují viskozitu hyaluronové kyseliny v hřebínku a způsobují lámavost vláken.

Oxidativní stres negativně působí rovněž na růst a udržování keratinových polypeptidů, kterými jsou tvořena pera ptáků a ostruhy u hrabavých. Negativní vliv parazitární infekce na délku okrasných ocasních per byl zjištěn u mnoha druhů (Zuk *et al.* 1990, Møller 1994). U bažanta obecného (*Phasianus colchicus*) byl dokonce objeven těsný vztah mezi MHC genotypem samce a délkou ostruh (von Schantz *et al.* 1996), přičemž délka ostruh je důležitým měřítkem atraktivity samce (von Schantz *et al.* 1989).

1.5.1 Karotenoidní ornamenty

Z pohlavních znaků citlivých na hladinu oxidativního stresu jsou nejčastěji studovány karotenoidní ornamenty. Samice u druhů, kde se karotenoidní zbarvení vyskytuje, preferují samce s nejčervenějším (nejsytějším) zbarvením (Hill 1991). Závislost mezi intenzitou karotenoidního zbarvení nebo velikostí ornamentu a parazitárním zatížením byla ověřena u mnoha druhů: zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*), zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*), sýkory koňadry (*Parus major*), zvonka zeleného (*Carduelis chloris*), čížka žlutého (*Carduelis tristis*) (review in Griffith *et al.* 2006, Hill & Farner 2005) a u řady druhů z řádu hrabavých (viz kapitola 1.6).

Karotenoidová barviva si ptáci nedokáží sami syntetizovat a musí být proto přijímány pouze v potravě (Goodwin 1984). Ornamenty tak odrážejí jak schopnosti nalézt a obhájit potravní zdroje, tak jsou obecně uznávány jako spolehlivý indikátor zdravotního stavu a parazitárního zatížení jedince (Lozano 1994, von Schantz *et al.* 1999, Faivre *et al.* 2003, Pérez-Rodríguez & Viñuela 2008). Zároveň může intenzita a rozsah karotenoidního ornamentu signalizovat imunitní rezervy, tedy zásobu karotenoidních antioxidantů (Hill & Farner 2005, Mougeot 2007). Zatímco u zbarvení opeření záleží na kondici jedince během pelichání, karotenoidní ornamenty kůže či zobáku odráží změnu kondice v daleko kratší době. U kosa černého (*Turdus merula*) se samci se sytě oranžovým zobákem těší lepší kondici, získávají kvalitnější partnerky a mají více mláďat než samci se světlejším, žlutým zobákem.

Při experimentálním zaktivizování imunitního systému nastala průkazná změna v intenzitě zbarvení už za sedm dní (Faivre *et al.* 2003).

1.5.2 Melaninové ornamenty

Melaninové zbarvení se od karotenoidního významně liší především tím, že melaniny dokáže tělesný metabolismus ptáků sám syntetizovat, a to z aromatických aminokyselin fenylalaninu a tyrosinu (Hearing 1993).

V mnoha studiích bylo prokázáno, že melaninové ornamenty nereagují na parazitární zátěž nebo nedostatek potravy s takovou citlivostí jako ornamenty karotenoidní (např. Hill & Brawner 1998) a proto se melaninové zbarvení nepovažovalo za ornament spolehlivě odrážející kondici ptáků (Badyaev & Hill 2000, Amundsen & Pärn 2006). Tuto domněnku však popírá studie Griffith *et al.* (2006), která se snaží dokázat, že v ekologických mechanismech a významu v pohlavním výběru se tyto dva typy zbarvení neliší.

Melaninové ornamenty jsou obecně pokládány za ukazatele dominance a také hladiny testosteronu. Studie zabývající se rozsahem tmavé skvrny pod bradou u vrabce domácího (*Passer domesticus*) zjistily pozitivní závislost mezi hladinou testosteronu a velikostí skvrny. Samci s vysokou hladinou testosteronu disponovali větší tmavou skvrnou pod krkem, která také odrážela jejich vyšší sociální status (Gonzalez *et al.* 1999).

Podle hypotézy handicapu imunokompetence („immunocompetence handicap hypothesis“) však testosteron snižuje imunitní schopnosti a zvyšuje míru oxidativního stresu v organismu (Folstad & Karter 1992). Tyto účinky testosteronu tak vyvolávají trade off, neboť pouze jedinec v dobré kondici si může dovolit velkolepé sekundární pohlavní znaky založené na hladině testosteronu.

1.6 Párovací systémy, pohlavní dimorfismus a ornamenty hrabavých

Koroptev polní patří mezi bazální řád hrabavých (*Galliformes*) do čeledi Phasianidae. V této čeledi najdeme kromě polyandrie všechny typy párovacích systémů, od nejčastější polygynie (*Phasianus*, *Meleagris*, *Pavo*), přes leky (*Afropavo*) až po sociální monogamii (*Alectoris*, *Perdix*; del Hoyo *et al.* 1994). Typ pářícího systému i pohlavní dimorfismus jsou ve fylogenetickém systému rozmístěny náhodně (Kimball 1999, Valenzová nepubl. data), ekologicky lze však tuto čeleď rozdělit na dvě podskupiny (fylogeneticky se nejedná o monofyletické skupiny):

Phasianinae, podskupinu obývající převážně lesní biotopy, která se vyznačuje polygynnými párovacími systémy a také výrazným pohlavním dimorfismem. U samců najdeme často ostruhy (*Phasianus*, *Tragopan*), různé ozdoby hlavy a krku (*Tragopan*, *Lophura*), dlouhý ozdobný ocas či křídla (*Argusianus*), chocholky (*Rollulus*, *Afropavo*), ale i krční límce (*Chrysolophus*; del Hoyo *et al.* 1994).

U podskupiny Perdicinae převažují druhy otevřených biotopů, se sociálně monogamními svazky a nevýrazným pohlavním dimorfismem (del Hoyo *et al.* 1994). Sem patří například frankolíni (*Francolinus*), orebice (*Alectoris*), křepelky (*Coturnix*).

Z nejbližších příbuzných, u kterých byly zkoumány sexuální ornamenty, je orebice rudá (*Alectoris rufa*). Je to taktéž sociálně monogamní druh s nízkým pohlavním dimorfismem. Z nápadných ornamentů se může pochlubit pouze červeným zobákem a sytě červeně zbarvenou kůží u oka. Obě tato zbarvení jsou u orebice karotenoidního původu a byl u nich prokázán význam při pohlavním výběru (Mougeot *et al.* 2009b). Intenzita zbarvení zobáku a pigmentové skvrny na tváři je u samců výrazně vyšší než u samic. Výzkumy s pokusným omezením příjmu potravy ukázaly, že rozsah pigmentové skvrny na tváři a u samců i intenzita zbarvení zobáku jsou závislé na tělesné kondici, změnách tělesné hmotnosti (Pérez-Rodríguez & Viñuela 2008). Intenzitu tohoto karotenoidního zbarvení rovněž ovlivňovala parazitární zátěž (Mougeot *et al.* 2009b).

Význam karotenoidních ornamentů v pohlavním výběru a jejich změna při parazitární zátěži byly zkoumány také u bělokura rousného (*Lagopus lagopus*; Mougeot *et al.* 2007) a kura domácího (*Gallus gallus*; Zuk 1990).

Protichůdné výsledky významu nekarotenoidních ornamentů u hrabavých dokládají studie na křepelích rodu *Callipepla*, kteří žijí rovněž v sociální monogamii. U druhu s výrazným pohlavním dimorfismem, křepela přilbového (*Callipepla gambelii*), i u jeho příbuzného druhu s nevýrazným pohlavním dimorfismem, křepela šupinkatého (*Callipepla*

squamata), byl pohlavní výběr na základě ornamentálního zbarvení popřen (Hagelin & Ligon 2001). Míra atraktivity samce byla samicemi měřena nikoliv podle velikosti a zbarvení ornamentů, ale podle chování založeného na hladině testosteronu, tedy podle intenzity imponování. U řádu hrabavých, u kterých není samčí zbarvení na testosteronu závislé (Kimball & Ligon), mají pravděpodobně behaviorální znaky založené na testosteronu větší význam (Hagelin & Ligon 2001). To, že by ornamentální charakteristiky však úplně postrádaly svůj význam popírá studie na dalším druhu pohlavně dimorfního křepela, křepela kalifornského (*Callipepla californica*; Calkins & Burley 2003), která naopak význam nekarotenoidních ornamentů při pohlavním výběru podpořila.

1.7 Modelový druh koroptev polní

Koroptev polní je stejně jako většina *Perdicinae* sociálně monogamní druh s velice nevýrazným pohlavním dimorfismem. Typickými vlastnostmi koroptve jsou vysoký reprodukční potenciál, vysoká úmrtnost a krátká délka života (Cramp 1980, Carroll 1993). V přírodních podmínkách se tento druh dožívá průměrně 2-3 let. Jak dospělci tak snůšky jsou vystaveny vysokému predáčnickému tlaku (Potts 1986, Carroll 1990, Šálek *et al.* 1999, Blažková 2007). Investice do reprodukce je přitom velice vysoká. V porovnání s ostatními ptačími druhy produkuje koroptví samice jednu z největších snůšek (Carroll 1993). Volba hnízdního partnera je tak pro tento druh velice významnou záležitostí.

Výběr partnera začíná již 2 měsíce před zahnízděním a v tomto párovacím období často dochází k opakované výměně partnerů. Byly zaznamenány i případy, kdy samice změnila partnera pětkrát (Cramp 1980). Vše tedy naznačuje pečlivému výběru partnera. Pokud oba jedinci z páru přežijí do další sezóny, pár si většinou zůstává věrný.

Navíc v populaci dochází k průkaznému vychýlení poměru pohlaví v období párování ve prospěch samců, což zvyšuje kompetici o samice (Sekera 1959, Potts 1986, Carroll 1990). Nespárováno zůstává kolem 10-20 % samců (Šálek *et al.* 2002, Šálek & Marhoul 2008).

Pro výběr partnera je podle Crampa (1980) u obou pohlaví důležitá míra agresivity vůči ptákům stejného pohlaví a status dominance. Potyčky v období párování jsou mezi ptáky obou pohlaví běžnou praxí. Beani & Dessi-Fulgheri (1984) a Dahgren (1990) zjistili významnou preferenci pro samce, kteří jsou bedlivými strážci proti predátorům, tedy pro ty samce, kteří strávili více času ve vzpřímené ostražitě pozici. Podle Jenkinse (1961) jsou samicemi preferováni samci starší jednoho roku, tedy ti jedinci, kteří již prokázali schopnost

přežít delší dobu. Fusani *et al.* (1997) zjistili, že hladina testosteronu u samců pozitivně ovlivňuje čas strávený vokalizací. Doba strávená vokalizací je spolu s bdělostí samců považována za důležité kritérium v pohlavním výběru. Vokalizace dospělců je u koroptví velice jednoduché volání, které je používáno především nezadanými samci. U ptáků v páru jsou již hlasové projevy sníženy na minimum (Jenkins 1961, Cramp 1980, Carrol 1993).

Před kopulací se pár oddává rituálním námluvám, ptáci se obcházejí, samec imponuje vzpřímeným postojem při kterém vystavuje svoji melaninovou podkovu na prsou, ptáci pokyvují hlavami a dotýkají se krky (Jenkins 1961, Cramp 1980, Carrol 1993). Hnízdní okrsek vybírá pravděpodobně samice (Cramp 1980). Vzhledem k vysokému predáčnickému tlaku je kvalita hnízdního okrsku (dána především zastoupením vhodného vegetačního krytu, ale také potravními zdroji) významným faktorem úspěšnosti hnízdění. Při snášení vajec samec samici bedlivě hlídá a odhání ostatní samce. Mimopárové paternity nebyly u koroptve polní zatím nikdy zkoumány, chování naznačující nevěru samice však v terénu zaznamenáno bylo (Jenkins 1961).

Zbarvení obou pohlaví je nenápadné, spíše kryptické, a může se lišit mezi populacemi podle typu půd (resp. podkladu) (Carrol 1993), což poukazuje na silný selekční tlak na antipredační zbarvení. Z výrazných ornamentů je to především tmavá podkova na hrudi, oranžově zbarvené peří na tvářích, červenohnědé skvrnění na křídlech a neopeřená oranžová skvrna za okem, která je u některých jedinců rozšířena i pod oko. Význam těchto ornamentů při pohlavním výběru je však prozatím popíráno (Beani & Dessi-Fulgheri 1995).

1.8 Cíle práce

Tato diplomová práce zpracovává údaje z terénních sledování koroptví na dvou lokalitách v průběhu několika let. Cílem je nejen popsat sekundární pohlavní znaky a jejich variabilitu u koroptví, ale především nalézt ty ukazatele kvality jedince (především u samců), které ovlivňují úspěšné párování.

Záměrem práce je odpovědět na následující dílčí otázky:

- 1) zjistit rozsahy hodnot ornamentových charakteristik u samců a u samic, najít nejdůležitější charakteristiky pohlavního dimorfismu a zjistit jak se mění s věkem a s kondicí
- 2) porovnat ornamentové charakteristiky a kondici s úspěšností v párování
- 3) zjistit, zda souvisí kvalita samců s kvalitou vybrané hnízdní partnerky
- 4) porovnat souměrnost ornamentů na pravé a levé straně těla s kondicí a úspěšností párování

2 Metodika

2.1 Studované populace

Pro analýzu fenotypových znaků bylo použito 83 jedinců odchycených v letech 2001-2003 na lokalitě v Praze-Stodůlkách. Dalších 41 jedinců pocházelo ze studované populace na Písecku a byli odchyceni v letech 2003 a 2004.

Pražská lokalita zaujímá území o rozloze 3 km². Nachází se na jihozápadním okraji města, v prostoru mezi čtvrtí Stodůlky a obcí Řeporyje a geograficky reprezentuje oblast členitých pahorkatin (Demek 1965). Hlavní biotop na tomto území tvoří obhospodařovaná pole a ruderalní plochy. Vysoký podíl ruderalních ploch je důležitou charakteristikou tohoto území. Jejich vznik byl umožněn díky ladám ponechaných kolem obchodních center a silnic. Tato lokalita představovala v době výzkumu území s vysokou populační hustotou koroptví (20-30 párů/100ha, Šálek *et al.* 2002).

Druhá lokalita se nachází jižně od města Písku v blízkosti obce Smrkovice a je součástí Táborské pahorkatiny (Demek 1965). Rozkládá se na území 11 km². Jedná se o tradiční zemědělskou krajinu s nižší hustotou koroptví populace (2-5 párů na 100ha, Šálek & Marhoul 1999, současná nepubl. data) srovnatelnou s většinou území ČR (Hudec *et al.* 2005). Klimaticky patří obě lokality do oblasti mírně teplé (Demek *et al.* 1975).

2.2 Metoda odchytu a značení

Odchyt koroptví probíhal během zimy a průběžně až do března. Ptáci byli chytáni v podvečer do nárazových sítí nebo nočních hodinách pomocí silného reflektoru a velkého podběráku ze sítě.

Párování koroptví bylo sledováno na základě telemetrického sledování. Ze studií zabývajících se negativními vlivy způsobenými odchycením a značením dospělých koroptví (Bro *et al.* 1999, Kaiser 1999) vyplývá, že se u koroptví mohou projevovat postresové symptomy. Značení ptáci se také mohou stát snadnější kořistí predátorů. Ve snaze o minimalizaci těchto nežádoucích jevů jsme dle doporučení používali vysílačky upevněné na krk a vážící méně než 3 % tělesné hmotnosti jedince (v našem případě 1,3-1,7 %). Jednalo se o vysílače TW-4, Biotrack Ltd. z Velké Británie vážící 6,5g (obr. 1). Zároveň bylo přijato pravidlo, podle něhož nebyli do zpracování výsledků zahrnuti ptáci, uhynulí do 1 týdne po označení (Bro *et al.* 1999). Je totiž pravděpodobné, že šlo o důsledek stresu.

Podle určovacích znaků (Hudec *et al.* 2005) bylo zjišťováno pohlaví a stáří. Stáří bylo určováno do kategorií "juvenil" (pták v prvním roce života, konce primárních letek zašpičatělé, bílé proužkování výrazné a husté) a "adult" (pták ve druhém roce života a starší, oblé konce primárních letek, proužkování řídké, přerušované). Pohlaví bylo rozlišováno podle charakteristické kresby na hlavě (samice mají bílý proužek nad okem a žíhání na temeni, samec šedý proužek, bez žíhání) a podle mramorování na terciálních krovkách. Ptáci byli s přiloženým měřítkem a za standardních podmínek vyfotografováni klasickým fotoaparátem za použití blesku (fotografie byly poté oscanovány do digitální podoby). Ptáci byli zváženi, byla jim změřena délka obou křídel (s přesností na 0,5mm) a tarzů (s přesností na 0,05 mm) a proveden odběr krve z křídelní žíly pro pozdější genetické analýzy. Kromě upevnění krčního vysílače byli jedinci také okroužkováni a označeni barevnou křídelní značkou. Ve snaze o minimalizaci jejich stresu probíhala manipulace co nejopatrněji a nejrychleji, přičemž jejich hlava byla zakryta. Ptáci byli vypuštěni v místě odchyty ještě týž den nebo (za silného mrazu či deště) druhý den v časných ranních hodinách.

Obr. 1. Samice koroptve s vysílačkou



2.3 Sledování v terénu a sběr dat o párování

Pro získání informací o párování byli někteří ptáci v terénu rozpoznáváni díky křídelním značkám. Většina ptáků však byla označena vysílačkami a byli tak lokalizováni pomocí širokospektrálních přijímačů AR 8000 a ICOM IR-10. Sběr dat v terénu probíhal pokud možno bez rušení či pravidelného plašení sledovaného jedince. Současně byly zaznamenávány údaje o biotopu, počasí, statusu jedince ("nespárovaný" nebo "spárovaný"), chování, popřípadě přeletu při vyplašení a další zajímavosti. Pták byl označen jako spárovaný pokud byl spatřen ve dvojici spolu s dalším jedincem. V případech, kdy byly ptáci pozorováni

ve trojici, status spárovaný byl zachován pouze pokud byl pták již předtím v páru a po rozpadu trojice v páru setrval. Nespárovaní samci často páry obtěžují a zkoušejí zde své štěstí.

Telemetrické sledování ptáků probíhalo v týdenních a kratších intervalech od označení jedince až po jeho smrt, zmizení z lokality či selhání vysílačky. Baterie vysílače mají životnost přibližně jeden rok. Při ztrátě signálu bylo prohledáno široké okolí studijní lokality. Pokud se nepodařilo ptáka nalézt ani potvrdit smrt, při zpracování výsledků byl zařazen mezi nezvěstné (censored).

Pro vyhodnocení relativní úspěšnosti jedince při párování byly sbírána následující data:

- 1) Datum prvního pozorování jedince v páru. Jelikož byla pozorování prováděna zhruba v týdenních intervalech, jako datum spárování jedince byl brán středový datum mezi posledním pozorováním ve statusu "single" a prvním pozorováním jedince v páru ("spárovaný").
- 2) Po období od prvního pozorování jedince v páru do konce dubna (počátek období hnízdění) byl zaznamenáván počet dní, který jedinec strávil v páru a počet dní strávených mimo pár.
- 3) Z výše uvedených údajů byl posléze spočten podíl doby strávené v páru v období párování. Pro tento výpočet byl použit první datum pozorování jedince v páru a nikoliv fixní datum z důvodu silné sezónní variability v počátku párování, která je ovlivněna teplotními charakteristikami a může se tak lišit mezi roky i mezi lokalitami (Carroll 1993, vlastní pozorování). Z analýzy byly vyloučeni ptáci, jejichž párovací schema bylo založeno na méně než čtyřech pozorováních.
- 4) Dále bylo vyhodnoceno celkové přežívání jedinců (tedy celková doba po kterou byl pták sledován. Jeho osud (prokázaná smrt či nezvěstný) ve statistické analýze zohledňován nebyl, vzhledem k usedlému způsobu života a silné filopatrii je však vysoká pravděpodobnost úmrtí většiny nezvěstných ptáků.

2.4 Měření fenotypových charakteristik

Ptáci byly ihned po odchytu váženi na pružinové váze značky Pesola. Délka tarsu byla měřena posuvným měřítkem s přesností na 0,05 mm. Měření délky křídla bylo prováděno pravítkem se zarážkou od paždí až po nejdější letku s přesností na 1mm. Měřeny byly vždy pravá i levá strana jedince.

Ornamentové charakteristiky byly za standardních podmínek a s přiloženým měřítkem vyfotografovány a posléze převedeny do elektronické podoby. V programu GIS ARCVIEW® verze 3.2, pak byly měřeny obsahy ploch následujících ornamentů: melaninová podkova na bříše (obr. 2), oranžová skvrna za okem (obr. 3) a hnědočervené skvrnění křídel (obr. 4). Skvrnění křídel bylo vyhodnocováno v poloze s křídly složenými, v takovéto poloze křídel probíhají i námluvy partnerů. U párových ornamentů byly měřeny opět pravá i levá strana. Pomocí vyfotografovaného měřítka byly následně velikosti ploch spočtené v programu GIS přepočteny na reálnou plochu.

Pro statistické zpracování údajů fenotypových charakteristik byly používány následující zkratky:

vaha - hmotnost (g)

age- stáří, kategorie jednoletí a starší

kridlo - střední průměr délek pravého a levého křídla (mm)

tarsus - střední průměr délek pravého a levého tarsu (mm)

podk - rozsah tmavého ornamentu na bříše (nejčastěji do tvaru podkovy) (mm²)

orn - střední průměr plochy pravého a levé oranžové pigmentové skvrny na kůži za okem (také periorbitální ornament) po jemném roztažení prsty (mm²)

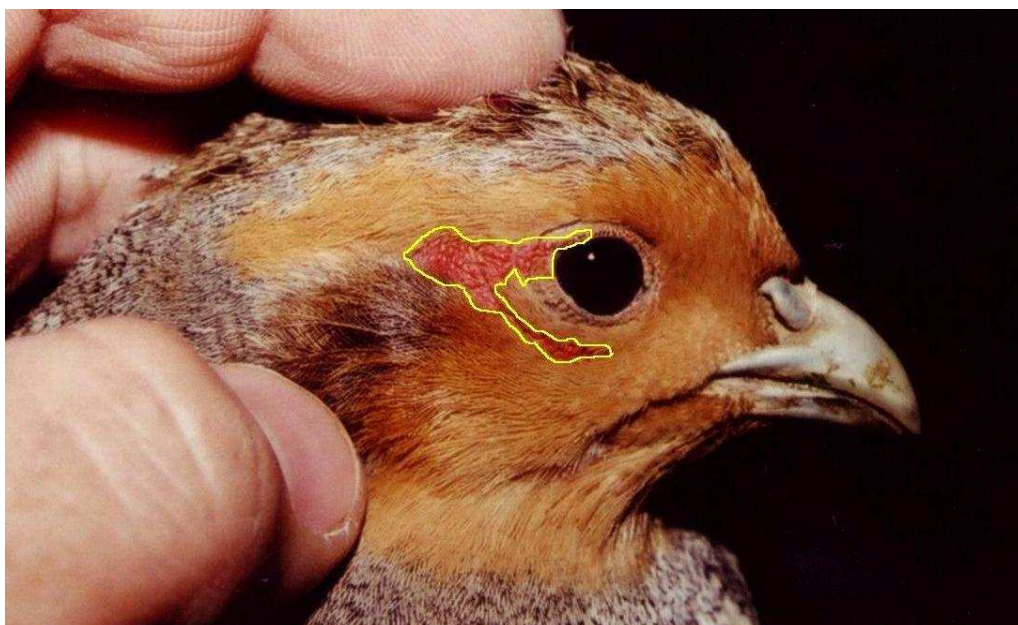
bok - střední průměr ploch červenohnědého skvrnění z pravého a levého křídla (mm²)

kondT - kondiční index počítaný residuály od regresního vztahu hmotnosti a délky tarsu

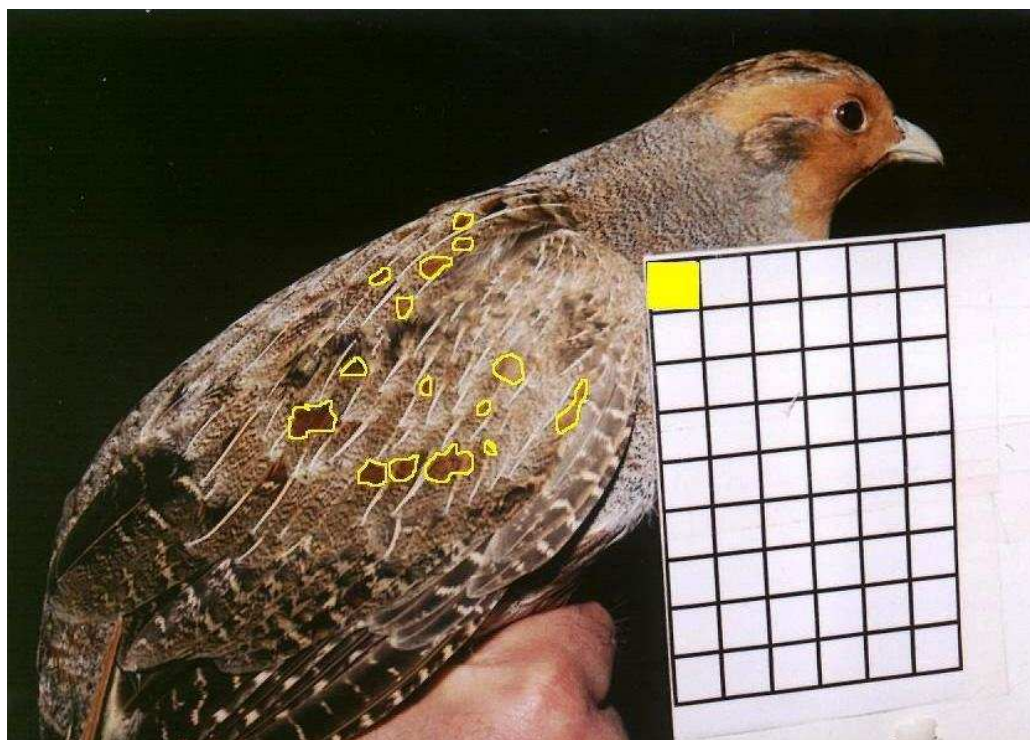
Obr. 2. Ukázka měření plochy tmavého ornamentu na prsou.



Obr. 3. Ukázka měření plochy pigmentové skvrny za okem (periorbitálního ornamentu).



Obr. 4. Ukázka měření plochy hnědočerveného skvrnění na bocích.



2.5 Statistické vyhodnocování dat

Pro statistické zpracování bylo použito programů Statistica verze 6.0. Pro zobecněné lineární modely (GLM) a mixované modely (GLMM) byl využit program R 2.8.1 (<http://www.r-project.org/>). Fitován byl vždy plný model, včetně dvojných interakcí (int. prvního řádu). Jednotlivé členy modelu byly odstraňovány postupně, přičemž modely byly porovnávány za použití likelihood-ratio testů a χ^2 statistiky (Crawley 2007). V případě zaznamenané overdispersion (disperzní parametr $\gg 1$) byla použita F statistika. Simplifikace modelu byla zahájena odstraňováním interakcí a posléze i hlavních efektů (pokud nebyly členem průkazné interakce). Presentovány jsou minimální adekvátní modely (MAM), tj. modely se všemi členy průkaznými (Crawley 2007). Za signifikantní byly považovány hodnoty $\alpha < 0,05$.

V případě že vysvětlovaná proměnná neměla normální rozložení (testováno Kolmogorov-Smirnov), byla buďto transformována (log transformace, odmocninová transformace), nebo bylo předpokládáno jiné nežli normální rozložení chybových členů (Poissonovské, binomické vč. Bernoulli). Při nenormálním rozložení dat byly používány neparametrické metody testování (Mann-Whitney U Test, Spearman). V některých případech bylo nutno zahrnout v modelu také náhodný efekt (efekt populace, lokality či roku).

Jako měřítko kondičního indexu jedince byl považován residuál z regresního vztahu mezi délkou pravého tarsu a hmotností jedince. Vztahy mezi hmotností vs délka křídla a hmotností vs délka tarsu spolu vysoce korelovaly ($p < 0.001$). Rozhodli jsme se pro výpočet kondičního indexu používat vztah mezi hmotností a velikostí tarsu, jelikož velikost tarsu spíše než délka křídla odráží celkovou velikost těla.

3 Výsledky

3.1 Vliv pohlaví na fenotypovou variabilitu

Na dvou lokalitách bylo odchyceno celkem 59 samic a 68 samců. U všech jedinců byly změřeny jejich fenotypové charakteristiky. U párových veličin byla měřena pravá a levá strana zvlášť. Do všech analýz byly následně použity průměry těchto hodnot (pokud není uvedeno jinak). Kondice byla stanovena jako reziduál vztahu délky tarsu a hmotnosti. Tyto dvě proměnné spolu průkazně korelují ($r=0.348$, $p<0.001$, $n=127$).

Ze 68 samců měli naprosto všichni zřetelný tmavý ornament na prsou. Pouze jeden samec (1.5 %) postrádal oranžovou skvrnu za okem a pouze jednomu (jinému) samci (1.5 %) chybělo skvrnění na křídlech. Relativně nejvariabilnějším znakem mezi samci byl rozsah skvrny za okem (tab. 1).

Tab. 1. Parametry naměřených hodnot u samců.

	N	Střední průměr	Minimum	Maximum	S.D.	S.E.	Variační koeficient
hmotnost	68	409.022	335.000	494.000	29.965	3.634	0.075
délka křídla	68	161.525	154.000	169.000	4.140	0.502	0.025
délka tarsu	68	50.867	46.400	55.800	1.654	0.201	0.032
velikost podkovy	68	2073.033	107.276	4424.486	739.453	89.672	0.356
rozsah skvrny za okem	68	30.003	0.000	81.398	16.820	2.040	0.590
rozsah skvrnění na boku	68	446.636	0.000	957.706	181.329	21.989	0.416
kondice	68	-13.018	-412.270	63.861	56.166	6.811	-4.586

Ornament na prsou postrádalo 14 samic (23,0 %), u 15 samic (24.6 %) nebyla zřetelná žádná pigmentová skvrna za okem a u 20 samic (32.8 %) chybělo červenohnědé skvrnění na křídlech. Z ornamentů samic byl nejvariabilnější rozsah skvrnění na boku a velikost podkovy (tab. 2).

Tab. 2. Parametry naměřených hodnot u samic.

	N	Střední průměr	Minimum	Maximum	S.D.	S.E.	Variační koeficient
hmotnost	61	413.525	329.000	562.000	38.456	4.924	0.092
délka křídla	61	158.172	149.500	168.000	4.093	0.524	0.026
délka tarsu	61	49.424	46.175	51.850	1.433	0.183	0.029
velikost podkovy	61	379.911	0.000	1937.314	478.445	61.259	1.249
rozsah skvrny za okem	61	12.774	0.000	37.750	10.451	1.338	0.811
rozsah skvrnění na boku	61	37.387	0.000	218.139	48.740	6.241	1.293
kondice	61	6.884	-58.103	139.062	35.578	4.555	5.126

Data o fenotypových charakteristikách byla sbírána na v letech 2001, 2002 a 2003 u Prahy a v letech 2002, 2003 a 2004 na Písecku. Vliv lokality a roku byl testován hierarchickou ANOVou s pořadím faktorů lokalita, rok (tj. rok v rámci lokality).

Vliv lokality byl průkazný na hmotnost (nested ANOVA $F_{1,122}=5.567$, $p=0.020$), na délku tarsu (nested ANOVA $F_{1,122}=20.875$, $p<0.001$) a s marginální průkazností také na rozsahu ornamentu na prsou (nested ANOVA $F_{1,122}=3.836$, $p=0.052$).

Vliv roku se uplatnil u hmotnosti (ANOVA $F_{3,122}=3.074$, $p=0.030$), u délky křídla (nested ANOVA $F_{3,122}=6.846$, $p<0.001$), délky tarsu (ANOVA $F_{3,122}=7.346$, $p<0.001$) a periorbitálního ornamentu (nested ANOVA $F_{3,122}=10.519$, $p<0.001$).

Vzhledem ke značné heterogenitě vzorku způsobené sledováním jedinců z různých lokalit a let, byli jedinci rozděleni do pěti „populací“ (tab. 3). Toto rozdělení je zohledňováno v dalších analýzách.

Tab. 3. Rozdělení studovaných jedinců do „populací“ podle lokality a roku.

lokality	rok	č. populace	samců	samic	celkem
Praha	2001	1	18	14	32
	2002	2	27	18	45
	2003	3	7	8	15
Písek	2003	4	13	13	26
	2004	5	7	8	15
celkem			72	61	133

Rozdíly ve fenotypových charakteristikách samců a samic byly testovány jednocestnou ANOVou (viz tab. 4; vliv populace byl v této analýze zanedbán). Průkazné rozdíly mezi samci a samicemi byly nalezeny v rozsahu ploch všech ornamentových

charakteristik, v délce tarsů i křídel. Samci disponovali většími podkovami na prsou, větším rozsahem periorbitální pigmentace i hnědočerveným skvrněním křídel. Zároveň měli oproti samicím delší křídla a tarsy (tab. 4). V hmotnosti těla se samci od samic signifikantně nelišili (tab. 4).

Tab. 4. Rozdíl rozsahu ornamentů, velikostí a hmotností samců a samic. Testováno jednocestnou ANOVou. Bonferroniho korekce posunula hladinu významnosti na 0.007.

	n	F	p
hmotnost	127	0.707	0.402
délka křídla	127	21.088	<0.001
délka tarsu	127	26.930	<0.001
velikost podkovy	127	222.745	<0.001
rozsah skvrny za okem	127	44.834	<0.001
rozsah skvrnění na boku	127	281.926	<0.001
kondice	127	5.830	0.017

Pro hrubé zjištění vzájemných vztahů mezi fenotypovými charakteristikami byla sestavena korelační matice zvlášť pro samce a samice (tab. 5). Proměnná „rozsah podkovy“ u samic byla logaritmicky transformována a proměnná „rozsah skvrnění na boku“ samic, která nenabývala normálního rozložení ani po zlogaritmování, byla počítána zvlášť neparametrickými Spearmanovými korelacemi. Výsledky jsou shrnuty v tabulce 5. Je patrné, že u samců i samic s velikostí tarsu pozitivně koreluje hmotnost (viz tab. 5). Mírně spolu vzájemně korelují ornamentové charakteristiky (rozsah podkovy, ornamentu za okem a skvrnění boku) u samců (viz tab. 5), po Bonferroniho korekci jsou však tyto vztahy neprůkazné. Rovněž souvislost ornamentových charakteristik s kondičním indexem zjištěna nebyla u samců ani u samic (tab. 5).

Tab. 5. Korelační matice fenotypových charakteristik pro samce (N=72; hodnoty pod diagonálou) a samice (N=59; hodnoty nad diagonálou). Uvedeny jsou hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu (r) a signifikance (p). Tučně zvýrazněné hodnoty jsou průkazné na 0.1% hladině významnosti (hladina po Bonferroniho korekci).

SAMCI	vaha	kridlo	tarsus	podk	orn	bok	kondT	SAMICE
vaha		r=0.199 p=0.131	r=0.415 p=0.001	r=0.002 p=0.856	r=0.034 p=0.796	r=0.048 p=0.715	r=0.968 p<0.001	vaha
kridlo	r=0.244 p=0.045		r=0.296 p=0.023	r=-0.063 p=0.636	r=0.218 p=0.097	r=0.202 p=0.117	r=0.133 p=0.315	kridlo
tarsus	r=0.400 p=0.001	r=0.200 p=0.102		r=-0.137 p=0.298	r=0.093 p=0.480	r=-0.142 p=0.273	r=0.171 p=0.195	tarsus
podk	r=-0.028 p=0.819	r=0.236 p=0.052	r=0.177 p=0.147		r=-0.227 p=0.083	r=0.284 p=0.026	r=0.011 p=0.933	log podk
orn	r=-0.022 p=0.855	r=-0.24 p=0.048	r=0.234 p=0.054	r=0.288 p=0.017		r=0.009 p=0.944	r=0.064 p=0.628	orn
bok	r=-0.005 p=0.962	r=0.012 p=0.922	r=-0.235 p=0.001	r=0.271 p=0.025	r=-0.03 p=.804		r=0.035 p=0.788	bok
kondT	r=0.569 p<0.001	r=0.124 p=0.313	r=0.049 p=0.691	r=-0.056 p=0.647	r=-0.027 p=0.824	r=0.083 p=0.499		kondT

3.2 Fenotypová variabilita a vliv věku u samců

Celkem byly změřeny fenotypové charakteristiky 72 samců, kteří byli rozděleni do 5 skupin (viz tab. 3). Hodnoty všech proměnných měly normální rozložení (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$).

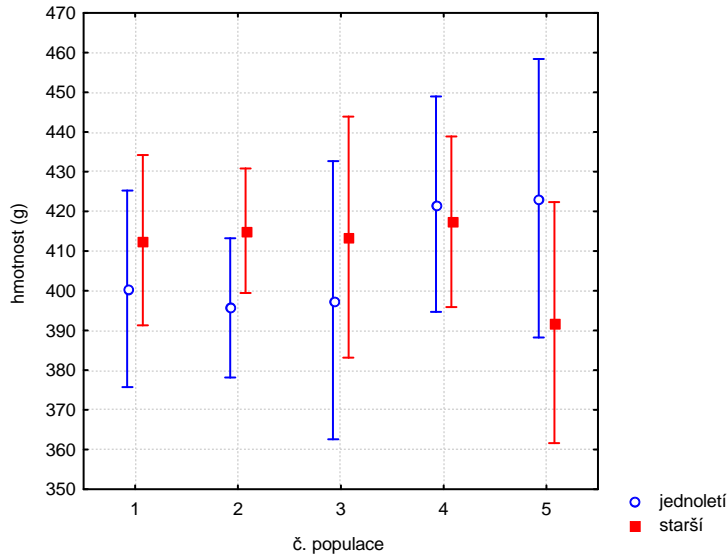
Pro testování vlivu věku a populace na ornamentové a morfologické charakteristiky byla používána dvoucestná ANOVA. Mezi jednoletými a staršími samci nebyl průkazný rozdíl v žádné z testovaných proměnných (tab. 6).

Tab. 6. Vliv stáří (kategorie jednoletí a starší) na fenotypové charakteristiky samců všech populací (ANOVA). Bonferroniho korekce posunula hladinu významnosti na 0.007.

	n	F	p
hmotnost	66	1.283	0.261
délka křídla	66	0.001	0.971
délka tarsu	66	0.107	0.744
velikost podkovy	66	0.145	0.704
rozsah skvrny za okem	66	4.090	0.048
rozsah skvrnění na boku	66	0.484	0.489
kondice	66	0.001	0.979

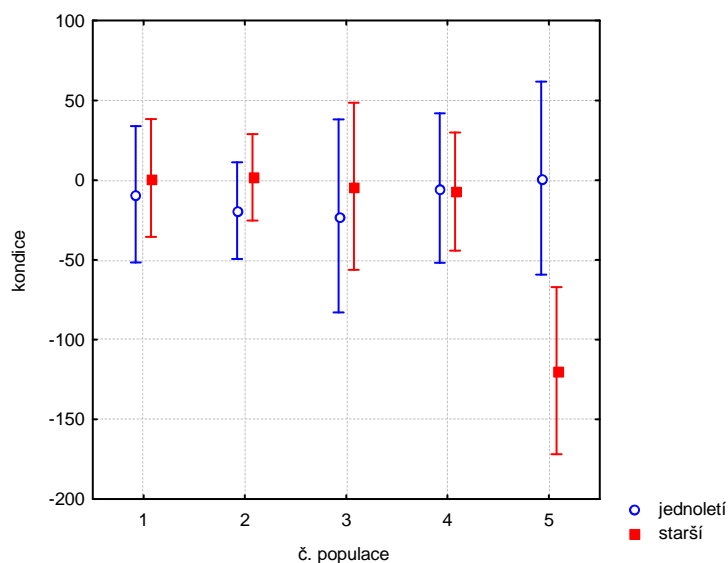
Hmotnost samců se nelišila mezi jednoletými a staršími jedinci (viz tab. 6) ani mezi jednotlivými populacemi (ANOVA $F_{4,58}=0.448$, $p=0.774$).

Obr. 5. Rozdíly hmotností jednoletých a starších samců podle populací.



Analogická je i distribuce indexů kondice (viz obr. 6). Kondice se neliší mezi věkovými kategoriemi (viz tab. 6), ani mezi jednotlivými populacemi (ANOVA $F_{4,58}=2.169$, $p=0.084$). Interakce vztahu kondice a věku v závislosti na populaci je statisticky průkazná (ANOVA $F_{4,58}=2.636$, $p=0.043$). Zejména v Písku v roce 2004 byli kondice starších samců výrazně nižší (obr. 6), což však může být důsledek nízkého počtu vzorku..

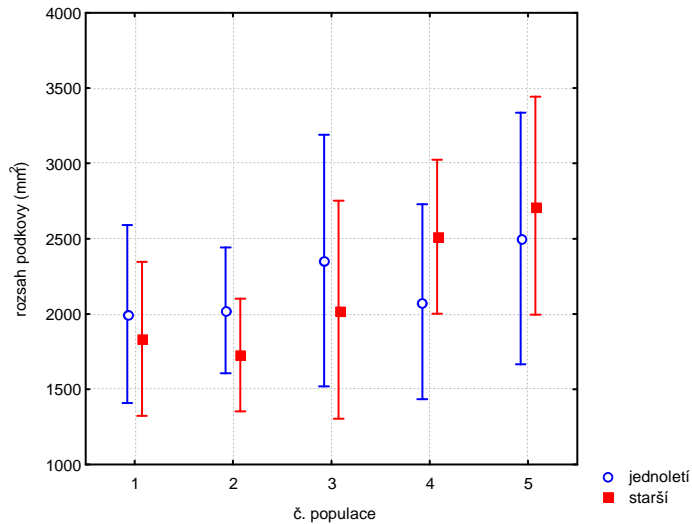
Obr. 6. Rozdíly v kondici u jednoletých a starších samců podle populací.



Také rozsah podkovy se podle stáří samců průkazně nelišil (tab. 6) a ani mezi populacemi nebyl potvrzen statisticky významný rozdíl (ANOVA $F_{4,58}=2.294$, $p=0.070$). Na

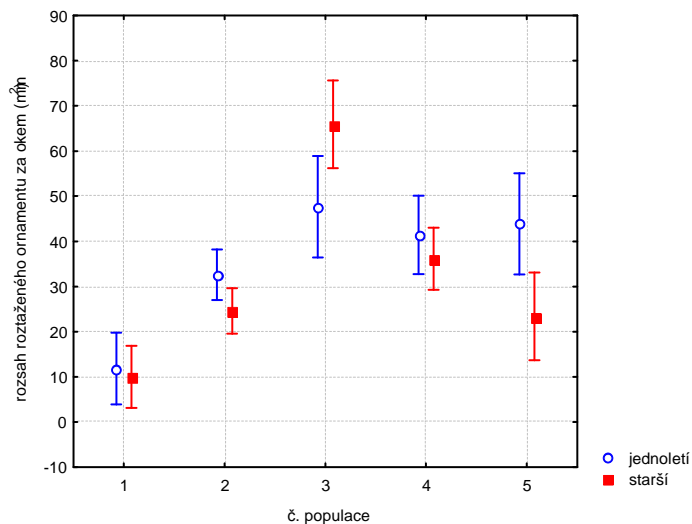
lokalitě u Prahy (populace č. 1, 2, 3) mají jednoletí samci mírně větší rozsah podkovy na prsou, zatímco na Písecku mají větší podkovu samci starší. Interakce vlivu stáří a lokality však není průkazná (ANOVA $F_{4,58}=2.5$, $p=0.12$).

Obr. 7. Rozdíly mezi rozsahem podkovy na prsou u jednoletých a starších samců podle populací.



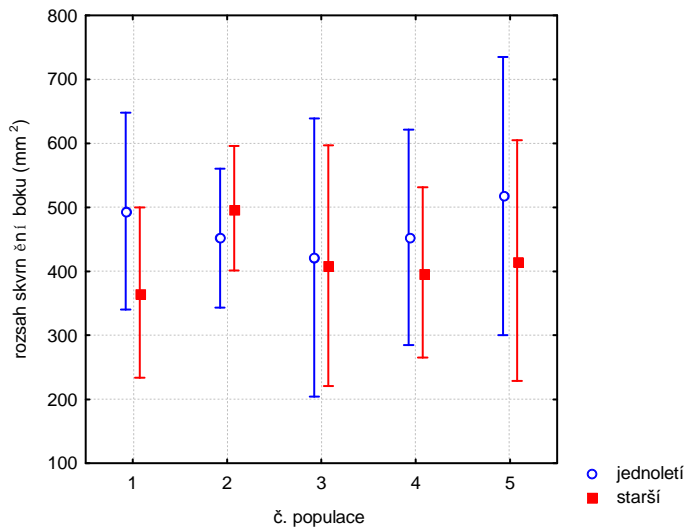
Rozsah oranžové pigmentové skvrny za okem se mírně liší podle stáří (ANOVA $F_{1,58}=4.090$, $p=0.048$), jednoletí samci mají mírně větší rozsah ornamentu (obr. 8), po Bonferroniho korekci je však tento vztah neprůkazný. Velikost ornamentu se lišila i podle populace (ANOVA $F_{4,58}=31.086$, $p<0.001$). Interakce vztahu stáří a populace není průkazná (ANOVA $F_{4,58}=1.9$, $p=0.60$)

Obr. 8. Rozdíly mezi rozsahem ornamentu za okem u jednoletých a starších samců v různých populacích.



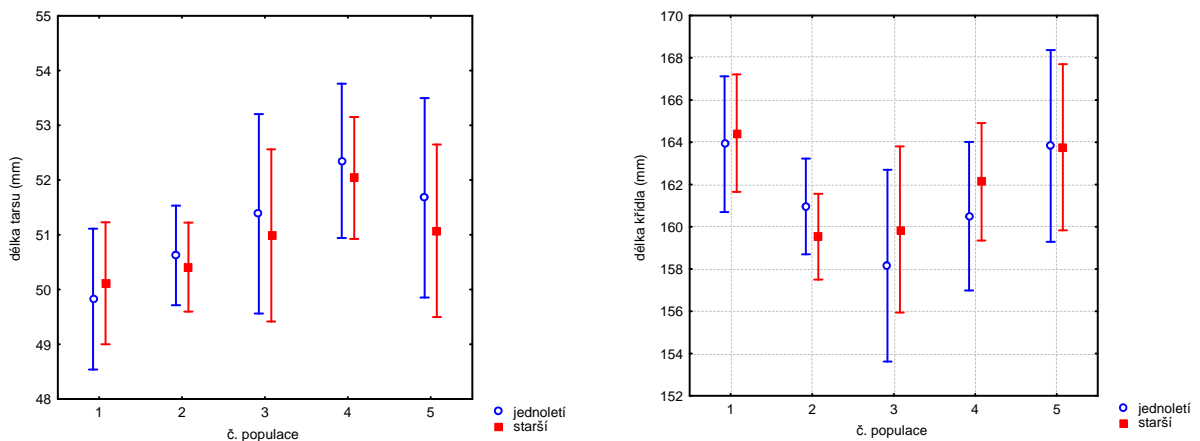
Rozsah červenohnědého skvrnění na křídlech se nelišil podle kategorie věku ani mezi populacemi (ANOVA $F_{4,58}=0.377$, $p=0.824$; obr. 9).

Obr. 9. Rozdíly mezi rozsahem červenohnědého skvrnění na křídlech u jednoletých a starších samců v různých populacích.



Velikostní charakteristiky jako je délka tarsu a délka křídla se prokazatelně lišily mezi populacemi (ANOVA $F_{4,58}=3.846$, $p=0.008$ pro tarsus a $F_{4,58}=3.68$, $p=0.010$ pro křídlo). Rozdíly mezi jednoletými a staršími samci však prokázány nebyly (viz obr. 10).

Obr. 10. Rozdíly ve velikosti tarsu a délce křídla jednoletých a starších samců podle populace.



3.3 Fenotypová variabilita a vliv věku u samic

Celkem byly změřeny fenotypové charakteristiky u 61 samic (viz tab. 6). Pro normalizaci průběhu dat o rozsahu ornamentu na prsou byla použita logaritmická transformace (po zlogaritmování Kolmogorov-Smirnov $d=0.173$, $p<0.10$). Proměnná "rozsah skvrnění na bocích" nenabyla normálního rozložení ani po zlogaritmování (Kolmogorov-Smirnov $d=0.223$, $p<0.01$).

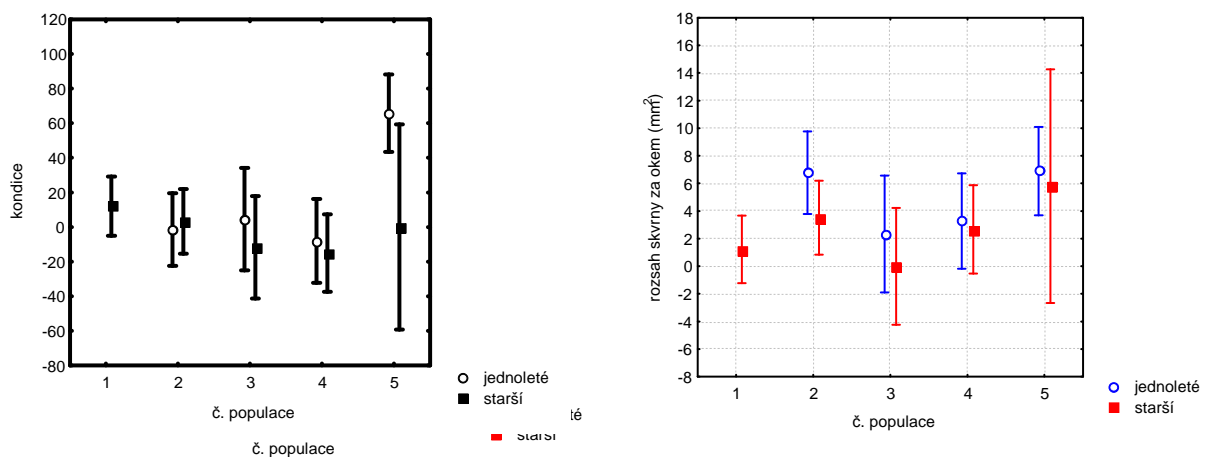
Jednoleté samice disponují s marginální průkazností větším rozsahem oranžové periorbitální skvrny (viz tab. 10). V dalších charakteristikách nebyl mezi jednoletými a staršími samicemi průkazný rozdíl. Rozdíl nebyl ani v rozsahu skvrnění na křídlech (Mann-Whitney U Test, $U=218$, $Z=1.434$, $p=0.145$).

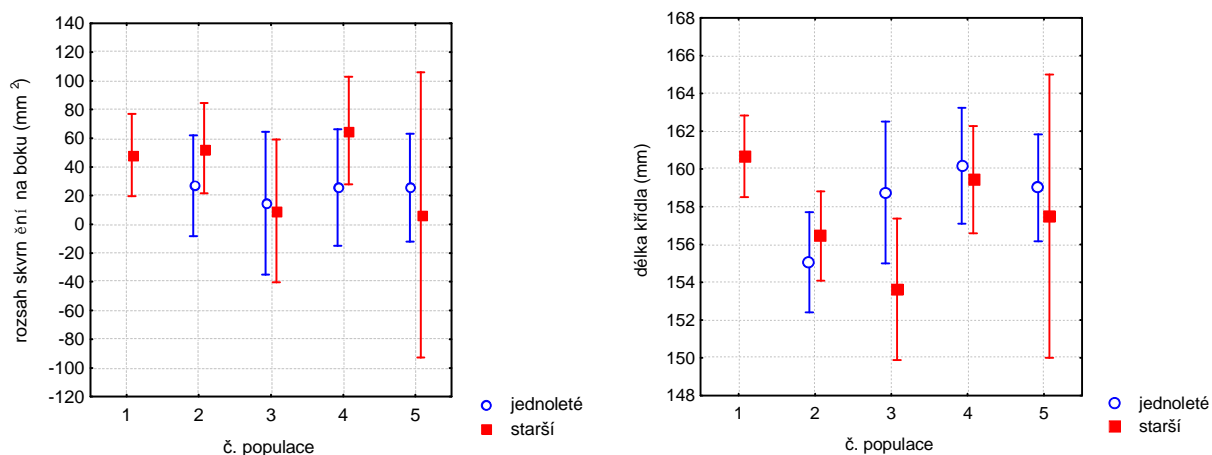
Tab. 7. Výsledek ANOVA testujícího vliv věku (kategorie jednoleté a starší). Bonferroniho korekce posunula hladinu významnosti na 0.008.

	n	F	p
hmotnost	59	1.114	0.296
délka křídla	59	0.412	0.524
délka tarsu	59	0.456	0.503
velikost podkovy	59	0.925	0.341
rozsah skvrny za okem	59	7.198	0.010
kondice	59	0.912	0.344

Vliv populace byl průkazný u hmotnosti (ANOVA $F_{4,50}=8.213$, $p<0.001$), délky křídla (ANOVA $F_{4,50}=4.325$, $p=0.004$), tarsu (ANOVA $F_{4,50}=9.761$, $p<0.001$), ornamentu za okem (ANOVA $F_{4,50}=9.774$, $p<0.001$) a kondicí (ANOVA $F_{4,50}=7.742$, $p<0.001$), tedy u všech sledovaných charakteristik kromě rozsahu skvrny na prsou (obr. 11).

Obr. 11. Rozdíly měřených charakteristik jednoletých a starších samic podle populací.





Dále byla použitím jednocestné ANOVy testována závislost dvou kategorií ornamentů - přítomen a nepřítomen (testován každý ornament zvlášť). Přítomnost či nepřítomnost ornamentu u samic nesouvisela s hmotností, s kondicí ani s rozsahem dalších ornamentů. Samice disponující periorbitálním ornamentem měly o něco delší tarsus ($F_{1,57}=3.460$, $p=0.068$), právě tak jako samice se skvrněním křídel ($F_{1,57}=3.488$, $p=0.067$), oba tyto vztahy jsou však za hranicí průkaznosti.

3.4 Ornamentové charakteristiky a úspěšnost párování samců

Dostatek dat o úspěšnosti párování byl k dispozici u 36 samců ze tří populací. Na tomto vzorku se projevil rozdíl mezi populacemi v rozsahu podkovy (ANOVA, $F_{2,33}=4.094$, $p=0.026$) a v délce křídla (ANOVA $F_{2,33}=3.956$, $p=0.029$). Po Bonferroniho korekci sice nejsou tyto rozdíly průkazné (ta snížila hladinu významnosti na 0.008), přesto však byl efekt populace v analýzách zohledněn (jako náhodný efekt).

Vysvětlovanou proměnnou v sestaveném zobecněném lineárním modelu bylo procento času stráveného v páru v období od data, kdy byl jedinec prvně spatřen v páru, do konce dubna. Tato proměnná byla transformována arcsinovou transformací. Tři jedinci nebyli v průběhu období párování spatřeni v páru ani jednou, devět jedinců bylo naopak v páru po celé období.

Nejdříve byly testovány ornamentové charakteristiky odděleně, jako samostatné ornamenty. Zobecněným lineárním modelem (GLMM) byl testován lineární i polynomický vztah vysvětlujících proměnných (viz tab. 8).

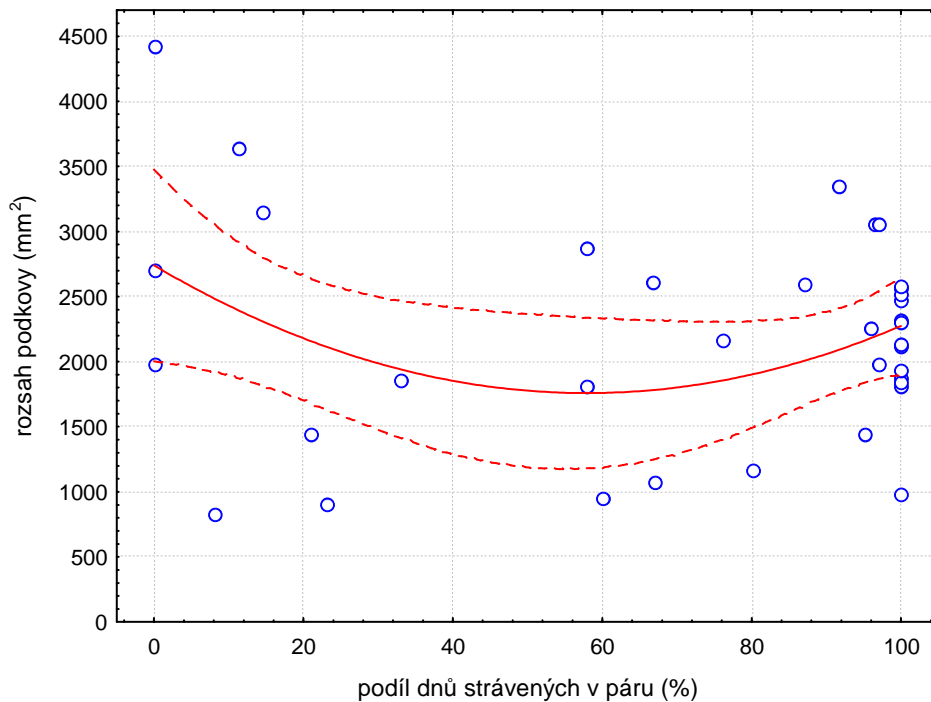
Tab. 8. Tabulka výsledných hodnot obecného lineárního modelu (GLMM), minimální adekvátní model vysvětlující podíl času strávený v páru. Tučně zvýrazněné jsou hodnoty nad 5% hladinou významnosti. (poly- polynomický vztah vysvětlující a vysvětlované proměnné)

vysvětlující proměnná	F	df	p
kondice	0.021	1	0.886
bok	0.002	1	0.962
orn	0.016	1	0.901
podk	0.237	1	0.633
poly bok	0.998	1	0.607
poly orn	0.562	1	0.582
age	4.793	1	0.029
poly podk	11.584	1	0.003
poly podk*age	0.076	1	0.927

minimální adekvátní model			
poly podk + age	15.763	3	0.001

Výsledek modelu prokázal polynomický vztah mezi úspěšností párování (měřenou podílem času stráveného v období párování s partnerkou) a rozsahem ornamentu na prsou (tab. 8, obr. 12). Samci, kteří se za celé předhnízdni období ani jednou nespárovali (tzv. singlové) vykazují nadprůměrné hodnoty velikosti podkovy na prsou (obr. 12). U ostatních samců platí že samci s nadprůměrnou velikostí podkovy byli v párování úspěšnější. Také starší samci trávili v předhnízdni období se samicí více času než jednoletí (obr. 13). Interakce věku a polynomického vztahu velikosti podkovy a úspěšností párování potvrzena nebyla.

Obr.12. Polynomický vztah podílu času stráveného v páru a rozsahu ornamentu na prsou. Znázorněn je i 95% konfidenční interval.



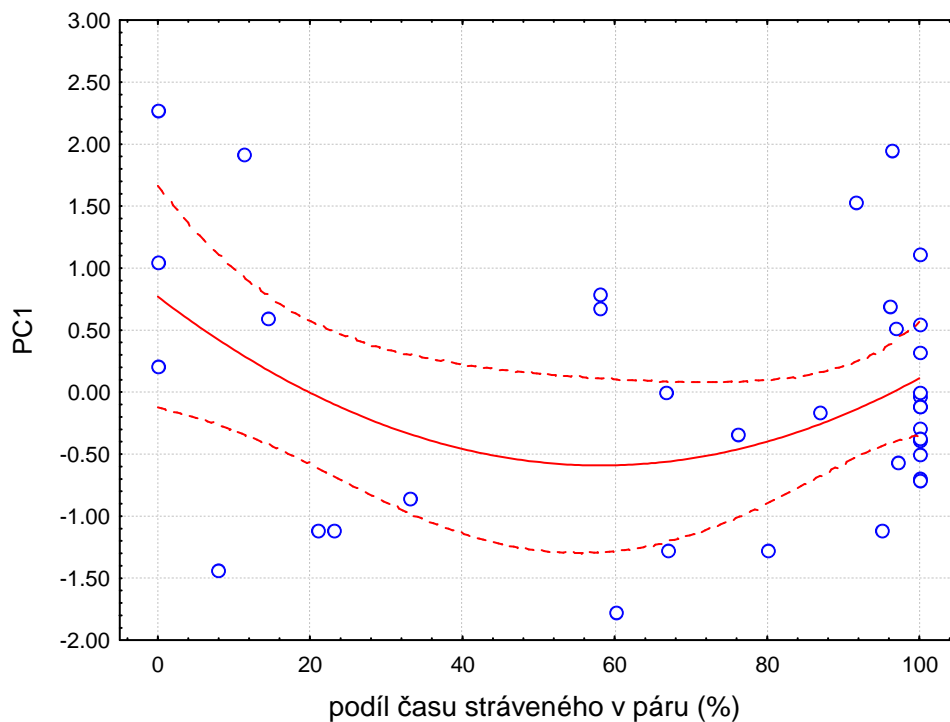
Dále byl sledován celkový index všech sledovaných ornamentů a jeho vliv na úspěšnost párování. Pro tento účel byla z ornamentových charakteristik (podkova, periorbitální ornament, skvrnění boku) provedena analýza hlavních komponent (PCA). První osa (PC1) vysvětlovala 46.84 % variability (eigenvalue =1.405) a byla významně korelována s rozsahem periorbitálního ornamentu ($r=0.81$) a s ornamentem na prsou ($r=0.86$), s rozsahem skvrnění na bocích však nikoliv ($r=0.12$). Vedlejší osa (PC2) vysvětlovala 36.60 % variability a byla významně korelována pouze s rozsahem skvrnění na bocích ($r=-0.95$), s rozsahem periorbitálního ornamentu ani s rozsahem ornamentu na prsou významně nekorelovala ($r=0.38$ a -0.23). Obě tyto komponenty byly použity jako vysvětlující do zobecněného lineárního modelu (tab. 9).

Tab. 9. Výsledné hodnoty zobecněného lineárního modelu, minimální adekvátní model vysvětlující podíl času strávený v páru. Tučně zvýrazněné jsou hodnoty nad 5% hladinou významnosti. (poly- polynomický vztah vysvětlující a vysvětlované proměnné)

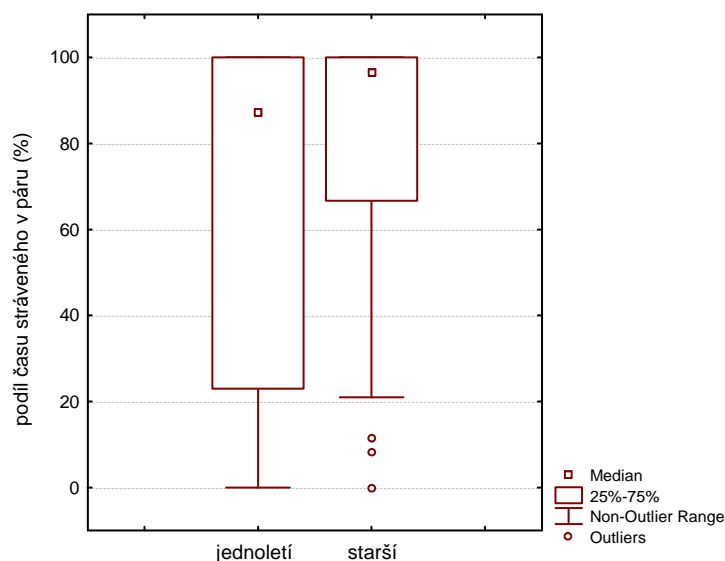
vysvětlující proměnná	F	df	p
kridlo	1.544	1	0.214
PC2	0.087	1	0.768
poly PC2	0.1543	1	0.9257
PC1	1.0799	1	0.2987
age	4.633	1	0.031
poly PC1	12.551	1	0.002

minimální adekvátní model			
poly PC1 + age	13.404	3	0.004

Obr. 13. Polynomický vztah podílu času stráveného v páru a ornamentové komponenty PC1. Znáznorněn je i 95% konfidenční interval.



Obr. 14. Podíl času stráveného v páru (%) u jednoletých a starších samců.



3.5 Ornamentové charakteristiky a úspěšnost párování samic

Kompletní data o průběhu párování byly k dispozici u 27 samic ze tří populací (v pořadí populací 0, 15, 0, 9 a 3 samice). V tomto výběru se projevil průkazný vliv populace na rozsah ornamentu na prsou (ANOVA $F_{2,26}=7.768$, $p=0.002$), na ostatní fenotypové charakteristiky nikoliv. Přesto však byl v sestaveném zobecněném lineárním modelu vliv populace zohledněn. Na úspěšnost párování samic neměla žádná z vysvětlovajících proměnných prokazatelný vliv (tab. 10). Nejméně úspěšná samice strávila v páru 67 % času, 100 % času v páru strávilo celkem 16 samic (55.2 %).

Tab. 10. Výsledek zobecněného lineárního modelu. Vysvětlovaná proměnná je podíl času strávený v páru.

vysvětlující proměnná	F	df	p
orn	2.057	1	0.152
vaha	0.000	1	1.000
kridlo	1.834	1	0.176
kondT	3.081	1	0.079
age	0.406	1	0.507
logPODK	0.649	1	0.420
minimální adekvátní model			
kondT	2.101	1	0.147

3.6 Fenotypové charakteristiky a úspěšnost přežívání

Zobecněným lineárním modelem bylo testováno, zda některá za sledovaných fenotypových charakteristik souvisí s vyšší šancí na přežívání. Zvláště byli testováni samci (tab. 11) a samice (tab. 12).

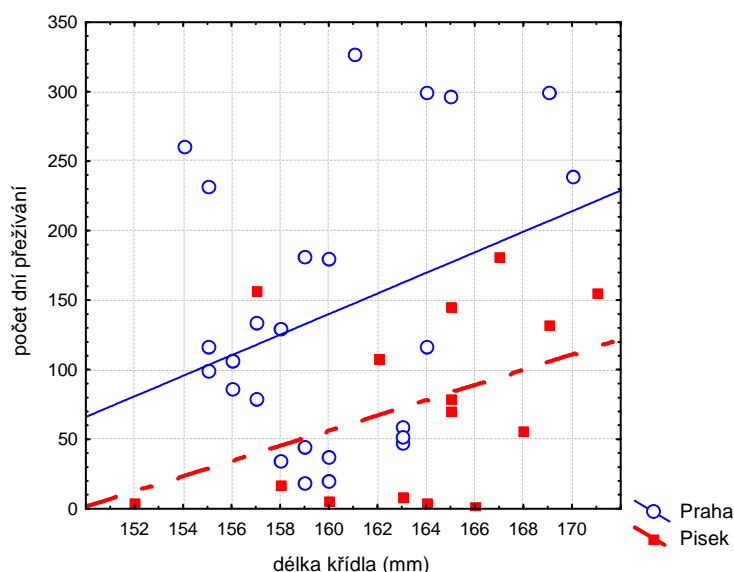
Tab. 11. Výsledek GLM pro samce (N=40). Vysvětlovaná proměnná je počet dní, po které byl samec schopen přežít.

vysvětlující proměnná	F	df	p
skvrnění na boku	0.021	1	0.980
hmotnost	0.577	1	0.453
délka tarsu	1.439	1	0.239
rok	0.592	1	0.447
věk	2.640	1	0.113
periorbitální skvrna	1.710	1	0.199
lokalita	8.667	1	0.006
délka křídla	4.664	1	0.037

minimální adekvátní model			
lokalita+délka křídla	5.050	1	0.012

Větší šanci na přežití měli samci na lokalitě u Prahy ve srovnání s Píseckem. Na obou měli jedinci s delším křídlem lepší přežívání (obr.11). Podobný vztah platí pro samice, u kterých však nebyl průkazný rozdíl v přežívání mezi lokalitami (tab. 12).

Obr. 15. Doba přežívání samců v závislosti na délce jejich křídla. Lokalita u Prahy a na Písecku.



Tab. 13. Výsledek GLM pro samice N=31. Vysvětlovaná proměnná je počet dní, po které byla samice schopna přežít.

vysvětlující proměnná	F	df	p
logPODK	0.040	1	0.844
periorbitální skvrna	0.298	1	0.590
věk	0.019	1	0.892
rok	0.844	1	0.368
kondice	1.342	1	0.259
lokalita	1.178	1	0.290
délka křídla	3.300	1	0.079
minimální adekvátní model			
délka křídla	4.500	1	0.043

3.7 Vztahy mezi vlastnostmi parterů v páru

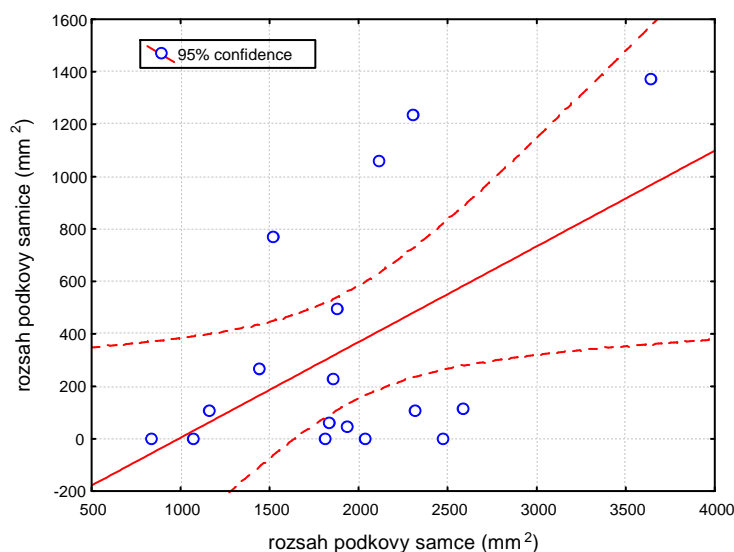
Z dat z terénu bylo k dispozici celkem 17 párů, u kterých byly známy fenotypové charakteristiky obou partnerů. Vzhledem k průkaznému vlivu lokality na fenotypové charakteristiky u tohoto vzorku byla v zobecněném lineárním modelu lokalita použita jako náhodný faktor (tab. 14).

Tab. 14. Výsledky GLMM (N=17). Vysvětlovaná proměnná je rozsah podkovy samce, vysvětlující jsou charakteristiky jeho partnerky v páru. Populace je stanovena jako náhodný faktor.

vysvětlující proměnná	F	df	p
periorbitální ornament	2.838	1	0.092
skvrnění na boku	0.955	1	0.329
stáří	0.187	1	0.665
kondice	0.709	1	0.400
délka křídla	2.293	1	0.130
podkova	4.374	1	0.037
minimální adekvátní model			
podkova	3.806	1	0.051

Z výsledku vyplývá, že rozsah ornamentu na prsou samice pozitivně koreluje s rozsahem podkovy na prsou u jejího partnera a naopak (obr. 16). Význam dalších ornamentových či morfologických charakteristik prokázán nebyl.

Obr. 16. Korelační vztah rozsahu ornamentu na prsou samce a jeho partnerky.



Testováno bylo také to, zda se u skladby páru uplatňují věkové kategorie. Hypotéza tvorby párů v závislosti na věkových kategoriích partnerů nebyla potvrzena (kontingenční tabulka, $p=0.7933$) (tab. 15).

Tab. 15. Počty párů podle stáří partnerů.

	jednoletý M	starší M
jednoletá F	4	8
starší F	2	3

Dále byly porovnávány fenotypové charakteristiky 1) samců, kteří se spárovali s mladou partnerkou a 2) samců, jejichž partnerka byla starší než 1 rok. Kondice samců jednoletých a starších partnerek se nelišily (tab. 16). Z výsledku vyplývá, že si starší samice vybírají samce s delším tarsem, po Bonferroniho korekci je však tento vztah neprůkazný.

Tab. 16. Rozdíl ve fenotypových charakteristikách mezi samci, kteří byli partnery jednoleté samice a partnery samice starší. Bonferroniho korekce snížila hladinu významnosti na 0.007.

	n	F	p
hmotnost	12	1.146	0.309
délka křídla	12	0.010	0.924
velikost tarsu	12	5.140	0.047
rozsah podkopy	12	0.050	0.827
rozsah ornamentu za okem	12	0.119	0.738
skvrnění na boku	12	1.130	0.313
kondice	12	0.179	0.681

3.8 Souměrnost

Vyhodnocován byl rozdíl mezi rozsahy párových ornamentů (periorbitální ornament a skvrnění na bocích) a délkami křídel a tarsů. Na smíšeném vzorku (u samců i samic) nebyly nalezeny žádné vztahy mezi asymetrií a kondicí jedince (tab. 17). Jedinci vykazující větší asymetrii v rozsahu periorbitálního ornamentu na pravé a levé straně těla byli o něco více nesouměrní také v rozsahu skvrnění na křídlech, stejně jako se zvýšená asymetrie tarsů pojila s asymetrií křídel. Po Bonferroniho korekci však žádný z těchto vztahů není průkazný.

Tab. 17. Korelační matice nesouměrností pro samce i samice (N=88). Tučně vyznačené hodnoty jsou průkazné na 0.2% hladině významnosti (hladina významnosti po Bonferroniho korekci). (kond- kondice; dtBOK- rozdíl v rozsahu skvrnění na pravé a levé straně těla; logdtWG- rozdíl mezi délkou pravého a levého křídla po logaritmické transformaci; logdtTAR- rozdíl mezi pravým a levým tarsem po logaritmické transformaci; logdtORN- rozdíl v rozsahu periorbitální skvrny na pravé a levé straně, logaritmicky transformováno)

	kond	dtBOK	logdtWG	logdtTAR
dtBOK	r=-0.053 p=0.619			
logdtWG	r=-0.028 p=0.790	r=-0.098 p=0.361		
ogdtTAR	r=-0.043 p=.688	r=-0.086 p=.425	r=0.253 p=0.017	
logdtORN	r=0.027 p=0.801	r=0.237 p=0.026	r=0.011 p=0.919	r=-0.108 p=0.314

Pravolevá asymetrie ornamentů neměla vliv na úspěšnost párování u samců (viz výsledky zobecněného lineárního modelu v tab. 18).

Tab. 18. Výsledné hodnoty zobecněného lineárního modelu (N=36). Vysvětlovaná proměnná je podíl dnů strávených v páru. (tarsy- rozdíl v délce mezi pravým a levým tarsem; křídla- rozdíl v délce mezi pravým a levým křídlem; skvrnění na bocích- rozdíl v rozsahu skvrnění na pravé a levé straně těla; periorbitální ornament- rozdíl v rozsahu ornamentu na pravé a levé straně těla)

vysvětlující proměnná	F	df	p
tarsy	0.001	1	0.971
křídla	0.149	1	0.702
skvrnění na bocích	1.176	1	0.287
periorbitální ornament	2.424	1	0.130

4 Diskuse

4.1. Sexuální ornamentové charakteristiky koroptve polní

Ačkoliv koroptev polní patří mezi krypticky zbarvené druhy s nevýrazným pohlavním dichromatismem, přesto lze najít statisticky průkazné rozdíly v rozsahu ornamentů u samců a samic. Samci mají větší rozsah ploch všech měřených ornamentů, tedy tmavohnědé podkovy na prsou, červenohnědé skvrnění na křídlech a také oranžové pigmentové skvrny za okem. Sexuální dimorfismus je průkazný rovněž v délce tarsu a křídla (samci jsou větší). Rozdíl mezi pohlavími nebyl průkazný v hmotnosti, což však může být důsledkem nejednotné doby odchyty, která může mít na hmotnost samic v předhnízdním období významný vliv. Průkazné rozdíly ve fenotypových charakteristikách mezi samci a samicemi naznačují, že sexuální selekce na sekundární pohlavní ornamenty tedy pravděpodobně bude hrát svou roli, ačkoliv silný predáční tlak znemožňuje vývoj nápadnějších ornamentů.

Souvislost doby přežívání s kondicí nebo s rozsahem ornamentových charakteristik zjištěna nebyla. Přežívání však roste s délkou křídla jak u samců tak u samic, což může být zapříčiněno snadnějším únikem jedinců s delšími křídly před predátory.

4.2. Ornamentové charakteristiky a úspěšnost párování

Úspěšnost párování byla měřena podílem dnů strávených v páru v období od prvního dne, kdy byl jedinec pozorován v páru až do konce dubna. Samice koroptve si vybírají sociálního partnera velice pečlivě a během období párování ho často mění (Cramp 1980). U koroptví by se dalo hovořit o sekvenčním (postupném) výběru partnera (Carroll 1993). To, že samice zůstává věrna svému partnerovi po celou dobu párování proto může být dobrým měřítkem atraktivity samce.

Přes obecně přijímaný názor, že ornamenty jsou výsledkem sexuální selekce, mnoho současných studií přináší důkazy o absenci významu ornamentů při výběru partnera u mnoha druhů z řádu hrabavých (Beani & Dessi-Fulgheri 1995, Buchholz 1995, Ligon & Zwartjes 1995, Hagelin & Ligon 2001). Zbarvení opeření u hrabavých je založeno na působení estrogenu (Kimball & Ligon 1999). Ornamenty, které nejsou závislé na hladině testosteronu podle mnoha autorů nemají opodstatněnou funkci při pohlavním výběru (neslouží jako signál kvality) a jejich přítomnost je považována za pozůstatek „ducha selekční minulosti“ („ghosts of selection past“; Møller & Pomiankowski 1993, Ligon & Zwartjes 1995). Při pohlavním výběru u hrabavých by se tak měly nejčastěji uplatňovat samčí pohlavní znaky založené na

působení testosteronu, jako je chování spojené s námluvami nebo neopeřené ornamenty. To bylo zjištěno u kura bankivského, *Gallus gallus* (Zuk *et al.* 1990 a Ligon & Zwartjes 1995); u krocana divokého, *Meleagris gallopavo*, Buchholz 1995 a u koroptve polní, *Perdix perdix* (Fusani *et al.* 1997).

Výsledky této práce však dokazují souvislost mezi úspěšností párování samců a rozsahem ornamentu na prsou. U samců, kteří se alespoň na krátký čas vyskytovali se samicí v páru platí, že podíl času stráveného v páru v předhnízdčním období vzrůstal s rozsahem podkova na prsou. Tento samý vztah byl zaznamenán i pro komponentu shrnující rozsahy všech tří ornamentů, která vysvětlovala větší podíl variability dat o párování než samotná podkova. Na úspěšnosti párování se významně podílely zejména podkova a periorbitální ornament.

Zajímavým zjištěním je, že ptáci, kteří nebyli za celou sezonu spatřeni v páru ani jednou, disponovali poměrně velkými ornamenty na prsou. Tato skutečnost však nenaznačuje, že by se mělo jednat o neatraktivní jedince. Jednou z možných hypotéz je, že nejvýhodnější evoluční strategií nadprůměrně atraktivních samců je zůstat nespárovaný a zajistit si potomstvo prostřednictvím mimopárových kopulací (Kempnaers *et al.* 2001).

Význam ornamentu na prsou v pohlavním výběru u koroptve polní popírá také studie Beani & Dessi-Fulgheri (1995). Samice z odchovu i z volně žijící populace projevovaly silnou preferenci pro samce s intenzivním vokalizačním projevem typickým pro námluvy. Rozsah ornamentu na prsou pro samice nebyl důležitý a pouze jeho úplná nepřítomnost byla pro samce znevýhodňující. Současné experimenty s umělými dávkami testosteronu prokázaly, že s množstvím testosteronu souvisí právě intenzita pro námluvy typického volání a nikoliv velikost ornamentu na hrudi (Beani & Dessi-Fulgheri 1995).

Neméně důležitým hlediskem pro volbu partnera u koroptve polní se také ukázal být čas strávený ve vzpřímené střežící pozici jak u krátkodobých výběrových experimentů (Dahlgren 1990), tak u volně žijící populace (Beani & Dessi-Fulgheri 1993). Samci, kteří během zimy strávili v hejnu nejvíce času hlídkováním, byli spárovaní výrazně dříve (Beani & Dessi-Fulgheri 1993). Čas strávený ve vzpřímeném střežícím postoji zároveň pozitivně koreloval s intenzitou vokalizace (Beani & Dessi-Fulgheri 1993) a také s hladinou testosteronu (Dahlgren 1990). Beani *et al.* (1995) u koroptví dokonce prokázal testosteronem indukované změny mozkových buněk a změny na syrinxu. Vzpřímený střežící postoj má u koroptví také antipredační význam (Beani & Dessi-Fulgheri 1998) a je to právě samec, který v době hnízdění takto hlídá samici a posléze i mláďata (Jenkins 1961).

Proč se však může výsledek této studie lišit od dřívějších zjištění? Mnoho studií potvrdilo, že pohlavní výběr ovlivňuje několik sexuálních znaků zároveň (multiple sexual traits; Zuk *et al.* 1990, Møller & Pomiankowski 1993, Andersson 1994, Calkins & Burley 2003, Hegyi *et al.* 2007). V nedávných experimentálních studiích bylo zjištěno, že různé ornamenty reagují na parazitární zátěž, nedostatek potravy či hladinu hormonů odlišně (Hegyi *et al.* 2007, Mougeot *et al.* 2009a). Pro samici je proto výhodné rozhodovat se na základě více znaků, jelikož každé z hledisek výběru přináší samici různé informace. I samice koroptví si pravděpodobně volí partnera na základě více znaků (behaviorálních a ornamentálních), přičemž behaviorální znaky (vokalizace a střežící postoj) mohou mít intenzivnější vliv při pohlavním výběru než ornamentové charakteristiky. Proto se také samice v umělých výběrových experimentech, kde si byli partneři představeni jen krátkou dobu (např. studie Beani & Dessi-Fulgheri 1995), mohly rozhodovat především na základě nich. Výběr partnera však může probíhat hierarchicky v mezích dostupného vzorku samců. Výběr samce na základě intenzity vokalizace tak může být preselekcí (prvotním hlediskem), ornamentální výbava se může uplatňovat až druhotně.

Navíc souvislost ornamentů a pohlavního výběru byla studována pouze při umělých výběrových experimentech (Beani & Dessi-Fulgheri 1995). Odlišné výsledky studia pohlavního výběru u umělých výběrových experimentů a sledování v přirozených podmínkách dokládá např. studie Hill (1993). V umělých experimentech si samci hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) volili na základě zbarvení samic, ve volné přírodě však projevovali preference pouze podle věku samice. Na nástrahy umělých výběrových experimentů upozorňuje také studie Waas & Wordsworth (1999).

Zároveň se nedá vyloučit, že v každé populaci mají různé signály používané samicí při výběru partnera odlišnou míru významu. Neuvěřitelná plasticita v pohlavním výběru byla prokázána například u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Zatímco u evropských populací byla zjištěna silná preference samic pro samce s delšími ocasními pery (Møller 1994), v Americe dávají samice při výběru partnera výrazně přednost zbarvení (Safran & McGraw 2004). Je to pravděpodobně tím, že samcům dlouhý ocas překáží, když v se v chladnějším podnebí na severoamerickém kontinentě účastní zahřívání snůšky (v evropské populaci se samec na zahřívání nepodílí).

4.2.1 Ornament na prsou

Tmavohnědé zbarvení tohoto ornamentu ve tvaru podkovy je pravděpodobně melaninového původu. Melaninové ornamenty jsou obecně pokládány za ukazatele dominance a hladiny testosteronu, což však neplatí u hrabavých (Kimball & Ligon 1999). O čem tedy vypovídá velikost podkovy u koroptyve polní?

Souvislost mezi velikostí kteréhokoliv ornamentu (nebo i jejich celkovým indexem = komponenta ornamentů) a kondicí nebyla prokázána u koroptyví u samců ani u samic. U samců však velikost ornamentu na prsou odrážela intenzitu dalších ornamentů, skvrnění na křídlech a periorbitální skvrnu. Jedním z možných vysvětlení je, že rozsah podkovy funguje jako zástupná charakteristika celkového zbarvení (jako součást multiple sexual traits) a všechny tyto signály fungují dohromady ještě s behaviorálními charakteristikami.

U samců sýkory koňadry například rozsah melaninového pruhu na prsou znamenal nejen vyšší atraktivitu pro samice, ale také signalizoval kvalitu v péči o potomstvo a následně také vyšší počet vyvedených mláďat (Norris 1990). Podobný výsledek byl zaznamenán také u salašníka modrého (*Sialia sialis*), kde samci s většími melaninovými skvrnami na hrudi vykazovali častější krmení mláďat a také vyšší reprodukční úspěšnost (Siefferman & Hill 2003).

Závislost barevných ornamentů a parazitární zátěže byla většinou prokázána pouze u karotenoidních ornamentů. Studie na sýkoře koňadře (*Parus major*) však jako jedna z mála prokázala i souvislost parazitární zátěže a rozsahu melaninového středového pruhu na prsou (Fitze & Richner 2002). Souvislost melaninového zbarvení a potravy byla prokázána u mláďat vrabce domácího (*Passer domesticus*; Veiga & Puerta 1996) a u juvenilů čížka žlutého (*Carduelis tristis*; McGraw & Hill 2000). McGraw (2006) uvádí závislost rozsahu melaninového zbarvení podle přísunu vápníku v potravě. Právě dostupnost minerálů může být i zdrojem odlišností rozsahu ornamentu na prsou mezi populacemi u koroptyve.

4.2.2 Periorbitální ornament

Původ oranžové pigmentové skvrny na kůži za okem je zatím neznámý. U blízce příbuzného druhu, orebice rudé (*Alectoris rufa*) je zobák, nozdry a kožovitý kroužek kolem oka karotenoidového původu (Mougeot *et al.* 2009b). Karotenoidového původu jsou také červenooranžově zbarvené kožní ornamenty nad očima u bělokura rousného (*Lagopus lagopus*, Mougeot *et al.* 2007) a hřebínek, zobák a nohy u kura domácího (*Gallus gallus*, Zuk 1990), u jeho divokého předka se však v těchto ornamentech karotenoidy vyskytují pouze v

hřebínku (McGraw & Klasing 2006). U všech těchto příbuzných druhů byl také ověřen význam těchto karotenoidních ornamentů při pohlavním výběru. Obzvláště karotenoidy uložené v kůži dokáží poměrně v krátkém čase reflektovat parazitární zatížení či nedostatek karotenoidů v potravě, čímž tak byla potvrzena funkce těchto ornamentů jako čestných signálů kvality (Zuk 1990, McGraw & Klasing 2006, Mougeot *et al.* 2007, Pérez-Rodríguez & Viñuela 2008, Mougeot *et al.* 2009b). Rozsah a intenzita těchto karotenoidních ornamentů je i u hrabavých ovlivněna hladinou testosteronu a oxidativního stresu (Mougeot *et al.* 2009b). Studie Mougeot *et al.* (2007) dokonce poukazuje na význam těchto karotenoidních kožních ornamentů u kurů jako ornamentu s významným odrazem ultrafialových paprsků (a to jak u bělokura rousného, bělokura horského (*Lagopus mutus*), tak u tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) a tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*).

Výsledky této studie nenaznačují přímou souvislost periorbitální skvrny jako samostatného ornamentu s úspěšností v párování ani s kondicí. Její význam při párování byl však zachycen, pokud byla součástí ornamentální komponenty. Svůj význam pro tento ornament také může mít odraz paprsků v UV oblasti, který zkoumán nebyl.

4.1 Výběr hnízdního partnera ze strany samce

Přítomnost ornamentů u samic má čtyři možná vysvětlení:

1. I ornamenty samic mohou být pod selekčním tlakem, a to díky sexuálnímu výběru ze strany samců (mutual sexual selection hypothesis; Jones & Hunter 1993).
2. Ornamenty samic slouží jako signál statusu a svojí funkci plní při obhajobě nesexuálních zdrojů, jako je potrava nebo teritorium (social selection hypothesis; West-Eberhard 1979).
3. Na ornamenty samic nepůsobí žádná selekce, ale jsou jen vedlejším produktem dědičnosti (genetic correlation hypothesis; Darwin 1891, Lande 1987).
4. Pestré zbarvení a ornamenty samic mohou být také udržovány prostřednictvím přírodní selekce (natural-selection hypothesis). To platí především pro aposematické zbarvení, zbarvení sloužící k zastrašení predátora nebo morfologická přizpůsobení per výhodná pro aerodynamický pohyb.

U ptáků byla nalezena alespoň částečná podpora pro všechny z výše jmenovaných hypotéz. U druhů, kde funguje vzájemný pohlavní výběr, velikost či rozsah samičích (i

samčích) ornamentů zvyšuje úspěšnost získání kvalitního partnera (partnerky). To bylo zjištěno např. u alkounka chocholatého (*Aethia cristatella*), kde hrála roli délka chocholky (Jones & Hunter 1993). Naopak žádná závislost mezi úspěšností párování a parametry okrasného ocasu u samic nebyla nalezena u motmota, *Eumomota superciliosa* (Murphy 2007). Zbarvení samic hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) se ukázalo být významné při laboratorních výběrových experimentech, při párování v přirozených podmínkách však již žádnou roli nehrálo (Hill 1993). U vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) zbarvení samice ukazovalo dokonce na počet vyvedených mláďat a na hmotnost vajec ve snůšce (Bitton *et al.* 2008), což však může být výsledek jak kvality samice, tak výhod jejích ornamentů při intrasexuální kompetici. Vzájemný pohlavní výběr se však pravděpodobně bude v určité míře uplatňovat u většiny sociálně monogamních druhů (Ligon 1999).

U koroptve polní se v této práci podařilo prokázat souvislost mezi rozsahem ornamentu na prsou samce a jeho sociální partnerky. Výsledek tak naznačuje, že u koroptve, pro kterou hnízdění znamená investici obou partnerů, dochází ke vzájemné volbě partnerů jak ze strany samic, tak ze strany samců. Absence ornamentů na prsou u 23% samic však dokazuje, že sexuální selekce působící na ornamentální charakteristiky samic zdaleka nemůže být tak silná jako selekce působící na ornamente samců. Souvislost mezi úspěšností párování (podílem času stráveného v páru) a rozsahem ornamentů u samic nebyla prokázána, což může být důsledkem skutečnosti, že vzhledem k početnímu přebytku samců v období párování (Birkan & Jacobs 1988, Šálek *et al.* 2002), každá samice partnera nakonec získává (jednotliví samci se však mohou lišit svou kvalitou).

4.2 Nespárování samci a jejich strategie

Dlouhou dobu se předpokládalo, že mimopárové paternity mají na svědomí pouze hnízdící samci pocházející většinou z blízkého okolí. Řada studií tuto domněnku podporuje (např. Gibbs *et al.* 1990, Hasselquist 1995). Až studie na novozélandské medosavce, *Notiomystis cincta* (Ewen *et al.* 1999), která analyzovala celou populaci tohoto pěvce hnízdícího na malém ostrově u Nového Zélandu, prokázala významný podíl nehnízdících fluktuujících samců na mimopárové paternitě. Nehnízdící samci měli u tohoto sociálně monogamního druhu na svědomí zhruba polovinu mimopárových paternit, druhou polovinu rezidentní samci z blízkého okolí.

Také další studie prokázaly, že nehnízdící samci nemusí být neatraktivní a neúspěšní při pohlavním výběru. Nehnízdící samci vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) měli podíl na otcovství mláďat spárovaných samic, ale také byli v lepší kondici než samci podvádění. U rezidentních samců v dobré kondici byla zároveň vyšší pravděpodobnost, že v období plodnosti samic své teritorium opustí a stanou se fluktuanty (floaters; Kempnaers 2001). Volný pohyb po krajině bez obhajoby vlastního teritoria také může být alternativní reprodukční strategií u mladých nehnízdících samců (Smith & Arcese 1989).

Výsledky této práce naznačují, že nespárovaní samci koroptví disponují poměrně kvalitními ornamenty, které se zároveň ukázaly jako významné při pohlavním výběru. Nebylo by pro atraktivní samce výhodnější dosáhnout vysoké fitness prostřednictvím mimopárových paternit, než investovat do hnízdění s jedinou samicí? Mimopárové paternity u koroptve polní dosud nebyly studovány, nicméně dlouhá doba snášení (12-20 vajec v jednodenních intervalech; Hudec *et al.* 2005) podporuje hypotézu, že mimopárové kopulace mohou hrát v párovacím systému koroptví významnou roli. Mimopárovým paternitám může odpovídat také časté obtěžování koroptvího páru nespárovanými samci (Jenkins 1961, vlastní pozorování).

4.3 Párování podle věku

Mnoho prací uvádí při pohlavním výběru preferenci pro starší samce (např. Halsequist *et al.* 1996, Sunberg & Dixon 1996), jiné tento jev nepotvrdily (Petrie 1993). U vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) byli starší samci úspěšnější při mimopárových kopulacích (Bitton *et al.* 2008). U koroptve polní ani u příbuzných druhů se tomuto tématu zatím nevěnovala pozornost. V této práci nebyla zjištěna významná preference pro určitou věkovou kategorii při výběru partnera ani ze strany samic, ani ze strany samců. Více času v páru v předhnízdčním období však trávili starší samci ve srovnání s jednoletými. To může být vysvětleno věrností páru, pokud partner z předchozí sezóny přežil. Tato "strategie věrnosti" může přinášet řadu výhod: zkušenost obou partnerů, ušetření energie a času hledáním jiného partnera a následným námluvám, možnost dřívějšího zahnízdění, atd. (Veselovský 2001).

I přes početné empirické důkazy o preferenci starších samců (rev. in Kokko 1998) je teoretický přínos této preference nejasný. Starší samci mohou být nositelé již osvědčených genů, které jim umožnily přežít, mohou více investovat do rodičovské péče či jejich zkušenost může přinášet pro samici řadu přímých výhod (Brooks & Kemp 2001). Oproti tomu mladší samci mohou být úspěšnější při oplodnění vzhledem ke kvalitnějšímu ejakulátu

(Brooks & Kemp 2001). Obecně lze však říci, že výhody preference pro starší samce se liší podle druhu a evoluce ve prospěch této preference nenastane, pokud by tato volba přinášela samicím jiné nevýhody. Výhodná je tato strategie u druhů, kde se nevyskytuje vysoká mortalita mláďat, ale kde je velký rozdíl v přežívání dospělých samců (Beck & Powell 2000). Velice důležité je však vzít v úvahu celkovou životní strategii druhu (Kokko 1998). Pravděpodobné je, že koroptev polní při pohlavním výběru dává primárně přednost výhodám, které s věkem nesouvisí.

4.4 Symetrie ornamentů

Význam symetrie sekundárních pohlavních ornamentů při pohlavním výběru byl ponejvíce zkoumán u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). U tohoto druhu jsou předmětem pohlavního výběru zejména prodloužená okrajová ocasní pera. Bylo prokázáno, že samci s nejdelšími okrajovými ocasními pery jsou pro samice atraktivnější a také mají celkově větší počet vajec ročně (Cuervo *et al.* 1996). Møller (1993) však již dříve dokázal, že daleko větší význam než délka ocasních per je jejich symetrie. Ačkoliv byl pokus proveden pouze zabarvením konce pera, aby se asymetrie neprojevila na aerodynamických vlastnostech ocasu, samice preferovaly samce se symetrickými ocasními pery. Zajímavá je souvislost délky ocasních per a parazitární zátěže v době pelichání, která byla zkoumána u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*, Pérez-Tris *et al.* 2002). Parazitární zátěž neovlivnila výslednou délku rýdovacích per, nýbrž právě jejich symetrii.

Preference samic pro symetrii ornamentů byla studována rovněž u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*). Samice byly vystaveny volbě mezi samci s uměle upravovanými tmavými proužky na stehnech, přičemž byli významně preferováni samci se symetrickým uspořádáním ornamentů (Waas & Wordsworth 1999).

U koroptví v této studii nebyla prokázána žádná souvislost asymetrie morfologických ani ornamentových charakteristik s kondicí a nakonec ani s úspěšností v párování. Jak u vlaštovek, tak i u zebřiček však byly předmětem testování nápadné rozdíly v symetrii (u zebřiček pruhy, u vlaštovek 2cm délky ocasu). Drobnými rozdíly v symetrii a úspěšností v párování se žádná publikovaná studie nezabývala, nicméně zdá se, že flukтуаční asymetrie jako sexuálně selektovaný znak může fungovat až od určité hranice.

5 Závěr

V této studii se podařilo prokázat souvislost mezi úspěšností párování samců a rozsahem ornamentů, především podkovy na prsou. U samců, kteří se alespoň na krátký čas vyskytovali se samicí v páru platí, že podíl času stráveného v páru v předhnízdčním období (od prvního pozorování jedince v páru do 30.dubna) vzrůstal s rozsahem ornamentů.

Výsledek tak popírá tvrzení, že nekarotenoidní ornamente hrabavých, které nejsou závislé na hladině testosteronu, nemají význam pro pohlavní výběr (Ligon & Zwartjes 1995, Buchholz 1995, Beani & Dessi-Fulgheri 1995, Hagelin & Ligon 2001).

Pozoruhodným fenoménem jsou u koroptví nespárování samci, kteří tvoří u koroptví v době párování kolem 15% (Potts 1986, Birkan & Jacobs 1988, Šálek *et al.* 2002, Šálek & Marhoul 2008). Jelikož tito jedinci disponují ve srovnání s ostatními samci relativně kvalitními ornamenty, je možné, že se jedná o skupinu samců s alternativní rozmnožovací strategií. Tou může být nezávazný pohyb po krajině a vyhledávání mimopárových kopulací. Pro ověření této zajímavé hypotézy by však bylo zapotřebí většího vzorku a genetických metod pro identifikaci paternity.

Diskriminace při výběru partnera podle věku ani význam asymetrie sexuálních ornamentů prokázán nebyl.

6 Literatura

- Amundsen T. & Pärn H. 2006: Female coloration: Review of functional and nonfunctional hypotheses. 280–345. *Bird Coloration*, vol. 2: Function and Evolution. Hill, G. E. and K. J. McGraw, editors. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts
- Andersson M. 1994: *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press
- Badyaev A.V. & Hill G.E. 2000: Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based colouration. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 153-172
- Badyaev A.V. & Hill G.E. 2003: Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 27-49
- Beani L. & Dessi-Fulgheri F. 1984: Leadership and social interactions in a group of grey partridges. *Monit. zool. Ital.* 18: 159-160
- Beani L. & Dessi-Fulgheri F. 1993: Female mate choice in the grey partridge *Perdix perdix*: the role of male vocalizations. *Mus. reg. Sci. nat., Torino*, 1: 414
- Beani L. & Dessi-Fulgheri F. 1995: Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Anim. Behav.* 49: 347-356
- Beani L. & Dessi-Fulgheri F. 1998: Anti-predator behaviour of captive Grey partridges (*Perdix perdix*). *Ethology Ecology & Evolution* 10: 185-196
- Beani L., Panzica G., Briganti F., Persichella P. & Dessi-Fulgheri F. 1995: Testosterone-induced changes of call structure, midbrain and syrinx anatomy in partridges. *Physiology & Behavior* 58: 1149-1157
- Beck Ch.W. & Powell L.A. 2000: Evolution of female mate choice based on male age: Are older males better mates? *Evolutionary Ecology Research* 2: 107–118
- Birkan M.G. & Jacobs M. 1988: *La Perdix Grise*. Paris: Hatier
- Bitton P.P., Dawson R.D. & Ochs C.L. 2008: Plumage characteristics, reproductive investment and assortative mating in tree swallow, *Tachycineta bicolor*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 62: 1543-1550
- Blažková, P. 2007: *Predace a antipredační strategie koroptve polní (Perdix perdix)*. Bakalářská práce PpF JCU, 1-43
- Bonneaud C., Chastel O., Federici P., Westerdahl H. & Sorci G. 2006: Complex Mhc-based mate choice in a wild passerine. *Proc. R. Soc.* 273: 1111-1116
- Bro E., Clobert J. & Reitz F. 1999: Effects of radiotransmitters on survival and reproductive success of Gray Partridge. *Journal of Wildlife Management* 63: 1044-1051

- Brooks R. & Kemp D.J. 2001: Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution* 16: 308-313
- Buchholz R. 1995: Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Animal Behaviour* 50: 929-943
- Burton G.W. & Ingold K.U. 1984: β -Carotene: an unusual type of lipid antioxidant. *Science* 224: 569-573
- Calkins J.D. & Burley N.T. 2003: Mate choice for multiple ornaments in the California quail, *Callipepla californica*. *Animal Behaviour* 65: 69-81
- Carroll J.P. 1993: Gray Partridge (*Perdix perdix*), *The birds of North America*, No. 58: 1-23, The Academy of Natural Sciences, Washington D.C.
- Carroll J.P. 1990: Winter and spring survival of radio-tagged Gray Partridge in North Dakota. *J. Wildl. Manage* 54: 657-662
- Cartney J.M., Starke-Reed P.E., Oliver C.N., Landum R.W., Cheng M.S., Wu J.F. & Floyd R.A. 1991: Reversal of age-related increase in brain protein oxidation, decrease in enzyme activity, and loss in temporal and spatial memory by chronic administration of the spin trapping compound N-tert-butyl- α -phenylnitrone. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 88: 3633-3636 in von Schantz T., Bensch S., Grahn M., Hasselquist D. & Wittzell H. 1999: Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 1-12
- Charlesworth D. & Charlesworth B. 1987: Inbreeding depression and its evolutionary consequences, *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268
- Cramp S. & Simmons K.E.L. (Eds) 1980: *The birds of the western Palearctic*, Vol. II. Oxford University Press. Oxford 1980
- Crawley M.J. 2002: *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus*. Wiley, New York
- Cuervo J.J., de Lope F. & Møller A.P. 1996: The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 7: 132-136
- Dahlgren J. 1990: Females choose vigilant males – An experiment with the monogamous Gray Partridge (*Perdix perdix*). *Animal behaviour* 39: 646-651
- Darwin C. R. 1891: *The descent of man, and selection in relation to sex*, London: Murray
- del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. 1994: *Handbook of the birds of the world*. Vol. 2. New World Vultures to Guinea fowl. Lynx Edicions, Barcelona
- Demek J. 1965: *Geomorfologie Českých zemí*. Nakladatelství ČSAV, Praha
- Demek J., Quitt E. & Raušer J. (eds.) 1975: *Fyzickogeografické regiony ČSR*. Geografický ústav ČSAV, Brno

- Ekblom R., Sæther A., Grahn M., Fiske P., Kålås A. & Höglund J. 2004: Major histocompatibility complex and mate choice in a lekking bird, the great snipe (*Gallinago media*). *Molecular Ecology* 13: 3821-3828
- Ewen J.G., Armstrong D.P. & Lambert D.M. 1999: Floater males gain reproductive success through extrapair fertilizations in the stitchbird. *Animal Behaviour* 58: 321-328
- Faivre B., Grégoire A., Prévault M., Cézilly F. & Sorci G. 2003: Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science* 300: 103
- Finkel T. & Holbrook N.J. 2000: Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408: 239-247
- Fitze P.S. & Richner H. 2002: Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13: 401-407
- Folstad I. & Karter A.J. 1992: Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* 139: 603-622
- Freeman-Gallant C.R., Meguerdichian M., Wheelwright N.T. & Sollecito S.V. 2003: Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Molecular Ecology* 12: 3077-3083
- Fusani L., Beani L., Lupo C. & Dessi-Fulgheri F. 1997: Sexually selected vigilance behaviour of the grey partridge is affected by plasma androgen levels. *Animal behaviour* 54: 1013-1018
- Gibbs L.H., Weatherhead P.J., Boag P.T., White B.N., Tabak L.M. & Hoysak D.J. 1990: Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science* 250: 1394-1397
- Gonzales G., Sorci G. & de Lope F. 1999: Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol* 46: 117-122
- Goodwin T.W. 1984: *The Biochemistry of Carotenoids. Vol. 2. Animals.* New York: Chapman & Hall
- Griffith S.C., Owens I.P.F. & Thuman K.A. 2002: Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function, *Molecular Ecology* 11: 2195-2212
- Griffith S.C., Parker T.H. & Olson V.A. 2006: Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71: 749-763
- Hagelin J.C. & Ligon D. 2001: Female quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of males. *Animal Behaviour* 61: 465-476

- Halsequist D., Bensch S. & von Schantz T. 1996: Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232
- Hamilton W.D. & Zuk M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387
- Hansson B. & Westerberg L. 2002: On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations, *Molecular Ecology* 11, 2467-2474
- Hasselquist D., Bensch S. & von Schantz T. 1996: Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232
- Hasselquist, D., Bensch, S. & von Schantz, T. 1995. Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology*, 6, 27-38
- Hearing V.J. 1993: Untraveling the melanocyte. *American Journal of Human Genetics* 52: 1-7
- Hegyí G., Szigeti B., Török J. & Eens M. 2007: Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 38: 698-708
- Hill G.E. & Brawner W.R 1998: Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 265: 1105-1109
- Hill G.E. & Farmer K.L. 2005: Carotenoid-based plumage coloration predicts resistance to a novel parasite in the house finche. *Naturwissenschaften* 92: 30-34
- Hill G.E. 1991: Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339
- Hill G.E. 1993: Male mate choice and the evolution of female plumage coloration in the house finch. *Evolution* 47: 1515-1525
- Howard R.S. & Lively C.M. 2004: Good vs complementary genes for parasite resistance and the evolution of mate choice. *BMC Evolutionary Biology* 4: 48
- Hudec K., Šťastný K. a kolektiv 2005: Fauna ČR - Ptáci 2. Academia, Praha
- Jenkins D. 1961: Social behaviour in the grey partridge (*Perdix perdix*). *Ibis* 103: 155-189
- Jones I.L. & Hunter F.M. 1993: Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature* 362: 238-239
- Kaiser W. 1999: Impact of radiotransmitters and trapping on mortality of adult Grey Partridges (*Perdix perdix*). *Perdix VIII. Proceedings, Hungarian Small Game Bulletin* 5: 183-189

- Kempnaers B. 2007: Mate choice and genetic quality: A review of the heterozygosity theory. *Advances in the study of behavior* 37: 189-278
- Kempnaers B., Everding S., Bishop Ch., Boag P. & Robertson R.J. 2001: Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 251-259
- Kimball R.T. & Ligon J.D. 1999: Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *The American Naturalist* 154: 182-193
- Kimball R.T., Braun E.L., Zwartjes P.W., Crowe T.M. & Ligon J.D. 1999: A Molecular Phylogeny of the Pheasants and Partridges Suggests That These Lineages Are Not Monophyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 38–54
- Kirkpatrick M. & Ryan M.J. 1991: The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38
- Kirkpatrick M. 1982: Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36: 1-12
- Knapp L.A., Robson J. & Waterhouse J.S. 2006: Olfactory signals and the MHC: A review and a case study in *Lemur catta*. *American Journal of Primatology* 68: 568-584
- Kokko H. 1998: Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology* 12: 739-750
- Lande R. 1987: Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. In: Bradbury J.W., Andersson M.B. (eds) *Sexual selection: testing the alternatives*. Wiley, Chichester
- Ligon, J.D. & Zwartjes, P.W. 1995: Ornate plumage of male red junglefowl does not influence mate choice by females. *Animal Behaviour*, 49: 117–125
- Lozano G.A. 1994: Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70: 309-311
- Masters B.S., Hicks B.G. Johnson L.S. & Erb L.A. 2003: Genotype and extra-pair paternity in the house wren: a rare-male effect? *Proc. Bio. Sci.* 270: 1393-1397
- Mays H.L. & Hill G.E. 2004: Choosing mates: good genes or genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* 19:554-559
- McGraw K.J. & Hill G.E. 2000: Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 267: 1525-1531
- McGraw K.J. & Klasing K.C. 2006: Carotenoids, immunity, and integumentary coloration in red jungleowl (*Gallus gallus*). *The Auk* 123: 1161-1171
- McGraw K.J. 2007: Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. *Behavioral Ecology* 18: 137-142

- Milinski M. 2006: The major histocompatibility complex, sexual selection and mate choice, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 159-186
- Møller A.P. & Jennions M.D. 2001: How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* 88: 401-415
- Møller A.P. & Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 167–176
- Møller A.P. 1993: Female preference for apparently symmetrical male sexual ornaments in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 371-376
- Møller A.P. 1994: Sexual selection and the barn swallow. New York: Oxford University Press
- Mougeot F., Martínez-Padilla J., Pérez-Rodríguez L. & Bortolotti G.R. 2007: Carotenoid-based colouration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 741-751
- Mougeot F., Martínez-Padilla J., Webster L.M.I., Blount J.D., Pérez-Rodríguez L. & Pierny S.B. 2009b: Honest sexual signalling mediated by parasite and testosterone effects on oxidative balance. *Proc. R. Soc. B* 276: 1093-1100
- Mougeot F., Pérez-Rodríguez L., Sumozas N. & Terraube J. 2009a: Parasites, condition, immune responsiveness and carotenoid-based ornamentation in male red-legged partridge *Alectoris rufa*. *J. Avian Biol.* 40: 67-74
- Murphy T.G. 2007: Racketed tail of the male and female turquoise-browed motmot: male but not female tail length correlates with pairing success, performance, and reproductive success. *Behav Ecol Sociobiol* 61: 911-918
- Neff B.D. & Pitcher T.E. 2005: Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* 14: 19-38
- Norris K. 1990: Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 275-281
- Parkinson A. 1996: Biotransformation of xenobiotics. In Casarett and Doull's toxicology: the basic science of poisons, 5th edn (ed.C.D. Klaasen), pp. 113-186. New York
- Penn D.J. 2002: The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex, *Ethology* 108: 1-21
- 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
- Pérez-Tris J., Carbonell R. & Tellería J.L. 2002: Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 481-492

- Petrie M. 1993: Do peacock's trains advertise age? *J. Evol. Biol.* 6: 443-448
- Piálék J. & Albrecht T. 2005: Choosing mates: complementary versus compatible genes. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 63-63
- Piertney S.B. & Oliver M. K. 2006: The evolutionary ecology of the major histocompatibility complex. *Heredity* 96: 7-21
- Potts G.R. 1986: *The Partridge: Pesticides, Predation and Conservation*. London: Collins
- Richardson D.S., Komdeur J., Burke T. & von Schantz T. 2005: MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London* 272: 759-767
- Roberts S.C. & Gosling L.M. 2003: Genetic similarity and quality interact in mate choice decisions by female mice. *Nat. Genet.* 35: 103-106
- Roper T. J. 1999: Olfaction in birds. *Advances in the Study of Behavior* 28: 247-332
- Ryan M.J. 1998: Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281: 1999-2003
- Safran R.J. & McGraw 2004: Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behav. Ecol.* 15: 455-461
- Sekera J. 1959: Příčiny kolísání a klesání stavu koroptví v ČSR. *Sborník Československé akademie zemědělských věd – lesnictví* 5: 493-500
- Siefferman L. & Hill G.E. 2003: Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14: 855-861
- Singer A.G., Beauchamp G.K. & Yamazaki K. 1997: Volatile signals of the major histocompatibility complex in male mouse urine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 2210-2214
- Smith J.N.M. & Arcese P. 1989: How Fit are Floaters? Consequences of Alternative Territorial Behaviors in a Nonmigratory Sparrow. *The American Naturalist* 133: 830-845
- Sunberg J. & Dixon A. 1996: Old colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Anim. Behav.* 52: 113-122
- Šálek M. & Marhoul P. 1999: Sezónní dynamika a příčiny ztrát koroptve polní (*Perdix perdix*): výsledky sčítání a telemetrického sledování v letech 1997-1999. *Sylvia* 35: 55-67
- Šálek M. & Marhoul P. 2008: Spatial movements of grey partridge *Perdix perdix*: male-biased spring dispersal and effect of habitat quality. *Journal of Ornithology* 149: 329-335

- Šálek M., Marhoul P. & Pintíř J. 2002: Rychlost párování, poměr pohlaví a věková struktura pražské populace koroptve polní (*Perdix perdix*) během února 2000-2002. *Sylvia* 38: 29-40
- Tarvin K.A., Webster M.S., Tuttle E.M. & Pruett-Jones S. 2005: Genetic similarity of social mates predicts the level of extrapair paternity in splendid fairy-wrens. *Animal Behaviour* 70: 945-955
- Tregenza T. & Wedell N. 2000: Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited Review. *Molecular Ecology* 9, 1013-1027
- Veiga J.P. & Puerta M. 1996: Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 263: 229-234
- Veselovský Z. 2001: *Obecná ornitologie*. Academia, Praha
- von Schantz T., Bensch S., Grahn M., Hasselquist D. & Wittzell H. 1999: Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 1-12
- von Schantz T., Göransson G., Andersson G., Fröberg I., Grahn M., Helgée A. & Wittzell H. 1989: Female choice selects for a viability-based male trait in pheasants. *Nature* 337, 166-169
- von Schantz T., Wittzell H., Göransson G. & Grahn M. 1997: Mate choice, male condition-dependent ornamentation and MHC in the pheasant. *Hereditas* 127: 133-140
- von Schantz T., Wittzell H., Göransson G., Grahn M. & Persson K. 1996: MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences* 263: 265-271
- Waas J.R. & Wordsworth A.F. 1999: Female zebra finches prefer symmetrically banded males, but only during interactive mate choice tests. *Animal Behaviour* 57: 1113-1119
- West-Eberhard M.J. 1979: Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc Am Philos Soc* 123: 222-234
- Zuk M., Thornhill R., Ligon J.D. & Johnson K. 1990: Parasites and mate choice in red jungle fowl. *Am. Zool.* 30: 235-244