

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Variabilita v barvě ptačích vajec

Bakalářská práce

Barbora Večlová

Školitel: RNDr. David Hořák

Abstrakt

Skořápka ptačích vajec může mít mnoho různých barev a stejně tak velikost a tvary skvrn jsou velice proměnlivé. Velké odlišnosti existují převážně mezi druhy, ale variabilitu můžeme najít i v rámci jednoho druhu a dokonce i v rámci jedné snůšky. Ve své práci jsem shrnula nejdůležitější příčiny této variability. Proximátní příčinou skvrnitosti vajec jsou barviva biliverdin a protoporfyrin, jejichž kombinací vzniká mnoho barev. Původní vejce bylo pravděpodobně bílé a beze skrn a v průběhu evoluce postupně vznikala z různých příčin vejce různých barev. Prvotní příčinou nejspíše byla nutnost předejít útokům predátorů tvorbou kryptických vajec. Evoluci barev ptačích vajec zřejmě ovlivnili i hnízdními parazité. Barviva skořápky mohou sloužit také k termoregulaci vajec a mohou pomoci při zeslabené skořápce v důsledku nedostatku vápníku. U vajec modrozelených se uvažuje i o funkci signální – samice může jejich prostřednictvím informovat samce o své kvalitě, aby zvýšila podíl jeho péče o potomky. Na zbarvení vajec má vliv také prostředí, ve kterém ptáci žijí a stres, který zažívají. Nicméně stále není jasné, jak velký význam má která z těchto příčin a dá se předpokládat, že další ultimátní příčiny zbarvení budou ještě objeveny. V praktické části jsem pomocí počítačových programů měřila barevnost vajec poláka velkého (*Aythya ferina*). Cílem práce bylo popsat variabilitu v barvě vajec v rámci jedné populace poláka velkého a otestovat mezisezónní a mezihnízdní rozdíly. Použitá metoda by mohla pomáhat při určování míry hnízdního parazitizmu. Zda je její spolehlivost dostatečná, však vyplyne až ze srovnání mnou získaných dat s výstupy molekulárních analýz prováděných na stejných vejcích.

Klíčová slova: *Aythya ferina*, hnízdní parazitizmus, pigmenty skořápky, predace, polák velký, RGB, zbarvení vajec

Abstract

Avian eggshell colour may differ a lot, as well as the size and shape of patterning. Big differences exist among species, but we can also find a huge intraspecific and even intraclutch variability. I have summarized the most important causes for this variability. Proximate causes of eggshell patterning are biliverdin and protoporphyrin pigments, their combinations create different colours. Ancestral eggshell was probably white and immaculate. Many causes led to different eggshell colours during evolution. The necessity to prevent predation was the primary cause for different cryptic colours. Brood parasitism probably influenced the evolution of eggshell colour too. Moreover, eggshell pigments may improve thermoregulation and may compensate thinner areas of the shell caused by calcium deficiency. The blue-green colouration in eggs may constitute a sexually selected female signal – the intensity of this colouration would reflect the physiological condition of female, and hence it might also affect the allocation of male parental care. The environment and level of stress may affect the colouration as well. However, the importance of these causes on egg colouration is still unclear and we may assume, that other ultimate causes for egg colouration will be found. In the second part of my thesis I have measured colouration of Common Pochard's (*Aythya ferina*) eggs by means of computer programs. The aim was to determine eggshell colouration variability in Common Pochard population within three years and among different clutches. This method may be used to assess the level of brood parasitism. However, the reliability of this method is yet to be confirmed by results of molecular analysis of eggs used in this study.

Keywords: *Aythya ferina*, brood parasitism, Common Pochard, eggshell colouration, eggshell pigments, predation, RGB

Obsah

I. Teoretická část.....	5
1. Úvod.....	5
2. Proximální příčiny zbarvení skořápky vajec.....	7
3. Ultimální příčiny a evoluce rozdílných barev vajec.....	8
3.1. Role predace v evoluci barvy vajec.....	10
3.1.1. Kryptické zbarvení vajec.....	10
3.1.2. Aposematické zbarvení vajec.....	12
3.1.3. Variabilita v barvě vajec v rámci snůšky.....	13
3.2. Role hnízdního parazitizmu v evoluci barvy vajec.....	15
3.2.1. Rozpoznávání vajec.....	15
3.2.2. Role zbarvení vajec v interakcích hostitele a parazita.....	17
3.2.3. Polymorfismus v barvě vajec.....	18
3.2.4. Vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita v barvě vajec hostitele i parazita.....	19
3.3. Vliv barvy vajec na termoregulaci.....	22
3.4. Vliv barvy skořápky na její sílu a pevnost.....	23
3.5. Kvalita samice a barva vajec.....	24
4. Závěr.....	27
II. Praktická část.....	27
1. Úvod.....	28
2. Metodika.....	30
2.1. Sběr dat.....	30
2.2. Analýza vajec.....	30
3. Výsledky.....	32
4. Diskuze a závěr.....	34
Použitá literatura.....	35

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Davidu Hořákovi, za cenné rady, trpělivost a přátelský přístup během psaní mé bakalářské práce. Dále děkuji svému příteli Tomáši Bartuškov, především za pomoc s angličtinou, korektury a za vytvoření počítačového programu, který mi ušetřil mnoho práce.

I. Teoretická část

1. Úvod

Barvy vajec u ptáků se liší velmi výrazně mezi druhy i v rámci druhů. Vejce mohou být bílá (kivi hnědý, *Apteryx australis*, rehek domácí, *Phoenicurus ochruros*), krémová (kur bankivský, *Gallus galus*), modrá (krahujec obecný, *Accipiter nisus*, jestřáb lesní, *Accipiter gentilis*), zelená (kasuár přilbový, *Casuarus casuarus*, emu hnědý, *Dromaius novaehollandiae*), hnědá (jeřáb popelavý, *Grus grus*), s mnoha různými odstíny. Mohou být beze skvrn (čápovití, Ciconiidae, měkkozobí, Columbiformes) nebo skvrnitá různými barvami (sojka lesní, *Cyanocorax cyanomelas*, sup hnědý, *Aegyptius monachus*). I mezi blízké příbuznými druhy mohou být velké rozdíly v barvě vajec (Walters, 2007).

Skrze studium barvy vajec se můžeme dozvědět o mnoha ekologických i fyziologických souvislostech. Variabilita v barvě vajec je důsledkem přizpůsobení ptáků k různým vlivům – prostředí, ve kterém žijí, dostupnosti a typu potravy, stavu vnitřní fyziologie atd. Variabilita barvy vajec má proximální a ultimální příčiny. Proximální příčiny souvisí s fyziologií jedince a vyjadřují, co přímo způsobuje zbarvení a skvrnitost – pigmenty, které tvoří barvu, stres, prostředí atd. Ultimální příčiny vysvětlují, jakou funkci má pro jedince dané zbarvení a skvrnitost vajec, proč se v evoluci které zbarvení vyvinulo.

Zkoumání barevnosti vajec a testování ultimálních příčin jejich odlišností u ptáků zahrnuje hodnocení barev. To je ale ztíženo rozdílným vnímáním barev u ptáků a lidí. Lidé vnímají jen tři složky barvy (červenou, zelenou a modrou) a světlo o vlnové délce cca 430-560 nm. Oproti tomu ptáci vnímají minimálně 4 složky barvy a jsou schopni vnímat i UV záření o vlnové délce 300-400 nm (Wright, 1972; Bennett, 1994). Některá parazitická vejce tak kupříkladu mohou vypadat nemimetická v člověkem viditelné části světelného spektra, ale v UV světle jsou velmi podobná vejcím hostitele (Cherry & Bennet, 2001). Kromě toho se vinou anatomických rozdílů ve stavbě lidského a ptačího oka pravděpodobně liší i vnímání barev v rámci spektra viditelného pro lidi (Cuthill et al., 2000). Ptáci mají například narozdíl od lidí systém olejových kapiček v sítnici, které filtrují vstupující světlo (Partridge, 1989) a díky nimž se může dále lišit počet odstínů, které ptáci vnímají. Lišit se může i vnímání jasu a sytosti barev (Bennett et al., 1994).

Velká část studií provedených v minulosti nebrala v úvahu mezidruhové rozdíly ve vnímání barev. Tento problém ovšem je velmi podstatný, protože například ve studiích zkoumajících reakce hostitelů na mimetická a nemimetická vejce mohli někteří ptáci tolerovat

vejce, která se lidem zdála mimetická a naopak (Honza et al., 2007). Navíc i mezi různými lidmi jsou rozdíly ve vnímání barev (Villafuerte & Negro, 1998). Do určité míry může problém subjektivního hodnocení vyřešit použití spektrofotometrů. Jedná se o přístroje, které dokáží určit a číselně vyjádřit záření odražené od barevného povrchu a udat jeho vlnovou délku λ a světlost, což je relativní množství odraženého záření. Tyto dva údaje jsou postačující k přesnému určení barvy povrchu. Spektrofotometry jsou na rozdíl od lidí schopny určovat i vlnové délky světla odpovídající ultrafialovému (UV) a infračervenému (IR) záření. Protože dokáží určovat barvy objektivněji, jsou v současnosti využívány k výzkumům týkající se barev častěji než jen porovnávání barev lidmi anebo jsou tyto metody kombinovány (Cherry et al., 2007; Honza et al., 2007). Ovšem i spektrofotometry mají nevýhody, například nedokáží popsat rozmístění skvrn na vejci (Cherry et al., 2007). Kromě spektrofotometrů mohou v některých experimentech posloužit počítačové programy (Villafuerte & Negro, 1998; praktická část této práce). Ty také měří barvy objektivněji, protože mají větší rozlišovací schopnost než lidské oko.

Ve své práci se věnuji variabilitě vajec u ptáků, z hlediska proximálních a ultimálních příčin. V teoretické části jsem se snažila zjistit, jak se liší barvy vajec u jednotlivých druhů i v rámci druhů a čím může být tato variabilita způsobena. Vědci se dnes ve velké míře zaměřují především na hnízdní parazitizmus, kterého se týká i praktická část této práce a proto toto téma zaujalo největší místo i v části teoretické.

V praktické části jsem pomocí počítačových programů měřila barevnost vajec poláka velkého (*Aythya ferina*). Cílem práce bylo popsat variabilitu v barvě vajec v rámci jedné populace poláka velkého a otestovat mezisezónní a mezihnízdní rozdíly. Visuální rozlišování vajec na základě barvy je často používáno jako kritérium k určování míry vnitrodruhového hnízdního parazitismu. Praktická část této práce je součástí studie porovnávající spolehlivost molekulárních a visuálních metody při určování parazitických vajec.

2. Proximální příčiny zbarvení skořápky vajec

Ptačí vejce se skládá z několika částí. Uvnitř vejce se nachází žloutek. Na jeho povrchu leží oplozená vaječná buňka, z níž vzniká embryo. Žloutek obsahuje velké množství zásobních látek, z nichž čerpá výživu vyvíjející se embryo. Vaječná buňka se uvolňuje z vaječníku, postupuje dolů vejcovodem a obaluje se bílkem. V děloze získává vejce pevnou skořápku, když sekret vylučovaný vápennými žlázami její stěny ztuhne v pevnou hmotu. Povrch skořápky kryje kutikula, která skořápku zesiluje a slouží jako bariéra proti mikroorganismům. Také dává vejcům jejich vzhled, závisí na ní, zda jsou matná či lesklá. Skořápka je prostoupena mnoha póry, které slouží k výměně kyslíku a oxidu uhličitého a zajišťují tak dýchání zárodku (Walters, 2007). Tvorba vejce trvá asi 20 hodin (Butcher & Miles, 2003).

Skořápka ptačího vejce je z 94-97% složena z uhličitanu vápenatého. Zbytek tvoří organická složka a pigmenty tvořící zbarvení a skvrnitost skořápky vejce. Skořápka získává pigmenty až po vstupu do dělohy. Hustota a tvary skvrn závisí na rychlosti, jakou vejce prochází dělohou. Pokud jsou barviva kladena na nehybné vejce, vznikají skvrny, v případě pohybujícího se vejce, vznikají šmouhy a střikance (Walters, 2007).

Pigmenty jsou přítomné čtyři hodiny před kladením vejce a vyskytují se ve vnější části skořápky a v kutikule (Soh et al., 1993). Mezi tato barviva patří deriváty pyrolu – protoporfyrin, způsobující hnědé odstíny skořápky, a biliverdin IX α , tvořící odstíny modré a zelené (Kennedy & Vevers, 1976). Biliverdin prostupuje celou skořápkou a vytváří barvu podkladu, zatímco protoporfyrin se objevuje především v místech skvrn. Ovšem i on může u některých druhů (například u kura domácího, *Gallus domesticus*) tvořit podklad (Kennedy & Vevers, 1976). Oba pigmenty vznikají ve vápenných žlázách dělohy (Zhao et al., 2006), z hemu, součásti krve (McGraw, 2005). Kombinací obou pigmentů vzniká mnoho barev a odstínů. Skořápka také odráží UV záření (Cherry & Bennett, 2001), ale pigmenty, které to způsobují, zatím nalezeny nebyly. I bílá vejce obsahují malé množství pigmentů, které zvyšují pevnost a pružnost skořápky (Gosler et al., 2005). Množství barviv ve žlázách, které produkují části skořápky, je pravděpodobně řízeno hormony estradiolem a progesteronem (Soh & Koga, 1997).

Barvu vajec ovlivňuje také několik vnitřních faktorů. Vyblednutí vajec u kura domácího, které jsou obvykle hnědá, může způsobovat stres, strach a nervozita (hlavně u jedinců chovaných ve velkochovech). V důsledku těchto jevů stoupá hladina stresových hormonů v krvi, hlavně epinefrinu. Tento hormon způsobuje zastavení tvorby kutikuly ve skořápkové žláze. Uhličitan vápenatý se pak ukládá na neúplně vytvořené kutikule, což

způsobuje bledost vajec (Butcher & Miles, 2003). Bledost stoupá také s věkem samice. Není přesně jasné, čím je to způsobeno, nicméně i zde je možná souvislost se stresem. Kromě toho způsobují vyblednutí vajec léky, hlavně kokcidiostatika, která se slepicím preventivně podávají a také některé nemoci, například bronchitida (Butcher & Miles, 2003).

Vliv na barvu vajec mohou mít i chemické látky používané v zemědělství, například DDT. Skořápky vajec krahujce obecného (*Accipiter nisus*), které obsahovaly více DDT, obsahovaly větší množství protoporfyrinu i biliverdinu. V případě protoporfyrinu šlo o souvislost s nedostatkem vápníku a tudíž zeslabené skořápky (pigmenty mohou sloužit ke kompenzaci slabé skořápky, viz. Kapitola 3.4. Vliv barvy skořápky na její sílu a pevnost). Slabá skořápka je nejspíše důsledkem toho, že DDT blokuje dostupnost vápníku pro vápenné žlázy (Jagannath et al., 2008). V případě biliverdinu není ovlivněna tloušťka skořápky, ale souvislost mezi množstvím DDT a biliverdinu je pravděpodobně dána ovlivněním imunitního systému samice DDT a tím vyšším množstvím biliverdinu ve skořápce (Jagannath et al., 2008).

Barvu vajec celkově ovlivňuje imunitní stav samice (Moreno & Osorno, 2003), nejen v souvislosti s pesticidy, ale i se zdroji potravy, atd. Protože se uvažuje o tom, že by barva vajec mohla sloužit také k informování samce o imunitním stavu samice a tím také o kvalitě jejích potomků, jde i o příčinu ultimátní, a tak se tímto tématem zabývám více v Kapitole 3.5. Kvalita samice a barva vajec.

Barvu vajec ovlivňují také klimatické faktory. Avilés et al (2007) zjistili, že u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) byla vejce více jasná, pokud bylo na jaře více srážek. Vejce také byla více modrá a zelená, pokud bylo jaro chladnější. A vejce kukačky obecné (*Cuculus canorus*) byla modřejší a zelenější, pokud na jaře více přšelo. Pravděpodobně je to způsobeno tím, že teplota a množství srážek ovlivňuje vývoj hmyzu a vegetace, tedy potravní zdroje ptáků (Jones et al., 2003).

3. Ultimátní příčiny a evoluce rozdílných barev vajec

Původní vejce ptáků bylo pravděpodobně bílé a beze skvrn, postupně se ale vyvinula vejce různě barevná. Došlo k tomu zřejmě důsledkem diverzifikace míst pro hnízdění, což vyvolalo nutnost přizpůsobit se různým typům prostředí (Kilner, 2006). Tuto teorii dokazuje skutečnost, že druhy, hnízdící na bezpečných místech z dosahu predátorů, mají častěji vejce bílá. Naopak vejce, která se dají snadněji nalézt, bývají častěji hnědá, modrá a skvrnitá (Wallace, 1889 ex Kilner, 2006). Je tedy pravděpodobné, že prvotním důvodem pro různé barvy vajec byla snaha vyhnout se nalezení vajec predátory a později začali ptáci využívat i dalších funkcí různých barev skořápky (Kilner, 2006). Mezi další funkce barevnosti skořápky patří ochrana před hnízdními parazity (Davies & Brooke, 1989a,b), snaha kompenzovat protoporphyrinem nedostatek vápníku ve skořápce (Gosler et al., 2005), termoregulace (Bertram & Burger, 1981) a nejnovější teorie navrhuje možnost využití sytosti barvy vejce k informování samce o kvalitě samice a tím i o pravděpodobné kvalitě svého budoucího potomka (Moreno & Osorno, 2003). Barva vajec také může sloužit rodičům k poznání vlastních vajec při hnízdění v koloniích, ovšem jen některým druhům a při velké hustotě hnízdění (Birkhead, 1978). Tuto teorii vyvrací několik studií prováděných na rybácích velkozobých (*Sterna caspia*) a alkounech úzkozobých (*Uria aalge*) a tlustozobých (*Uria lomvia*), při nichž byla odstraněná vejce hledána rodiči spíše podle místa, kde ležela, nikoli podle vzhledu (Shugart, 1987; Gaston et al., 1993). Barva vajec může pomáhat i rodičům v tmavých hnízdech k rozpoznání, kde vejce leží (Lack, 1958 ex Avilés et al., 2006) a to obzvláště díky schopnosti vnímat UV záření. Nejspíš proto mají ptáci hnízdící v tmavých hnízdech vejce jasnější a s větším obsahem UV než ptáci v otevřených hnízdech (Avilés et al., 2006).

3.1. Role predace v evoluci barvy vajec

Predátoři jsou pro ptáky velkým nebezpečím a to nejen v období dospělosti, ale především u mláďat a nevylíhlých vajec. Předpokládá se, že predátoři jsou zodpovědní za zničení min.

50 % hnízd (Ricklefs, 1969) a pro vejce je riziko predace často vyšší než pro vylíhlá mláďata (Martin, 1992). Důvodem je to, že jedním z nejdůležitějších faktorů pro nalezení hnízda predátorem je jeho umístění a pokud je hnízdo umístěné špatně, predátoři jej naleznou na začátku hnízdění, tedy ještě během inkubace (Kelly, 1993). Hnízdící ptáci by se tedy měli snažit předejít tomu, aby jejich vejce zničili predátoři. Toho mohou dosáhnout následujícími způsoby: (i) mohou vytvářet vejce kryptická, (ii) aposematická, (iii) anebo mohou predátora lákat na nekvalitní vejce ve snůšce a tím zabránit zničení vajec kvalitnějších.

3.1.1. Kryptické zbarvení vajec

Poznatek, že barva vajec zajišťuje jejich nenápadnost a pomáhá zabránit predaci, se objevuje i v pracích starých několik desítek let. Již v Newtonovi (1893) je zmínka, že bílá vejce kladou ptáci hnízdící v dutinách (Kilner, 2006). Stejnou barvu mají i vejce ptáků stavících uzavřená hnízda, například moudivláčka lužního (*Remis pendulinus*), dále ptáků, kteří mají vejce po celou dobu inkubace přikryta inkubujícím rodičem nebo hnízdním materiálem, což jsou například měkkozobí (Columbiformes) a také těch, kteří jsou schopni hnízdo před případnými predátory uchránit – například pštrosi (Struthioniformes). Naopak 80% druhů ptáků, které staví hnízda na otevřených, dobře viditelných místech, má vejce hnědá, šedá nebo zelená, s červenými nebo hnědými skvrnami (Lack, 1958 ex Kilner, 2006), které pravděpodobně zajišťují nenápadnost. Tato hypotéza nicméně nebyla jednoznačně potvrzena. Výzkumy, které se tomuto problému věnují, většinou porovnávají míru predace u bílých a uměle nabarvených vajec, která se lidem zdají nenápadná. Vzhledem k odlišnému vnímání barev u lidí a různých druhů predátorů ale nemusí mít tyto studie příliš velkou vypovídací hodnotu. V některých případech byla predátory více napadána vejce uměle nabarvená než vejce přírodní, bez ohledu na barvy umělých vajec (Montevicchi, 1976). Dalším problémem je i použití umělých hnízd, která bývají nápadnější než přírodní hnízda (Kilner, 2006) a predace umělých hnízd je tak mnohem větší než při použití hnízd přírodních (Wilson et al., 1998). Výsledky mohou být také ovlivněny tím, jací predátoři se vyskytují v lokalitě, v níž je pokus prováděn. Savce mohou přitahovat i neznámé pachy (Weidinger, 2001) – například hlodavci si vejce vybírají

bez ohledu na barvu (Castilla et al., 2007). Také skutečnost, že při výzkumech často nejsou přítomni inkubující rodiče, může zkomplikovat vyhodnocení pokusu při použití umělých hnízd. Můžeme se dozvědět, jak predátoři reagují na odlišně zbarvená vejce. Ovšem nekryptické zbarvení vajec může být vysvětleno tím, že při inkubaci jsou rodiče obvykle v hnízdě a tudíž není kryptické zbarvení vajec potřeba (Götmark, 1992). Kromě barvy vajec mohou být predátoři upozorněni na přítomnost hnízda aktivitou rodičů nebo hnízdem samotným. Výsledky experimentů jsou proto do značné míry ovlivněny způsobem provedení.

Z patnácti studií, které v letech 1958-2007 porovnávaly míru predace různě zbarvených vajec, jich devět (60%) nedokázalo souvislost mezi barvou vajec a mírou predace. Ovšem v sedmi z těchto devíti studií byla použita pouze nabarvená vejce, zatímco ve studiích, které dokázaly opak, byla většinou použita vejce nenabarvená (viz. tabulka č. 1 Castilla et al., 2007). Protože nenabarvená vejce se více blíží skutečné situaci v přírodě, používání nabarvených vajec při experimentech pravděpodobně není příliš vhodné. Mnoho pokusů, v nichž byla použita nenabarvená vejce, prokázalo menší predaci vajec hnědých nebo hnědých se skvrnami než vajec bílých nebo bílých se skvrnami (Tinberger et al., 1962; Montevechi, 1976; Westmoreland & Best, 1986; Weidinger, 2001; Castilla et al., 2002, 2007). Nicméně existují i studie, v nichž byla použita vejce přírodně zbarvená a přesto nebyl dokázán vliv kryptického zbarvení na míru predace – například Jobin & Picman (1997). Lze to vysvětlit přítomností různých druhů predátorů, z nichž někteří nehledají hnízda pomocí barev vajec (ve studii Jobina & Picmana, 1997 se vyskytovali krkavcovití /Corvidae/ a savci; Castilla et al., 2007).

Ovšem i v případě ptáků, kteří se při predaci orientují vizuálně, se liší míra predace různě zbarvených vajec v různých typech prostředí. Castilla et al. (2007) porovnával predaci vajec čtyř odlišných barev orebice rudé (*Alectoris rufa*) v různých typech prostředí. V lese měla nejnižší míru predace hnědá skvrnitá vejce, na neobdělané půdě vejce hnědá. Pravděpodobně nezáleží jen na míře podobnosti vejce a okolí, ale i na světelných podmínkách prostředí. V lese se vlivem vegetace vytváří osvětlená a zastíněná místa a toto prostředí mohou nejlépe imitovat skvrnitá vejce. Naopak v prostředí s menším množstvím vegetace je důležitější barva podkladu vejce a skvrny nepřinášejí žádnou výhodu navíc (Castilla, et al., 2007).

Mnoho studií ukazuje, že kryptické zbarvení vajec má význam u druhů hnízdících na zemi (racek chechtavý, *Larus ridibundus*), dále u druhů s otevřenými hnízdy (sokol stěhovavý, *Falco peregrinus*) a také u druhů bez hnízd (strnad obecný, *Emberiza citrinella*), u nichž na barvě vajec závisí pravděpodobnost nalezení predátorem (Tinberger et al., 1962;

Monteveechi, 1976; Götmark, 1992; Götmark, 1993; Yahner & Mahan, 1996; Lloyd et al., 2000). Ovšem při studii Janzena (1978) nebyl zjištěn rozdíl v míře predace u vajec čtyř odlišných barev druhů hnízdících na zemi a tato studie je tedy s předchozími výzkumy v rozporu. Při této studii byla ovšem zkoumána míra predace v tropickém deštném lese Střední Ameriky, kde jsou odlišné druhy predátorů a silnější predační tlak (Grim & Remeš, 2006) a je tedy těžké porovnávat její výsledky se studiiemi, které proběhly v mírném pásu. Weidinger (2001) také dokázal význam kryptického zbarvení jen u strnada obecného, který hnízdí na zemi, ale ne u drozda zpěvného (*Turdus philomedos*) a pěnice černošedé (*Sylvia atricapilla*). Oba druhy hnízdí v křoví, pravděpodobně tedy nepotřebují kryptická vejce. Ovšem Westmoreland & Best (1986) dokázali, že i u ptáků hnízdících v křoví má kryptické zbarvení vajec význam. V jejich studii se ovšem vyskytovali převážně ptačí predátoři, kteří se orientují vizuálně, což může být důvodem pozitivního výsledku.

Podle některých autorů vedla u některých druhů snaha vyhnout se predaci také k modrému zbarvení vajec (Lack, 1958 ex Kilner, 2006). Kupříkladu u drozda zpěvného mohou být tato vejce nenápadná ve filtrovaném světle jejich hnízd, která jsou v živých plotech nebo v podrostu lesa, kde hnízdí. Například v případě kosa černého (*Turdus merula*), v jehož hnízdech převládá žluté světlo, je možné, že modrá vejce vypadají jako černá (Kilner, 2006). U jiných druhů se ale zdá nepravděpodobné, že by k modrým vejcím vedla právě snaha o nenápadnost. Například špačkovití (Sturnidae) kladou modrá vejce, i když hnízdí v dutinách, oproti tomu pěnice černošedé kladou krémově bílá, skvrnitá vejce i přesto, že jsou jejich hnízda skryta ve křoví. Důvodem pro evoluci modrých vajec tedy u mnoha druhů bude pravděpodobně něco jiného než kryptise. Hypotéza, že modrá vejce jsou kryptická, nebyla potvrzena ani Götmarkem (1992), který nenašel rozdíly v míře predace bílých, modrých a skvrnitých vajec v hnízdech drozda zpěvného. Ovšem když byla vejce položena pouze na zem bez hnízd, byla skvrnitá vejce objevena predátory mnohem méně často (Götmark, 1992). Modrá barva tedy nejspíš není kryptická, ale může být neutrální nebo mít jinou ultimální příčinu než je kryptise (Götmark, 1992; Weidinger, 2001; Westmoreland & Kiltie, 2007).

3.1.2. Aposematické zbarvení vajec

Kromě toho, že predátoři nejspíše ovlivnili evoluci barvy ptačích vajec v tom smyslu, že jsou na dobře viditelných místech spíše vejce kryptická, ovlivnili zřejmě i evoluci vajec nápadných. Jako první si této skutečnosti všiml Swynnerton (1916), který ji označil za projev aposematismu. Ptáci podle něj nápadnou barvou dávají najevo nepříjemnou chuť svých vajec.

Vejce různých barev dokonce zkoušel nabízet k ochutnání nejen různým druhům zvířat, ale i lidem. Závěry těchto studií byly poněkud nejednoznačné, každému druhu chutnala jiná vejce (Kilner, 2006). Nicméně tuto teorii podpořily i testy prováděné Cottem (1948, 1952), který podával vařená vejce 81 druhů ptáků k posouzení chuti celé řadě lidí. Zjistil, že chuť ovlivňovala nejen barva, ale i velikost vajec (nejhorší chuť měla vejce malá). Nejvíce lidem chutnala vejce kura domácího, nejméně vejce střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*). Podle Cotta (1948, 1952) byla kryptická vejce chutnější než vejce nápadné barvy a hypotéza o aposematismu tak byla potvrzena. Problémem tohoto způsobu testování může být stejně jako při vnímání barev rozdílné posuzování chutnosti mezi různými druhy. Cottovo (1948, 1952) posuzování nápadnosti barev je navíc založeno pouze na jeho subjektivním názoru a chutnost vajec mohla souviset jen s velikostí vajec a nikoli s barvou (Lack, 1958 ex Kilner, 2006). V některých případech nejspíš může zbarvení vajec sloužit k informování případných predátorů o nedobré chuti vejce, nicméně by v tomto směru bylo potřeba provést další studie.

3.1.3. Variabilita v barvě vajec v rámci snůšky

Hnízda většinou obsahují jedno vejce, které se barvou liší od ostatních. Má na sobě víc pigmentu (Newton, 1893 ex Kilner, 2006), nebo je bledší (Verbeek, 1990) či jinak skvrnitě (Preston, 1957 ex Kilner, 2006). Tímto vejcem je často vejce poslední. V případě bledého vejce může být proximální příčinou tvorby takového vejce vyčerpání skořápkové žlázy (Nice, 1937 ex Krist & Grim, 2007). Toto vysvětlení by mohlo potvrzovat i zjištění, že čím větší bývá u vrány severozápadní (*Corvus caurinus*) snůška, tím větší je pravděpodobnost, že bude obsahovat bledé vejce. Bledost posledního navíc vejce stoupá s velikostí snůšky (Verbeek, 1990). Některé samice ale naopak kladou bledé vejce jako první (Verbeek, 1990). V tom případě nepůjde o projev nedostatku pigmentu. Pokud je poslední vejce naopak barevnější než zbytek snůšky, může být důvodem to, že již není třeba barvu šetřit na další vejce a může se tedy využít na vejce poslední (Lowther, 1988). Jiným důvodem může být snaha upozornit predátora na méně kvalitní vejce a tím ochránit ostatní vejce snůšky. Mláďe, které se vylíhne z posledního vejce ve snůšce, je oproti svým sourozencům z několika důvodů znevýhodněno, zvláště pokud začíná inkubace před tím, než je snůška kompletní (vrány, rod *Corvus*). Mláďe vylíhlé z vejce, které bylo nakladeno jako poslední, tak bývá často posledním vylíhlým mládětem a někdy se dokonce nevylíhne vůbec. Poslední mláďe navíc bývá i menší než ostatní mláďata. Má tedy v porovnání se sourozenci, kteří jsou krmeni o několik dní déle a

kteří jsou větší, menší šanci na přežití (Verbeek, 1990). Poslední vejce snůšky může být proto obětováno pro přežití zbytku vajec. U vrány severozápadní bylo pozorováno, že první vejce, které predátor vzal, bylo mnohem častěji vejce nakladené jako první, poslední anebo to, které bylo nejbledší (Verbeek, 1990). Ve stejné studii bylo také dokázáno, že predace posledního vejce nesouvisí s jeho podprůměrnou velikostí a že tedy souvisí s barvou. Bledá vejce navíc mají křehčí skořápku než vejce barevná (Castilla et al., 2006), což může také naznačovat, že nejsou tolik hodnotná. Jedinci s bledým vejcem ve snůšce by mohli mít vyšší fitness než ti, co bledé vejce nemají, protože u nekvalitního potomka je menší šance, že přežije a navíc bere rodičům energii na inkubaci a krmení, kterou by bylo výhodnější použít na péči o kvalitnější mláďata. Neexistuje ovšem důkaz, že by jedinci s bledými vejci opravdu měli vyšší fitness (Kilner, 2006). Kromě toho Hockey (1982) dospěl k opačnému závěru než Verbeek (1990). V této studii byla zkoumána míra predace dvou vajec ve snůšce ústřičníka jihoafrického (*Haematopus moquini*). Druhé vejce mělo menší skvrny než vejce první, ale přesto nepodléhalo větší predaci. Autor vysvětlovat odlišné zbarvení druhého vejce snahou o nenápadnost. Podle něj dvě odlišně barevná vejce zajišťují větší nenápadnost hnízda a výsledkem je menší riziko ze strany predátorů. Tato myšlenka je podpořena pozorováním stepokura jihoafrického (*Pterocles namaqua*). Jeho hnízda, která obsahovala vejce více variabilní v barvě a skvrnitosti, podléhala predaci v menší míře (Lloyd et al., 2000). Ruxton et al. (2001) vysvětluje tvorbu bledšího vejce ve snůšce tím, že samice klade barevná (kryptická) vejce v době, kdy hnízdo zůstává prázdné, protože inkubace ještě nezačala, a je více ohroženo predací a u posledního vejce již není nutné kryptické zbarvení. Tato hypotéza ale zatím nebyla testována (Kilner, 2006).

3.2. Role hnízdního parazitizmu v evoluci barvy vajec

Hnízdní parazité kladou svá vejce do hnízd jiných ptáků a přenechávají tak péči o svá mláďata jiným rodičům (Avilés & Møller, 2003). Většinou probíhá hnízdní parazitizmus mezi jedinci různých druhů, ale výjimečné nejsou ani případy vnitrodruhového parazitizmu, například u kachen (Yom-Tov, 2001). Asi u 1% všech druhů ptáků inkubují vejce výhradně cizí rodiče (Payne, 1977), například u většiny druhů kukaček, jiné druhy parazitují jen fakultativně (například kachny). Cílem je snížit vlastní náklady na reprodukci a přenechání inkubace vajec a krmení mláďat někomu jinému. Pro parazita je toto chování poměrně výhodné, i když riskantní, ale pro hostitele znamená větší náklady na péči o potomstvo a například v případě kukačky obecné (*Cuculus canorus*), jejíž vylíhnuté ptáče vyhadzuje ostatní vejce a mláďata z hnízda, i nebezpečí zániku vlastních potomků. Obojí znamená snížení fitness hostitele, a proto vede hnízdní parazitizmus k závodům ve zbrojení (arms race) mezi hostitelem a parazitem. Hostitel se různými způsoby snaží zabránit napadení parazitem a parazit má snahu zvýšit různými způsoby šanci na přežití svých mláďat (Davies, 2000). Většina tohoto boje je vedena ve fázi nevyklíhlých vajec, a hnízdní parazitizmus proto hraje nezanedbatelnou roli v evoluci barvy a skvrnitosti vajec (Kilner, 2006).

U hostitelů vznikla řada různých způsobů obrany vůči hnízdnímu parazitizmu, mezi které patří zejména ničení a vyhadzování parazitických vajec z hnízda nebo opuštění celé snůšky (Davies, 2000; Grim et al., 2003). Taková obrana proti parazitaci předpokládá schopnost rozpoznávání vajec.

3.2.1. Rozpoznávání vajec

Hostitelé mohou použít několik způsobů, jak poznat cizí vejce. Mohou odmítnout vejce, které se liší od většiny vajec snůšky (Rothstein, 1975 ex Moskát et al., 2008), nebo mohou odmítnout parazitická vejce na základě porovnání s vejci vlastními (Marchetti, 2000; Hauber & Sherman, 2001). V tomto případě si nejspíš hostitelé snaží zapamatovat vzhled svých vajec během snášení. Při takovém způsobu učení se může stát, že pokud se parazitické vejce objeví v průběhu snášení, mohou je hostitelé považovat za své vlastní (Hauber et al., 2004). Když ovšem parazit naklade vejce až po dokončení snůšky, hostitel je spíše odmítne (Victoria, 1972; Rothstein, 1974). Hostitelé také nemusí porovnávat vejce přímo v hnízdě, ale mohou si vlastní vejce uložit do paměti a parazitická vejce porovnávat s tímto obrazem (Moksnes,

1992; Hauber & Sherman, 2001; Moskát & Hauber, 2007). Někteří ptáci také mohou kombinovat oba způsoby, což bylo prokázáno u drozdce temného (*Dumetella carolinensis*; Rothstein, 1974). Dále je možné, že u ptáků záleží i na zkušenosti. Vejce jednoho jedince totiž mají určitou genotypem určenou limitní variabilitu, takže čím více hnízdění má jedinec za sebou, tím víc vajec má v paměti a měl by tak lépe rozpoznat vejce cizí. Tento typ rozpoznávání vajec pravděpodobně funguje u rákosníka velkého (Moskát & Hauber, 2007), který ví, jak vypadají jeho vejce, i když je nikdy předtím neviděl. Učení ale zvyšuje jeho schopnost poznat cizí vejce (Lotem et al., 1995).

Pokud hostitelé neporovnávají vejce v hnízdě jedno od druhého, ale spíše používají porovnávání vajec v hnízdě s obrazem vlastních vajec v paměti (viz výše), může jim k tomu pomoci nízká vnitrosňšková variabilita (Kilner, 2006). Západoafrický snovač zahradní (*Ploceus cucullatus*), který je hostitelem jedinců svého druhu a také kukačky lesklé (*Chrysococcyx caprius*), rozeznává vlastní vejce nejprve podle jejich barvy a poté podle skvrnitosti. Tento druh je podobně úspěšný v rozpoznávání cizích vajec, pokud má vlastní vejce k porovnání v hnízdě, i pokud tato vejce chybí (Lahti & Lahti, 2001). Důvodem může být právě nízká variabilita v barvě vajec. Tyto studie naznačují, že nízká variabilita vajec v hnízdě může sloužit k jednoduššímu zapamatování vzhledu vajec hostitele (Kilner, 2006).

Na druhou stranu, experimenty, prováděné Karczou et al. (2003), ukázaly, že rákosník dokáže velmi dobře rozpoznat cizí vejce a to v případě nízké i vysoké vnitrosňškové variability. Rákosník dokázal rozpoznat i vejce jiných jedinců jeho vlastního druhu, která byla přidána do hnízda (Karcza et al., 2003). Také u dalších druhů má vnitrosňšková variabilita malý vliv na schopnost rozpoznat cizí vejce (Lotem et al., 1995; Procházka & Honza, 2003; Honza et al., 2004; Lovászi & Moskát, 2004; Stokke et al., 2004). Důležitějším kritériem se spíše zdá být kontrast mezi vejci hostitele a parazita (Procházka & Honza, 2003; Stokke, et al., 2004), který závisí na míře vnitrosňškové variability (Kilner, 2006).

Ve schopnosti hostitele rozpoznat parazitická vejce hraje významnou roli schopnost ptáků vnímat světlo o krátké vlnové délce, která odpovídá UV. Podstatná je ovšem kombinace UV s viditelnými částmi spektra. Zdá se, že největší roli v rozpoznávání parazitických vajec hraje zelená část spektra, například u drozda zpěvného (*Turdus philomelos*). Tento druh je velmi tolerantní k zeleným vejcím, ačkoli sám klade vejce modrá, a přijímá je ve srovnatelné míře jako vejce jiných jedinců vlastního druhu (Honza et al., 2007). Ve velké míře naopak odmítá vejce, která se hodně liší od jeho vlastních v zelené a zároveň UV složce barvy.

3.2.2. Role zbarvení vajec v interakcích hostitele a parazita

Parazité se brání vyhození svých vajec z hnízda tím, že kladou mimetická – vejcím hostitele podobná – vejce, aby hostitel cizí vejce nepoznal (Davies & Brooke, 1989a). Studie dokazují, že mimetická vejce bývají odmítána mnohem méně často než vejce nemimetická (Moksnes, 1992; Moskát & Fuisz, 1999; Welbergen, 2001; Moskát & Honza, 2002; Procházka & Honza, 2003, 2004), ale neprokázáno studií Lyon & Eadie (2004). V poslední zmíněné studii byly studovány lysky (čeleď Rallidae) a jako parazitická vejce byla použita vejce kura domácího. Hostitelé odmítali vejce bez ohledu na stupeň mimize. Skutečná vejce parazitů stejného druhu ovšem odmítají v menší míře než odmítali vejce při tomto experimentu (Lyon & Eadie, 2004). Je tedy možné, že důvodem pro odmítání vajec v experimentu byla celková odlišnost od jejich vlastních vajec a to bez ohledu na podobnost v barvě. Kromě toho ve všech zmíněných studiích byla vejce považována za mimetická nebo nemimetická pouze na základě posouzení lidí, což může způsobit chybné závěry (viz Úvod).

V případě, že se parazitovi podaří napodobit barvu a skvrnitost hostitele, očekávali bychom, že hostitel bude vytvářet taková vejce, která budou těžko napodobitelná (Kilner, 2006). Avšak experimentální data toto nepotvrzují. Britská populace konipase bílého (*Motacilla alba*), žijící v sympatrii s kukačkou obecnou, má stejně skvrnitá vejce, jako islandská populace, která ani v historii v kontaktu s kukačkou nebyla. Podobná situace je i u lindušky luční (*Anthus pratensis*) a několika dalších druhů (Davies & Brooke, 1989b). Podobná vejce mají i dvě odlišné populace rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) - řecká, která není v současnosti parazitována kukačkou a maďarská, která je (Moskát et al., 2002). Neexistuje tedy důkaz, že hnízdní parazitizmus způsobuje změnu barevnosti hostitelských vajec směrem k takovému zbarvení, které by bylo parazitem obtížně napodobitelné.

Vliv barvy vajec na míru jejich odmítnutí bylo dokázáno u lesňáčka žlutoprstého (*Icteria virens*; Burhans & Freeman, 1997), vlhovce žlutohnědého (*Pseudoleistes virescens*; Mermoz and Rebores, 1994), drozdce bělobrvého (*Mimus saturninus*) a vlhovce žlutoramenného (*Agelaius thilius*; Fraga, 1985 ex Burhans & Freeman, 1997). V těchto studiích byla bílá parazitická vejce odmítána, zatímco skvrnitá, vejcím hostitele podobná vejce, byla hostiteli přijímána. Studie prováděná na hostitelích vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) naopak nedokázala souvislost mezi barvou a skvrnitostí parazitických vajec a mírou jejich odmítnutí hostitelem (Peer & Sealy, 2004). Do studie ovšem nebyla zahrnuta vejce druhů, která jsou podobná vejcím vlhovce. Někteří hostitelé (například pěvuška modrá,

Prunella modularis) nevyhazují ze svých hnízd ani vejce, která jsou naprosto odlišná od jejich vlastních (Davies & Brooke, 1989a). Tuto neschopnost využívá kukačka obecná, která v tomto případě neklade mimetická vejce (Brooke & Davies, 1988). Stejně tak hostitelé vlhovce hnědohlavého neomítají ani nemimetická vejce, která klade (viz výše, Winfree, 1999).

Podstatnou skutečností je také fakt, že ne každá podobnost mezi vejci parazita a hostitele musí být důsledkem mimize. Vejce si mohou být podobná například v důsledku stejného prostředí, kde hrozí nebezpečí predátorů (Grim, 2005). Podobnost by v tomto případě nebyla mimetická, ale kryptická v důsledku konvergentní evoluce (Harrison, 1968; Mason & Rothstein, 1987). Kromě parazitizmu může být podobná barva vajec způsobena například blízkou příbuzností mezi hostitelem a parazitem (Payne, 1967). Podobnost s vejci hostitele může být také limitována mírou parazitizmu. Pokud totiž parazitizmus probíhá na velkém počtu druhů, je limitován počet typů vajec, které parazit může vytvořit (Rothstein, 1990).

Do interakcí hostitele a parazita mohou zasahovat i další jedinci. Některá hnízda parazitovaná kukačkou jsou navštívena druhou kukačkou, která vyhazuje vejce první kukačky z hnízda a klade svá vejce. V tomto případě by se mělo její vejce podobat ne vejcím hostitele, ale vejci první kukačky (Grim, 2005). Na druhou stranu první kukačka by teoreticky měla vytvářet vejce co nejvíce podobná vejcím hostitele, aby snížila pravděpodobnost, že druhá kukačka pozná její vejce a vyhodí je z hnízda (Grim, 2005).

Kromě barvy mohou pravděpodobnost odmítání vajec parazita ovlivňovat i jiné charakteristiky vajec jako jsou velikost, tvar, skvrnitost a lesk (Grim, 2005). Je otázka, která z těchto charakteristik hraje významnější úlohu.

3.2.3. Polymorfismus v barvě vajec

Některé druhy ptáků kladou vejce vždy stejně zbarvená a jiné druhy kladou vejce několika typů. U hostitelských a parazitických druhů by mělo být výhodné klást vejce polymorfní v barvě (Takasu, 2003). Parazit se tím může přizpůsobit vzhledu vajec různých hostitelů, hostitel může díky polymorfismu ztížit napodobování svých vajec parazitem.

Několik studií potvrzuje polymorfismus v barvě vajec hostitelů. Například jedenáct ze třinácti jihoafrických druhů cistovníků, kteří kladou polymorfická vejce, je parazitováno medozvědkou hnědohřbetou (*Prodotiscus regulus*), přádelníkem kukaččím (*Anomalospiza imberbis*) nebo oběma. Zbylé čtyři druhy kladou monomorfická vejce a nejsou parazitovány,

protože dokáží dobře rozpoznat parazitické vejce (Tarboton, 2001 ex Kilner, 2006). Snovač zahradní klade taktéž polymorfická vejce, s bílým, zeleným nebo tyrkysovým podkladem. Každá samice klade celý život vejce pouze jednoho typu (Collias, 1993). Zdá se, že se dá tato skutečnost vysvětlit Mendelovým modelem dědičnosti. Na autosomálních chromozomech pravděpodobně existuje jeden pár alel pro zelenou a druhý pár pro tyrkysovou barvu. Pokud je samice recesivní v obou alelách, klade vejce bílá. Pokud je recesivní v alele pro tyrkysovou barvu, klade vejce opačné barvy (v tomto případě zelená) a pokud má dominantní alely obou genů (dominantní homozygot), klade vejce tyrkysovo-zelená. Oba rodiče se tedy podílejí stejnou měrou na vzhledu vajec jejich dcer a samice nemá žádné vědomosti o tom, jak budou vypadat její vejce. Musí se tedy naučit jejich vzhled (Lotem et al., 1995; Lahti & Lahti, 2001).

U některých druhů obligátních hnízdních parazitů je pravděpodobné, že závody ve zbrojení mezi hostitelem a parazitem u nich také vedly k polymorfismu vajec (Davies, 2000). Například vejce kukačky obecné jsou velmi proměnlivá v barvě i skvrnitosti a v různé míře připomínají vejce hostitelů. Jednotlivé kukačky kladou pouze vejce jednoho typu a proto si vybírají jen určitý druh hostitele a vejce, která jsou podobná jejich vejcím (Cherry et al., 2007). Pouze pokud nenajdou hnízdo obvyklého hostitele, kladou vejce do hnízd jiného druhu (Walters, 2007). Geny kódující vzhled vajec se pravděpodobně nacházejí na W chromozómech (Gibbs et al., 2000) a jsou tedy děděny maternálně. Kukačkám, které kladou podobná vejce, hrozí, že si budou konkurovat a vyhledávat stejný hostitelský druh (Honza et al., 2002). Tím se dá vysvětlit velké, ale ne úplně dokonalé napodobení hostitelských vajec kukačkou (Takasu, 2003). Na rozdíl od kukaček, vlhovec modrolesklý (*Molothrus bonariensis*) klade různě zbarvená vejce, ale nepřizpůsobuje jejich vzhled vejcím hostitele (Walters, 2007). Variabilita v barvě vajec tedy nemusí být nutně uplatněna v parazitizmu.

3.2.4. Vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita v barvě vajec hostitele i parazita

Jednou z věcí, kterou může hostitel zkomplikovat parazitickým jedincům úspěšné kladení svých vajec do jeho hnízda, je kladení co nejvíce podobných vajec v rámci jedné snůšky. Zároveň by mělo být výhodné klást vejce co nejvíce odlišná mezi různými snůškami. Tím je pro parazita velmi těžké napodobit vejce hostitele (Davies & Brooke, 1989b). Cizí, jinak vypadající vejce mezi ostatními vzájemně si podobnými vejci, je totiž snadné odhalit.

Experimentální důkazy této teorie jsou ale dost protichůdné. Hypotéza byla potvrzena u straky obecné (Soler et al., 2000) a rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*; Stokke et al., 1999). Jedinci s méně variabilními snůškami odmítali parazitická vejce víc než jedinci se snůškami více variabilními. V obou experimentech ale byla použita umělá a nemimetická vejce. Je proto možné, že důvodem pro odmítání vajec je tato odlišnost a ne variabilita vajec. Velmi odlišné vejce je totiž snadno rozpoznatelné i v rámci hodně variabilní snůšky (Karcza et al., 2003).

U špačka černého (*Sturnus unicolor*), což je častý vnitrodruhový parazit, je mezisnůšková variabilita značně větší než vnitrosnůšková variabilita vajec. U tohoto druhu je 65-95% parazitických vajec neúspěšných (Calvo et al., 2000), což by mohlo naznačovat, že tato strategie hostitele je úspěšná. Ovšem spíše je důvodem to, že u vnitrodruhového parazitizmu jsou vejce často snesena až po započení inkubace a tato vejce mají tedy menší šanci, že se vylíhnou. V případě špačka jsou parazitické většinou ty samice, které ztratily své vlastní hnízdo, nebo byly mladé a nezkušené. Pokud by měly své vlastní hnízdo, fitness by bylo vyšší. Když ale nemohly mít vlastní hnízdo, bylo lepší zkusit parazitizmus než nemít nic. Hypotézu dále potvrzuje chování pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) a pěnice černohlavé, které mají nízkou vnitrosnůškovou a vysokou mezisnůškovou variabilitu vajec (Øien et al., 1995) a ve velké míře odmítají cizí parazitická vejce (Davies & Brooke, 1989a; Moksnes et al., 1990; Moksnes, 1992; Moksnes et al., 1994), podobná situace se objevuje u snovače zahradního (Lahti, 2006) a u dalších hostitelů kukačky obecné (Øien et al., 1995; Soler & Møller, 1996). Tyto studie potvrzují správnost hypotézy, že vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita má vliv na schopnost rozpoznat parazitické vejce. Ovšem další studie, prováděná u straky obecné a používající spektrofotometr, který zajišťuje objektivní měření barev, měla dokonce opačný závěr (Avilés et al., 2004). Hostitel více odmítal modely vajec kukačky chocholaté v případech, kdy jeho snůška obsahovala více variabilní vejce, ovšem pouze v zelené složce barvy. V tomto případě ovšem být důvodem negativního výsledku použití umělých modelů vajec. Hostitel tak mohl vejce odmítat kvůli jiným vlastnostem než je barva. Nicméně ke stejnému závěru došli u jiného druhu i Cherry et al. (2007), kteří použili skutečná vejce kukačky. Ti proto navrhli opačnou hypotézu – čím více variabilní vejce ve snůšce jsou, tím je pro kukačku těžší přizpůsobit se vzhledu všech vajec a hostitel tak snáze rozpozná cizí vejce. Také další snahy o potvrzení hypotézy, že větší vnitrosnůšková variabilita snižuje schopnost rozpoznat cizí vejce, nebyly úspěšné. Například jedinci ůuhýka obecného (*Lanius collurio*), kteří kladou uniformní snůšky, neodmítají jinak vypadající vejce častěji než jedinci stejného druhu, kteří kladou vejce více variabilní (Lováski & Moskát, 2004).

Také je možné, že vnitrosnůšková variabilita je důležitá v případě mimetických vajec parazita a její vliv klesá, pokud má parazit vejce nemimetická (Cherry et al., 2007). Karcza et al. (2003) navrhuje, že při intenzivním parazitizmu je selekce pro menší vnitrosnůškovou variabilitu méně důležitá než selekce pro větší variabilitu mezi jednotlivci v rámci hostitelské populace. Také samotné mimikry mohou být v reakci hostitele na parazitická vejce důležitější než vnitrosnůšková variabilita (Karcza et al., 2003).

Další výzkumy se snažily zjistit, jestli má kontakt mezi hostitelem a hnízdním parazitem v minulosti vliv na variabilitu snůšek. U lindušky luční bylo zjištěno, že u populací, které byly v minulosti v kontaktu s hnízdními parazity, je nižší vnitrosnůšková variabilita ve spektru barvy UV, ale ostatní složky barvy vajec nebyly ovlivněny (Avilés & Møller, 2003). Naopak studie srovnávající vejce řecké a maďarské populace rákosníka velkého ukázala, že mezisnůšková variabilita v barvě a skvrnitosti vajec byla větší u maďarské parazitované populace než u populace řecké, která nebyla parazitována (Moskát et al., 2002). Lahti (2005) porovnával vejce populací snovačů (Ploceidae) na dvou ostrovech, kde tito ptáci nejsou parazitováni, s vejci snovačů z Afriky, kde parazitizmus probíhá. Jedinci žijící na ostrovech ovšem pocházejí z Afriky, kde žili v interakcích s kukačkou. Více než 200 let ale žijí bez přítomnosti kukaček a pravděpodobně proto mají menší mezisnůškovou a větší vnitrosnůškovou variabilitu v barvě a skvrnitosti než je tomu u afrických jedinců (Lahti, 2005). Zdá se, že hostitelům kukaček může pomoci v rozpoznávání cizích vajec spíše produkce vajec odlišných od průměrných vajec kukačky než kladení podobných si vajec (Kilner, 2006). To opět potvrzuje, že nízká vnitrosnůšková variabilita má malý vliv na schopnost rozpoznat a odmítnout cizí vejce.

Ve snůšce některých druhů se často objevuje jedno vejce, odlišně zbarvené od ostatních vajec snůšky. Uvažuje se o několika možných příčinách tohoto jevu (viz. Kapitola 3.1. Role predace v evoluci barvy vajec) a jednou z nich je snaha informovat potencionálního parazita o tom, že snůška je již kompletní a byla zahájena inkubace (Yom-Tov, 1980). Toto chování by mohlo být výhodné pro hostitele i parazita. Vejce nakladené parazitem do hnízda po zahájení inkubace by se velmi pravděpodobně nevylíhlo či by mládě zaniklo v konkurenci starších ptáčat. Proto by parazit mohl tuto informaci využít a vybrat pro výchovu svých mláďat jiného hostitele. Hostitel by se vyhnul parazitizmu, takže by to bylo výhodné i pro něj. Ovšem nepoctivý hostitel by se mohl vyhnout parazitizmu tím, že odlišně vypadající vejce by nebylo to poslední, ale například již první (Kilner, 2006). Bez dalších studií je těžké posoudit, zda tato teorie může být pravdivá.

3.3. Vliv barvy vajec na termoregulaci

Kromě predátorů a hnízdních parazitů ohrožuje vejce ptáků také vysoká teplota, při níž hrozí přehřátí a zánik embryí. Za nebezpečnou se považuje teplota 42,2°C a vyšší (Bertram & Burger, 1981). Ptáci hnízdící na otevřených místech tak musí volit mezi rizikem predace v případě vajec bez pigmentace a rizikem přehřátí u vajec skvrnitých (Kilner, 2006). Podle několika studií je teplota uvnitř vejce při tmavším zbarvení skořápy o několik stupňů Celsia vyšší než u bílých vajec (Montevecchi, 1976; Bertram & Burger, 1981). V těchto studiích byla ovšem barva vajec získána jejich obarvením, takže se pravděpodobně lišila v barvě od vajec přirozeně zbarvených. Jiná studie s neobarvenými vejci měla totiž závěr opačný – teplota uvnitř vajec se u odlišně zbarvených vajec za stejných světelných podmínek nelišila (Westmoreland et al., 2007). Nicméně je možné, že nebezpečí přehřátí je důvodem bílé barvy vajec například u pštrosů (Bertram & Burger, 1981). Nebezpečí přehřátí je u nich větší než nebezpečí predace, protože rodiče dokáží ochránit svá vejce před predátory. U některých druhů mohou pigmenty obsažené ve skořápce chránit vejce před přehřátím odrážením infračerveného záření, které tvoří velkou část dopadajícího světla. Biliverdin a protoporphyrin dokáží odrazit až 90% tohoto záření (Bakken, et al., 1978).

3.4. Vliv barvy skořápky na její sílu a pevnost

Většina pěvců (Passeriformes) klade bílá vejce s červenými skvrnami protoporfyrinu. Ty často tvoří kruh na širším konci vejce (Davies & Brooke, 1989a). Je nepravděpodobné, že by toto zbarvení bylo kryptické či mělo jinou z již zmíněných ultimátních příčin. Existuje ovšem další vysvětlení tohoto zbarvení – protoporfyrin může kompenzovat nedostatek vápníku ve skořápce a tím zvýšit její pevnost a sílu. Protoporfyrin také odráží infračervené záření (Bakken et al., 1978), snižuje propustnost skořápky a tím i ztráty vody během inkubace (Gosler et al., 2005). U malých pěvců může být nedostatek vápníku problémem, protože mají poměrně malou kostru. I zásoby vápníku v kostech jsou tak menší než u druhů s větší kostrou (Sugiyama & Kusuhara, 2001 ex Gosler et al., 2005).

Gosler et al. (2005) zkoumali tuto hypotézu u sýkory koňadry (*Parus major*). Studie potvrdila, že v místech, kde jsou skvrny, je skořápka slabší než v místech beze skvrn. Také množství dostupného vápníku ovlivňovalo barvu skořápky. Čím menší byla koncentrace vápníku v půdě, tím tmavší byly skvrny. Navíc množství a tmavost skvrn stoupaly s pořadím vajec ve snůšce. Důvodem je zřejmě to, že na začátku kladení má samice dostatek vápníku, postupně jeho množství klesá a samice se to pokouší kompenzovat zvýšenou pigmentací vajec. Skvrny souvisely i se stářím samice (mladší samice měly tmavší vejce), s tvarem vajec, prostředím a nadmořskou výškou, zřejmě kvůli odlišnému množství vápníku v potravě.

3.5. Kvalita samice a barva vajec

Nejnovější hypotéza, týkající se barev skořápky vajec u ptáků, je taková, že modrozelená barva vajec u některých druhů slouží k informování samce o kvalitě samice a jejich potomků (Moreno & Osorno, 2003). Samci by se podle míry zabarvení vajec měli rozhodovat o množství péče věnované potomkům. Modrozelené zbarvení skořápky vajec je způsobeno biliverdinem, který má kromě funkce barviva silné antioxidační schopnosti. Hnědý protoporfyrin zase může signalizovat toleranci k oxidativnímu stresu (Moreno & Osorno, 2003). V těle samice totiž protoporfyrin slouží ke spuštění aktivity antioxidantů při oxidativním stresu a když je ho velké množství ve skořápce, chybí v těle. Může tedy jít o příklad handicapové teorie (Zahavi, 1975 ex Moreno & Osorno, 2003). Podle té je pro jedince během páření výhodné mít nějaký handicap. Je to totiž signál pro partnera, že jde o kvalitního jedince, pokud dokázal přežít i s tímto handicapem. Samice zažívá trade-off, protože se musí rozhodovat, jaké množství pigmentu si může dovolit investovat do vajec, aby to neohrozilo její imunitní systém a tím zdravotní stav. Pouze hodně kvalitní samice může investovat mnoho barviva do svých vajec. Sytě modrá vejce by tedy měla dávat samci najevo, že se jedná o geneticky či fenotypově kvalitní samici a že tedy stojí za to investovat do péče o mláďata. Ačkoli zní tato teorie logicky, stejně tak by mohlo platit, že pro samici je výhodnější skrývat svoji kvalitu, aby přinutila samce starat se o mláďata. U kvalitní samice je totiž pravděpodobné, že zvládne péči o ně sama a samec tedy nemá důvod se na ní podílet (Kilner, 2006).

Nicméně mnohé výzkumy potvrzují, že barva skořápky souvisí s obsahem antioxidantů v těle samice i mláďat. Intenzita modrozelené barvy skořápky u lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) je úměrná množství protilátek v těle samice. Mláďata kvalitnějších samic mají také více protilátek, jsou tedy také kvalitnější a přežijí s větší pravděpodobností než mláďata méně kvalitních samic (Morales & Moreno, 2006). Hypotézu potvrzuje i to, že kvalitnější samice různých druhů ptáků kladou tmavší vejce než samice méně kvalitní (Morales & Moreno, 2006; Moreno et al., 2006a; Siefferman et al., 2006; Krist & Grim, 2007; Soler et al., 2008). Sytější vejce kladou také samice starší (Siefferman et al., 2006; Krist & Grim, 2007), i když Moreno et al. (2005) dospěl k opačnému závěru. Bylo také zjištěno, že barevnost vajec klesá lineárně s pořadím vajec ve snůšce (Krist & Grim, 2007). To může signalizovat nedostatek pigmentu v pozdějším období kladení. Také je možné, že samice použije více pigmentu pro zesílení skořápky na začátku kladení, kdy může být riziko

zničení vajec predátory větší (Krist & Grim, 2007), protože samice je většinu času mimo hnízdo.

Co se týče vlivu barvy vajec na množství péče samců věnované potomkům, plně byla tato souvislost dokázána u špačka černého. U tohoto druhu se samci (i samice) starali o mláďata častěji, pokud pocházela z tmavších vajec (Soler et al., 2008). Ke stejnému závěru dospěli i Moreno et al. (2004) u lejska černohlavého. Naopak při jiných studiích samci na barvu vajec zvýšenou péčí nereagovali (Krist & Grim, 2007; López-Rull et al., 2007). Krist & Grim (2007) vysvětlují tyto odlišné výsledky tím, že Moreno et al. (2004) hodnotili barvu vajec pouze ve spektru viditelném pro lidi, kdežto v obou studiích s negativními výsledky byla barva měřena i ve spektru odpovídající UV. Také při studii Soler et al. (2008), při níž byl výsledek pozitivní, byla měřena ve spektru odpovídající UV jen některá použitá vejce. Vypadá to tedy, že rozdíl v použití spektrofotometru může být skutečně důvodem odlišných výsledků.

Během dalšího experimentu byly vyměněny snůšky stejného druhu lejska mezi několika hnízdy, aby bylo narušeno spojení mezi barvou vajec a kvalitou samic a aby bylo zjištěno, zda je péče o potomky u samce skutečně úměrná barevnosti vajec. Výsledkem bylo, že samci věnovali větší péči potomkům, kteří se vylíhli z vajec s větší vnitrosněškovou variabilitou v barvě (Moreno et al., 2006b). Autoři zjistili, že důležitá nebyla průměrná barva, ale barva nejsytějších vajec snůšky. Péče samců také byla spojena s vyšší fitness samice, protože první týden po vylíhnutí se samci starali více než samice a mortalita mláďat byla nižší. Přesto je možné, že samci reagovali na jiný signál než je barva vajec (Moreno et al., 2006b). Jiný experiment dospěl k závěru, že kvalitnější samice kladou vejce, které jsou tmavší ve spektru barvy UV a červené barvy a světlejší v barvě zelené (López-Rull et al., 2007) a samci se starají o mláďata tím více, čím více mají vejce tento vzhled. Také u jiných čeledí ptáků jsou výsledky poměrně nejednoznačné. Drozdcovití (čeleď Mimidae), kteří pečují dlouhou dobu o svá mláďata a mají tedy velký zájem na tom, aby se na péči podíleli oba rodiče, kladou spíše vejce modrá (Soler et al., 2005). Navíc u polygynních druhů této čeledi, u nichž je samice nucena bojovat o péči samce s ostatními samicemi, se objevují sytější modrá vejce než u monogamních druhů (Soler et al., 2005). Nicméně tento vztah je relativně slabý a není dostatečným potvrzením hypotézy (Kilner, 2006). Naopak u druhů hnízdících na pobřeží (řád Charadriiformes), u nichž je velká diverzita v typech rodičovské péče a u nichž bychom očekávali, že polygamní druhy budou klást modrá vejce více než druhy monogamní (Moreno & Osorno, 2003), se toto neděje. Ani u jediného ze 14 druhů, které kladou modrá vejce, se

nevyskytuje výhradně polygamie. Dvanáct těchto druhů je výhradně monogamních, u zbylých dvou funguje variabilní systém párování (viz. tabulka č.1. Kilner, 2006).

Zdá se, že modrá barva se u vajec nevyvinula výhradně kvůli poskytování informace o kvalitě samice, nicméně je možné, že se tato funkce u některých druhů objevila následně (Kilner, 2006). Jelikož jde o hypotézu starou jen několik let, studií, které by jí testovaly, zatím neproběhlo mnoho. Navíc jejich výsledky jsou poměrně nejednoznačné a je nutné provést další testování hypotézy, hlavně souvislost mezi barvou vajec a péčí samce.

Barva vajec může být ovlivněna také množstvím karotenoidů ve žloutku. Karotenoidy jsou podstatnou součástí žloutku (Blount et al. 2000) a ptáci je musí získávat v potravě (Palmer, 1915 ex Hudon, 1994). Karotenoidy slouží jako antioxidanty pro embryo a později pro mládě (McGraw & Ardia 2003). Prostřednictvím barvy vajec mohou dávat samice najevo množství karotenoidů ve žloutku a tím pádem kvalitu mlád'at (Moreno et al., 2004). Studie Cassey et al. (2008) však nepotvrdila souvislost mezi obsahem karotenoidů a barvou vajec, ani vyšší péčí samce o potomky. Autoři navrhují, že vyšší obsah karotenoidů může být použit přímo mládětem a není nutné dávat jejich prostřednictvím samci najevo jeho kvalitu.

4. Závěr

Zjistila jsem, že barva vajec u ptáků je ovlivněna mnoha faktory. Někdy musí ptáci řešit trade-off, kdy je potřeba barvu přizpůsobit několika faktorům, které působí zároveň a mohou jít proti sobě. Původní bílé vejce si zachovaly druhy hnízdící na místech, kde jsou mimo nebezpečí útoku predátorů. Hnědá a skvrnitá vejce můžeme nejčastěji nalézt u druhů, které hnízdí na místech dobře viditelných, na kterých potřebují ochranné zbarvení. Také modré zbarvení vajec může mít na některých stanovištích ochrannou funkci. Jak moc ovlivnili hnízdní parazité evoluci barvy vajec hostitelů, stále není příliš jasné. Je pravděpodobné, že ptáci začali některé typy zbarvení používat k dalším funkcím, jako je informování o kvalitě samice, odrážení přebytečného tepla nebo kompenzace zeslabené skořápky.

Téma barev vajec je zkoumáno poměrně dlouho a přesto není u mnoha faktorů stále jasné, jak důležitou roli mají. Vývoj směřuje od hodnocení barev lidmi k používání počítačových programů, fotoaparátů a spektrofotometrů. Tyto přístroje dokáží hodnotit barvy objektivněji než lidské oko a zajišťují tak spolehlivější výsledky.

II. Praktická část – variabilita v barvě vajec poláka velkého (*Aythya ferina*)

1. Úvod

Kachnovití (Anatidae) mají bílá nebo krémová neskvrněná vejce (Walters, 2007). U mnoha druhů této čeledi, včetně námi sledovaného poláka velkého, probíhá vnitrodruhový hnízdní parazitizmus (Rohwer & Freeman 1992). Jedním z důvodů může být skutečnost, že jde o nekrmivé druhy ptáků, a náklady hostitele proto nejsou tolik vysoké (Sorenson, 1992). Barva a skvrnitost vajec je používána ptáky pro rozpoznání parazitických vajec, které pak mohou vyhodit z hnízda nebo hnízdo opustit (Moskát & Hauber, 2007). Barva vajec sloužila a dodnes slouží k určování vnitrodruhového hnízdního parazitizmu u ptáků včetně kachen (Calvo et al., 2000). Poláci velcí (*Aythya ferina*) mají neskvrněná vejce, přesto je možné i pouhým okem rozeznat mezihnízní i vnitrohnízní rozdíly v barvě či odstínu vajec. Tato variabilita může odrážet variabilitu v depozici pigmentu v rámci jedince, ale může také vypovídat o míře vnitrodruhového hnízdního parazitizmu. Barva se dá určovat lidským okem, ovšem tento přístup nemusí být vždy spolehlivý. U mnoha druhů ptáků se vyskytuje významná vnitrosnůšková variabilita v barvě vejce, a tak i vejce odlišně zbarvená od ostatních vajec snůšky nemusí být vejci parazitů. K určování parazitických vajec pomocí barvy se v dnešní době dají použít také fotoaparáty v kombinaci s počítačovými programy či spektrofotometry, které dokáží barvy měřit objektivněji, protože mají větší rozlišovací schopnost než lidské oko (Villafuerte & Negro, 1998). Nicméně molekulární metody určování parazitizmu, jako je analýza DNA nebo isoelektrická fokusace proteinů, jsou samozřejmě spolehlivější. Příkladem může být například studie Gronstol et al. (2006), při níž byl pomocí proteinového fingerprintingu zjišťován výskyt parazitických vajec v hnízdech čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Ačkoli jedno z hnízd obsahovalo jedno vejce výrazně bledší než byla ostatní vejce, všechna vejce snůšky byla geneticky příbuzná s rodiči, kteří se o vejce starali. Přesto může mít vizuální posuzování barev své výhody. Molekulární analýzy musí probíhat v laboratoři a jsou časově i finančně náročnější než vizuální hodnocení, které může proběhnout přímo v terénu a je levnější a jednodušší.

Cílem mojí práce je popsat variabilitu v barvě vajec v rámci jedné populace poláka velkého a otestovat mezisezónní a mezihnízní rozdíly. Práce by měla přispět k poznání spolehlivosti vizuální metody k určování hnízdního parazitizmu u studovaného druhu. Získané údaje budou porovnány s informací o velikosti vajec. Bude otestováno, zda variabilita v barvě vajec souvisí s variabilitou ve velikosti a s počtem vajec ve snůšce. Vejce, která naklade parazitická

kachna, mohou mít inkubační zpoždění (způsobené tím, že jsou nakladena až po začátku inkubace hostitelské samice). Bude proto také otestováno, zda jsou tato zpožděná vejce barvou a velikostí odlišná od zbytku snůšky.

2. Metodika

2.1. Sběr dat

V sezónách 2004-2006 byly na Třeboňsku a Soběslavsku získány informace o velikosti, barvě a inkubačním zpoždění vajec poláka velkého (data Hořák et al.). Vejce byla fotografována přístrojem Canon EOS 100 ve stínu při standardním osvětlení, bez použití blesku a na standardní šedé podložce společně s barevným standardem (barevná šachovnice). Dále byla změřena délka a šířka vajec pomocí posuvného měřidla s přesností na 0,1 mm. Hmotnost vajec před započítáním inkubace byla odhadnuta pomocí vzorce:

$$\text{hmotnost} = \text{délka} * \text{šířka}^2 * 0,55 \text{ (Rohwer, 1988)}$$

Inkubační stadium vajec bylo odhadnuto pomocí candleru (Weller, 1956) s přesností na jeden den. Za inkubační zpoždění byl považován rozdíl (ve dnech) mezi nasezelostí daného vejce s hodnotou nasezelosti většiny vajec ve snůšce. Vejce s rozdílem větším než 4 dny byla považována za snesená po započítání inkubace. Taková vejce mají malou pravděpodobnost vylíhnutí a s velkou pravděpodobností jde o vejce parazitická (Hořák & Klvaňa, nepublikováno). Fotografie byly převedeny do digitální podoby (rozlišení 300 dpi), viz Obr. 1.

2.2. Analýza vajec

Vejce byly analyzovány v programu Adobe Photoshop 5.5. U každého hnízda byla změřena barevnost (tzn. tři základní složky barvy - R – červená složka, G – zelená složka, B – modrá složka) na standardní ploše každého vejce – na vejci bylo vybráno místo, které nejlépe odpovídalo převažující barvě vejce. Pomocí funkce „magic tool“ byl vybrán jeden pixel v dané ploše a pixely v nejbližším okolí, které se lišily o méně než 30 jednotek od prvního vybraného pixelu. Za výslednou barvu vejce byl považován průměr hodnot RGB všech vybraných pixelů. Obdobným způsobem byla stanovena barevnost standardní šachovnice. Průměrné hodnoty RGB pixelů byly počítány jiným PC programem, vytvořeným speciálně k tomuto účelu. Program byl napsán v jazyku PHP, ve Windows XP. Dále byla spočtena svítivost (luminosita), pomocí vzorce $Luma (Y') = 0.299 R' + 0.587 G' + 0.114 B'$. Barevnost vajec byla standardizována mezi hnízdy tak, že barevnost červeného pole v šachovnici u prvního hnízda byla považována za standardní a barevnost ostatních hnízd byla

upravena podle lineární funkce. Další standardizace bylo dosaženo podílem každé složky barvy (RGB) a její luminosity (Villafuerte & Negro, 1998).

V rámci každého hnízda byla pro každé vejce stanovena odchylka od průměru. Její absolutní hodnota pak byla použita jako míra odlišnosti vejce v rámci hnízda. K vyhodnocení dat byl použit program Statistica 6.0, statistický test Anova. Průměrné hodnoty jsou uvedeny jako průměr ± SE.



Obr. 1. Příklad fotografie snůšky poláka velkého (*Aythya ferina*), na které byly měřeny hodnoty barev vajec.

3. Výsledky

Celkem byly získány informace o vejcích ze 74 hnízd poláka velkého. Průměrná velikost kompletní snůšky byla 10.4 ± 0.381 . Celkem bylo změřeno 772 vajec. Průměrná hodnota složky R byla 164.481 ± 0.982 , složky G 117.905 ± 1.443 , složky B 59.993 ± 1.443 a složky L (luminosita) 125.230 ± 1.239 . Průměrný podíl složek R/L byl 1.379 ± 0.010 , G/L 0.920 ± 0.004 , B/L 0.416 ± 0.011 . Průměrně měla vejce délku 59.445 ± 1.655 mm, šířku 44.867 ± 0.159 mm a hmotnost 63.794 ± 0.165 g. Byly testovány mezihnízdni a mezisezónní rozdíly v charakteristikách barvy a velikosti vajec. Výsledky naznačují významné statistické rozdíly ve všech charakteristikách vajec (tabulka 1). Významným faktorem při určování parazitických vajec může být také rozdíl ve stadiu inkubace mezi konkrétním vejcem a zbytkem snůšky. Z toho důvodu bylo testováno, zda se vejce s inkubačním zpožděním větším než 4 dny (viz Metodika), významně liší ve hmotnosti či zbarvení od zbytku snůšky. Statistické testy (Anova) prokázaly, že hmotnost a G komponenta barvy se významně lišily u vajec v ranějším stadiu inkubace (viz tabulka 2).

Tabulka 1. Mezihnízdní a mezisezónní rozdíly v dílčích složkách barvy (R, G, B) a velikostních charakteristikách vajec poláka velkého (*Aythya ferina*). Tabulka uvádí počet stupňů volnosti (Df), hodnotu statistiky testu (F) a hladinu statistické průkaznosti (p) pro jednotlivé testy. ANOVA.

Charakteristika vejce		Df	F	p
R	Rok:	2,698	143.89	< 0.001
	Hnízdo:	71, 698	188.05	< 0.001
G	Rok:	2,698	734.13	< 0.001
	Hnízdo:	71, 698	190.25	< 0.001
B	Rok:	2,698	2.146	= 0.118
	Hnízdo:	71, 698	18.334	< 0.001
Délka	Rok:	2,698	185.31	< 0.001
	Hnízdo:	71, 698	188.05	< 0.001
Šířka	Rok:	2,698	91.50	< 0.001
	Hnízdo:	71, 698	141.31	< 0.001
Hmotnost	Rok:	2,698	10.509	< 0.001
	Hnízdo:	71, 698	6.330	< 0.001

Tabulka 2. Rozdíly v dílčích složkách barvy (R, G, B) – absolutní hodnota odchylky od průměru v rámci snůšek – a hmotnosti vejce v souvislosti s inkubačním zpožděním (vejce s inkubačním zpožděním 4 dny a větším vs. zbytek snůšky). Tabulka uvádí počet stupňů volnosti (Df), hodnotu statistiky testu (F) a hladinu statistické průkaznosti (p) pro jednotlivé testy. ANOVA.

Testovaný vztah	Df	F	p
R~Inkubace	1,770	2.849	= 0.092
G~Inkubace	1,770	5.291	< 0.05
B~Inkubace	1,770	0.244	= 0.621
Hmotnost~Inkubace	1,770	17.08	< 0.001

4. Diskuze a závěr

Složky barvy R a G a ostatní vlastnosti vajec jako šířka, délka a hmotnost se mezi lety liší, složka barvy B nikoli. Je snadno pochopitelné, proč se barva i další parametry vajec mezi lety liší. Pravděpodobně šlo v jednotlivých letech o jiné samice, jejichž vejce se mezi sebou lišily. A i v případě, že by šlo o stejné samice, každá samice může mít v každém roce jinak sytá vejce, protože každý rok má jiné množství zdrojů, které do svých vajec investuje. Otázkou spíš je, proč rozdíl ve složce B mezi jednotlivými lety není signifikantní. Pravděpodobně se jedná o složku barvy, která se mezi vejci tohoto druhu příliš neliší. Ukázalo se, že vejce snesená do hnízda minimálně 4 dny po začátku inkubace (kvůli synchronnímu líhnutí vajec u poláka velkého nemají velkou pravděpodobnost vylíhnutí) se ve srovnání s vejci bez inkubačního zpoždění více liší v zelené složce barvy (G) a v hmotnosti od průměru v hnízdě. Vejce s takovým inkubačním zpožděním jsou pravděpodobně snesena parazitem (hostitelská samice již započala inkubaci, a mají tak nízkou pravděpodobnost vylíhnutí). Výsledky proto naznačují, možnou odlišnost parazitických vajec v hmotnosti a G komponentě barvy ve studovaném parazitickém systému. Ačkoli vnímá barev se u lidí a ptáků liší, v této studii tato skutečnost nevadila, protože šlo o metodiku určování hnízdního parazitizmu lidským pohledem. Jakým způsobem vnímají barvu ptáci, výsledek nijak neovlivnilo.

Metoda měření barev vajec počítačovými programy společně s následným použitím statistických metod je pravděpodobně spolehlivější než určování parazitických vajec pouhým okem a může tak lépe sloužit ke stanovení míry hnízdního parazitizmu u ptáků. Vhodnost toho přístupu k determinaci parazitických vajec však bude známa až po konfrontaci výsledků této práce s výsledky molekulárních analýz (isoelektrická fokusace proteinů).

Použitá literatura

- Avilés, J. M. & Møller, A. P. (2003). Meadow pipit (*Anthus pratensis*) egg appearance in cuckoo (*Cuculus canorus*) sympatric and allopatric populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **79**, 543-549.
- Avilés, J. M., Soler, J. J. & Pérez-Contreras, T. (2006). Dark nest and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proc. R. Soc. B* **273**, 2821-2829.
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Soler, M. & Møller, A. P. (2004). Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Animal Behaviour* **67**, 951-958.
- Avilés, J. M., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E. & Møller, A. P. (2007). Environmental conditions influence egg color of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* and their parasite, the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Behav Ecol Sociobiol.* **61**, 475-485.
- Bakken, G. S., Vanderbilt, V. C., Buttemer, W. A. & Dawson, W. R. (1978). Avian eggs: thermoregulatory value of very high near-infrared reflectance. *Science* **200**, 321-323.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Norris, K., J. (1994). Sexual Selection and the Mismeasure of Color. *The American Naturalist* **144**, 848-860.
- Bertram, B. C. R. & Burger, A. E. (1981). Are ostrich *Struthio camelus* eggs the wrong colour? *Ibis* **123**, 207-210.
- Birkhead, T. (1978). Behavioural adaptations to high density nesting in the common guillernot, *Uria aalge*. *Animal Behaviour* **26**, 321-331.
- Blount, J. D., Houston, D. C. & Moller, A. P. (2000). Why egg yolk is yellow. *Trends Ecol. Evol.* **15**, 47-49.
- Brooke, M. de L. & Davies, N. B. (1988). Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* **335**, 630-632.
- Burhans, D. E. & Freeman, P. C. (1997). Partial Rejection of Immaculate Foreign Eggs by Yellow-breasted Chats. *The Auk* **114**, 503-506.
- Butcher, G. D. & Miles, R. D. (2003). Factors Causing Poor Pigmentation of Brown-Shelled Eggs. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida.
- Calvo, J. M., Pascual, J. A., Deceuninck, B. & Peris, S. J. (2000). Intraspecific nest parasitism in the Spotless Starling *Sturnus unicolor*. *British Trust for ornithology, Bird Study* **47**, 285-294.
- Cassey, P., Ewen, J. G., Blackburn, T. M., Hauber, M. E., Vorobyev, M. & Marshall, N. J. (2008). Eggshell colour does not predict measures of maternal investment in eggs of *Turdus* thrushes. *Naturwissenschaften*.
- Castilla, A. M., Dhondt, A. A., Díaz-Uriarte, R. & Westmoreland, D. (2007). Predation in ground nesting birds: an experimental study using natural egg-color variation. *Avian Conservation and Ecology – Écologie et conservation des oiseaux* **2**, 2.
- Castilla, A. M., Herrel, A., Díaz, G. & Francesch, A. (2006). Importancia de la cáscara del huevo en perdiz roja (*Alectoris rufa*) y codorniz (*Coturnix japonica*). *Jara y Sedal* **54**, 78-82.
- Collias, E. C. (1993). Inheritance of egg-color polymorphism in the village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Auk* **110**, 683-692.
- Cott, H. B. (1948). Edibility of the eggs of birds. *Nature* **161**, 8-11.
- Cott, H. B. (1952). The palatability of the eggs of birds. *Proceedings of the Zoological Society of London* **122**, 1-54.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. & Hunt, S. (2000). Ultraviolet vision in birds. *Adv. Study Behav.* **29**, 159-214.

- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. (1989a). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* **58**, 207-224.
- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. (1989b). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* **58**, 225-236.
- Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. In *Neotropical ornithology* (E. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgley & E. G. Buckley, Eds.). *Ornithological Monographs* **36**, 829-844.
- Gaston, A. J., De Forest, L. N. & Noble, D. G. (1993). Egg recognition and egg-stealing in Thick-billed Murres *Uria lomvia*. *Anim. Behav.* **45**, 301-306.
- Gibbs, H. L., Dawson, R. J. G., Hobson, K.A. (2000). Limited differentiation in microsatellite DNA variation among northern populations of the yellow warbler: evidence for male-biased gene flow?. *Molecular ecology* **9**, 2137-2147.
- Gosler, A. G., Higham, J. P. & Reynolds, S. J. (2005). Why are bird's eggs speckled? *Ecology Letters* **8**, 1105-1113.
- Götmark, F. (1992). Blue eggs do not reduce nest predation in the song thrush, *Turdus philomelos*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **30**, 245-252.
- Götmark, F. (1993). Conspicuous nests may select for non-cryptic eggs: a comparative analysis of avian families. *Ornis Fennica* **70**, 102-105.
- Grim, T. (2005). Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* **84**, 69-78.
- Grim, T. & Remeš, V. (2006). Opeřený průšvih. *Vesmír* **85**, 462.
- Harrison, C. J. O. (1968). Egg mimicry in British cuckoos. *Bird Study* **15**, 22-28.
- Hauber, M.E, Yeh, P.J., Roberts, J.O.L. (2004). Patterns and coevolutionary consequences of repeated brood parasitism. *Proc. R. Soc. B.* **271**, S317-S320.
- Hauber, M. E. & Sherman, P. W. (2001). Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends Neurisci* **24**, 609-616.
- Hockey, P. A. R. (1982) Adaptiveness of nest-site selection and egg coloration in the African Black Oystercatcher *Haematopus moquini*. *Behav. ecol. Sociobiol.* **11**, 117-123.
- Honza, M., Grim, T., Čapek, M., Moksnes, A. & Røskaft, E. (2004). Nest defence, enemy recognition and nest inspection behaviour of experimentally parasitized reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study* **51**, 256-263.
- Honza, M., Polačiková, L. & Procházka, P. (2007). Ultraviolet and green parts of the colour spectrum affect egg rejection in the song thrush (*Turdus philomelos*). *The Linnean Society of London, Biological Journal of the Linnean Society* **92**, 269-276.
- Honza, M., Taborsky, B., Taborsky, M., Teuschl, Y., Vogl, W., Moksnes, A. & Røskaft, E. (2002). Behaviour of female common cuckoos *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Anim. Behav.* **64**, 861-868.
- Hudon, J. (1994). Biotechnological applications of research on animal pigmentation. *Biotech. Adv.* **12**, 49-69.
- Cherry, M. I. & Bennet, A. T. D. (2001). Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London* **B 268**, 556-571.
- Cherry, M. I., Bennett, A. T. D. & Moskát, C. (2007a). Do cuckoos choose nests of great reed warblers on the basis of host egg appearance? *Journal of Evolutionary Biology* **20**, 1218-1222.

- Cherry, M. I., Bennett, A. T. D. & Moskát, C. (2007b). Host intra-clutch variation, cuckoo egg matching and egg rejection by great reed warblers. *Naturwissenschaften* **94**, 441-447.
- Jagannath, A., Shore, R. F., Walker, L. A., Ferns, P. N. & Gosler, A. G. (2008). Eggshell pigmentation indicates pesticide contamination. *Journal of Applied Ecology* **45**, 133-140.
- Janzen, D. H. (1978). Predation intensity on eggs on the ground in two Costa Rican forests. *Am. Midl. Nat.* **100**, 467-470.
- Jobin, B. & Picman, J. (1997). The effect of egg coloration on predation of artificial ground nests. *Can. Field. Nat.* **111**, 467-470.
- Jones, J., Doran, P. J. & Holmes, R. T. (2003) Climate and food synchronize regional forest bird abundances. *Ecology* **84**, 3024–3032.
- Karcza, Z., Moskát, C., Cherry, M. I. & Kisbenedek, T. (2003). Experimental manipulation of intraclutch variation in the great reed warbler shows no effect on rejection of parasitic eggs. *Ethology* **109**, 15-22.
- Kelly, J. P. (1993). The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* **95**, 83-93.
- Kennedy, G. Y. & Vevers, H. G. (1976). A survey of eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology* **55B**, 117-123.
- Kilner, R. M. (2006). The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews* **81**, 383-406.
- Krist, M. & Grim, T. (2007). Are blue eggs a sexually selected signal of female collared flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 863—876.
- Lack, D. (1958). The significance of the colour of turdine eggs. *Ibis* **100**, 145-166.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Lahti, D. C. (2006). Persistence of egg recognition in the absence of cuckoo brood parasitism: pattern and mechanism. *Evolution* **60**, 157-168.
- Lahti, D. C. & Lahti, A. R. (2001). How precise is egg discrimination in weaverbirds? *Animal Behaviour* **63**, 1135-1142.
- Lahti, D. C. (2005). Evolution of bird eggs in the absence of cuckoo parasitism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* **102**, 18057-18062.
- Lloyd, P., Plaganyi, E., Lepage, D., Little, R. M. & Crowe, T. M. (2000). Nest-site selection, egg pigmentation and clutch predation in the ground-nesting namaqua sandgrouse *Pterocles namaqua*. *Ibis* **142**, 123-131.
- López-Rull, I., Celis, P. & Gil, D. (2007). Egg Egg Colour Covaries with Female Expression of a Male Ornament in the Spotless Starling (*Sturnus unicolor*). *Ethology* **113**, 926–933.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. 1995. Constrains on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* **49**, 1185-1209.
- Lováski, P. & Moskát, C. (2004). Break-down of arms race between the red-backed shrike (*Lanius collurio*) and common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behaviour* **141**, 245-262.
- Lowther, P. E. (1988). Spotting pattern of the last laid egg of the house sparrow. *Journal of Field Ornithology* **59**, 51-54.
- Lyon, B. E. & Eadie, J. McA. (2004). An obligate brood parasite trapped in the intraspecific arms race of its hosts. *Nature* **432**, 390-393.
- Marchetti, K. (2000). Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Animal Behaviour* **59**, 877-883.
- Martin, T. E. (1992). Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* **9**, 163-197.

- Mason, P. & Rothstein, S. I. (1987). Crypsis versus mimicry and the color of shiny cowbird eggs. *American Naturalist* **130**, 161-167.
- McGraw, K. J. (2005). The antioxidant function of many animal pigments: are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Animal behaviour* **69**, 757–764.
- McGraw, K. J. & Ardia, D. R. (2003). Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *Am Nat* **162**, 704–712.
- Mermoz, M. E. & Rebores, J. C. (1994). New Host for a Specialized Brood Parasite, the Screaming Cowbird. *The Condor* **98**, 630-632.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Braa, A. T., Korsnes, L., Lampe, H. M. & Pedersen, H. C., (1990). Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* **116**, 64-89.
- Moksnes, A. (1992). Egg recognition in chaffinches and bramblings. *Animal Behav.* **44**, 993-995.
- Moksnes, A., Røskaft, E. & Solli, M. M. (1994). Documenting puncture ejection of parasitic eggs by chaffinches *Fringilla coelebs* and blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Fauna Norv Ser C Cinclus* **17**, 115-118.
- Moksnes, A. (1992). Egg recognition in chaffinches and bramblings. *Animal Behaviour* **44**, 993-995.
- Montevecchi, W. A. (1976). Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour* **58**, 26-39.
- Morales, J., Sanz, J. J. & Moreno, J. (2006). Egg colour reflects the amount of yolk maternal antibodies and fledging success in a songbird. *Biol. Lett.* **2**, 334—336.
- Moreno, J. & Osorno, J. L. (2003). Avian Egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecol. Lett.* **6**, 803—806.
- Moreno, J., Lobato, E., Morales, J., Merino, S., Tomas, G., Martinez de La Puente, J., Sanz, J. J., Mateo, R. & Soler, J. J. (2006a). Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behav. Ecol.* **17**, 651—655.
- Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Merino, S., Tomas, G. & Martinez de la Puente, J. (2005). Evidence for the signaling function of egg color in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol.* **16**, 931—937.
- Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Merino, S., Tomas, G. & Martinez de La Puente, J., (2006b). More colourful eggs induce a higher relative parental investment in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: a cross-fostering experiment. *Journal of Avian Biology* **37**, 555-560.
- Moreno, J., Osorno, J. L., Morales, J., Merino, S. & Tomas, G. (2004). Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* **34**, 300-304.
- Moskát, C. & Fuisz, T. I. (1999). Reactions of red-backed shrikes *Lanius collurio* to artificial cuckoo *Cuculus canorus* eggs. *Journal of Avian Biology* **30**, 175-181.
- Moskát, C. & Hauber, M. E. (2007). Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. *Animal Cognition* **10**, 377-386.
- Moskát, C. & Honza, M. (2002). European Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. *Ibis* **144**, 614-622.
- Moskát, C., Szanpéteri, J. & Barta, Z. (2002). Adaptions by great reed warblers to brood parasitism: a comparison of populations in sympatry and allopatry with the common cuckoo. *Behaviour* **139**, 1313-1329.
- Moskát, C., Székely, T., Cuthill, I. C. & Kisbenedek, T. (2008). Host's responses to Parasitic Eggs: Which Cues Elicit Hosts' Egg Discrimination? *Ethology* **114**, 186-194.
- Newton, A. (1893). *A Dictionary of Birds*. Adam and Charles Black, London.

- Nice, M. M. (1937). Studies in the life history of the song sparrow. Transactions of the Linnaean Society of New York **4**, 1-246.
- Qien, I. J., Moksnes, A. & Røskoft, E. (1995). Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the Cuckoo, *Cuculus canorus*. Behavioral Ecology **6**, 166-174.
- Palmer, L. S. (1915). Xanthophyll, the principal natural yellow pigment of the egg yolk, body fat, and blood serum of the hen. The physiological relation of the pigment to the xanthophyll of plants, J. Biol. Chem., **23**, 261-279.
- Partridge, J. C. (1989). The visual ecology of avian cone oil droplets. Journal of comparative physiology a-sensory neural and behavioral physiology **165**, 415-426.
- Payne, R. B. (1967). Interspecific communication signals in parasitic birds. American Naturalist **101**, 363-375.
- Payne, R. B. (1977). The ecology of brood parasitism in birds. Annual Review of Ecology and Systematics **8**, 1-28.
- Peer, B. D. & Sealy, S. G. (2004). Correlates of egg rejection in hosts of the brown-headed cowbird. The Condor **106**, 580-599.
- Preston, F. W. 1957. Pigmentation of eggs: variation in the clutch sequence. Auk **74**, 28-41.
- Procházka, P. & Honza, M. (2003). Do Common Whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? Journal für Ornithologie **144**, 354-363.
- Ricklefs, R.E. (1969). An analysis of nestling mortality in birds. Smithsonian Contrib. Zool. **9**, 1-48.
- Rohwer, F. C. (1988). Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. Auk **105**, 161-176.
- Rohwer, F. C. & Freeman, S. 1992. Why conspecific nest parasitism is more frequent in waterfowl than other birds: a reply to M. D. Sorenson. Canadian Journal of Zoology, **70**, 1859-1860.
- Rothstein, S. I. (1974). Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. Auk **91**, 796-807.
- Rothstein, S. I. (1975). An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. Condor **77**, 250-271.
- Ruxton, G. D., Broom, M. & Colegrave, N. (2001). Are unusually colored eggs a signal to potential conspecific brood parasites? American Naturalist **157**, 451-458.
- Shugart, G. W. (1987). Individual clutch recognition by Caspian terns, *Sterna-Caspia*. Animal Behaviour **35**, 1563-1565.
- Siefferman, L., Navara, K. J. & Hill, G. E. (2006). Egg coloration is associated with female condition in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). Behav. Ecol. Sociobiol. **59**, 651-656.
- Soh, T., Fujihara, N. & Koga, O. (1993). Observations of pigment accumulation in the epithelium of the shell gland and superficial pigmentation on the egg-shell in Japanese-quail. Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University **38**, 73-80.
- Soh, T. & Koga, O. (1997). The effect of progesterone and estradiol-17 beta on the pigment accumulation of the shell gland in Japanese quail pretreated with aminoglutethimide. Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University **42**, 147-50.
- Soler, J. J. & Møller, A. P. (1996). A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs in European passerines in relation to brood parasitism. Behaviour Ecology **7**, 89-94.
- Soler, J. J., Moreno, J., Avilés, J. M. & Møller, A. P. (2005). Blue and green egg-color intensity is associated with parental effort and mating system in passerines: support for the sexual selection hypothesis. Evolution **59**, 636-644.
- Soler, J. J., Navarro, C., Pérez Contreras, T., Avilés, J. M. & Cuervo, J. J. (2008). Sexually Selected Egg Coloration in Spotless Starlings. The American Naturalist **171**, 183-194.

- Soler, J. J., Soler, M. & Møller, A. P. (2000). Host recognition of parasite eggs and the physical appearance of host eggs: the magpie and its brood parasite the great spotted cuckoo. *Etologia* **8**, 9-16.
- Sorenson, M. D. 1992. Comment: why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds? *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1856–1858.
- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfson, G. & Honza, M. (1999). Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*). *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* **266**, 1483-1488.
- Stokke, B. G., Rudolfson, G., Moksnes, A. & Røskaft, E. (2004). Rejection of conspecific eggs in chaffinches: the effect of age and clutch characteristics. *Ethology* **110**, 459-470.
- Sugiyama, T. & S. Kusuhabara (2001). Avian calcium metabolism and bone function. *Asian–Australas. J. Anim. Sci.* **14**, 82–90.
- Takasu, F. (2003). Co-evolutionary dynamics of egg appearance in avian brood parasitism. *Evolutionary Ecology Research* **5**, 345-362.
- Tarboton, W. (2001). *A Guide to the Nests and Eggs of Southern African birds*. Struik Publishers Ltd., Cape Town.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., Feekes, F., Houghton, J. C. W., Kruuk, H. & Szule, E. (1962). Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.: a behaviour component of camouflage. *Behaviour* **19**, 74-117.
- Verbeek, N. A. M. (1990). Differential predation on eggs in clutches of northwestern crows: the importance of egg color. *The Condor* **92**, 695-701.
- Victoria, J. K. (1972). Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African Village Weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis* **114**, 367-376.
- Villafuerte, R. & Negro, J. J. (1998). Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecology Letters* **1**, 151-154.
- Wallace, A. R. (1889). *Darwinism: An exposition of the theory of natural selection with some its applications*. Macmillan, London.
- Walters, M. (2007). *Ptačí vejce*. Knižní klub, Praha.
- Weidinger, K. (2001). Does egg colour affect predation rate on open passerine nests? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 456-464.
- Welbergen, J., Komdeur, J., Kats, R. & Berg, M. (2001). Egg discrimination in the Australian reed warbler (*Acrocephalus australis*): rejection response toward model and conspecific eggs depending on timing and mode of artificial parasitism. *Behavioral Ecology* **1**, 8-15.
- Weller, M. W. (1956). A simple field candler waterfowl eggs. *J. Wildl. Manage.* **20**, 111-113.
- Westmoreland, D. & Best, L. B. (1986). Incubation continuity and the advantage of cryptic egg coloration to mourning doves. *Wilson Bull* **98**, 297-300.
- Westmoreland, D. & Kiltie, R. A. (2007). Egg coloration and selection for crypsis in open-nesting blackbirds. *J. Avian Biol.* **38**, 682-689.
- Westmoreland, D., Matthew Schmitz, M. & Kevin E. Burns, K. E. (2007). Egg color as an adaptation for thermoregulation. *J. Field Ornithol.* **78**, 176–183.
- Wilson, G. R., Brittingham, M. C. & Goodrich, L. J. (1998). How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* **100**, 357-364.
- Winfree, R. (1999). Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. *Tree* **14**, 338-343.
- Wright, A. A. (1972). The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *Journal of the Experimental Analysis of Behaviour* **17**, 325-337.

- Yahner, R. H. & Mahan, C. G. (1996). Effects of egg type on depredation of artificial ground nests. *Wilson Bull.* **108**, 129-136.
- Yom-Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* **55**, 93-110.
- Yom-Tov, Y. (2001). An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* **143**, 133-143.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205-214.
- Zhao, R., Xu, G.-Y., Liu, Z.-Z., Li, J.-Y. & Yang, N. (2006). A Study on Eggshell Pigmentation: Biliverdin in Blue-Shelled Chickens. *Poultry Science* **85**, 546–549.