

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE A ORNITOLOGICKÁ LABORATOŘ



GEOGRAFICKÁ A TAXONOMICKÁ VARIABILITA
V POHLAVNÍM DICHROMATISMU U PTÁKŮ

DIPLOMOVÁ PRÁCE

BC. KATEŘINA HRUBANOVÁ

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Olomouc 2016

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně v průběhu magisterského studia pod vedením Doc. Mgr. Vladimíra Remeše, Ph.D., s použitím uvedených literárních zdrojů.

V Olomouci, dne

.....

Kateřina Hrubanová

Poděkování:

Tímto bych ráda poděkovala vedoucímu mé diplomové práce Doc. Mgr. Vladimíru Remešovi, Ph.D., za odborné vedení, připomínky a náměty, a především za čas a ochotu při konzultacích.

Také bych ráda poděkovala své rodině za toleranci, trpělivost a podporu, bez kterých by tato práce nemohla vzniknout.

Bibliografická identifikace:

Jména a příjmení autora: Bc. Kateřina Hrubanová

Název práce: Geografická a taxonomická variabilita v pohlavním dichromatismu u ptáků

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Rok obhajoby: 2016

Abstrakt:

Pohlavní dichromatismus je charakterizován jako rozdíl ve zbarvení mezi samci a samicemi téhož druhu. Na jeho vzniku se podílí celá řada selekčních tlaků, které odráží vlastnosti prostředí. Ekologické podmínky se mění s rostoucí zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou, a proto očekáváme vztah mezi těmito proměnnými a pohlavním dichromatismem. V této diplomové práci jsem analyzovala vztah mezi pohlavním dichromatismem a geografickými parametry globálně pro všechny ptáky světa, a také zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny.

Globálně pro všechny ptáky světa dichromatismus roste od jihu jižní polokoule přes tropy k arktickým oblastem severní polokoule. Rozdíly v míře dichromatismu mezi polokoulami jsou pravděpodobně důsledek jejich unikátní evoluční historie. Vliv na dichromatismus může mít také migrační chování, mimopárové kopulace nebo rychlá sekundární sympatrie ve vyšších zeměpisných šířkách. Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky se liší mezi jednotlivými taxonomickými skupinami. Každá taxonomická skupina nejspíše odpovídá jiným způsobem na selekční tlaky prostředí, což má za následek různou intenzitu pohlavního výběru mezi skupinami, a následně různou míru pohlavního dichromatismu.

Vztah dichromatismu a nadmořské výšky jsem analyzovala zvlášť pro oblast tropů a oblast mírných pásů. Na globální úrovni nevykazuje dichromatismus v tropické oblasti žádný vztah k nadmořské výšce. V oblasti mírných pásů dichromatismus s nadmořskou výškou mírně roste. Vztah dichromatismu a nadmořské výšky se liší mezi jednotlivými skupinami, kdy pro většinu skupin je tento vztah negativní napříč zeměpisnou šířkou. U většiny skupin bude mít

pravděpodobně silný vliv rozsáhlá otcovská péče, která podporuje reprodukční úspěch druhů ve vyšších nadmořských výškách a redukuje sílu pohlavního výběru.

Klíčová slova: Pohlavní dichromatismus, pohlavní výběr, zeměpisná šířka, nadmořská výška

Počet stran: 49

Počet příloh: 3

Jazyk: Čeština

Bibliographical identification:

Author's first name and surname: Bc. Kateřina Hrubanová

Title: Geographical and taxonomic patterns in sexual dichromatism in birds

Type of thesis: Master

Department: Department of zoology and laboratory of ornithology

Supervisor: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

The year of presentation: 2016

Abstract:

Sexual dichromatism is characterized as differences in coloration between males and females of the same species. A wide range of selection pressures that reflects the characteristics of the environment is involved in the evolution of sexual dichromatism. Environmental conditions change with increasing latitude and altitude, and therefore we expect the relationship between these variables and sexual dichromatism. In this thesis I analyzed the relationship between sexual dichromatism and geographic parameters globally for all birds of the world, and also separately for each taxonomic group.

Globally, for all birds of the world, dichromatism increases from south of the southern hemisphere to the arctic regions of the northern hemisphere. Differences in the dichromatism between hemispheres are probably due to their unique evolutionary history. Dichromatism can be also influenced by migration, extrapair paternity or rapid sympatry in higher latitudes. Relationship between dichromatism and latitude varies between different taxonomic groups. Each taxonomic group probably responds to the selection pressure of the environment in a different way, resulting in varying degrees of sexual selection among the groups, and consequently varying degrees of sexual dichromatism.

Relationship between dichromatism and altitude was analyzed separately for the tropical and temperate region. At the global level, dichromatism shows no relation to altitude in tropics. In the temperate region, dichromatism slightly increases with altitude. Relationship between dichromatism and altitude varies among the different groups. For most groups, the relationship is negative in tropical and also in temperate region, suggesting influence of paternal care which increases with elevation and which reduces the strength of sexual selection.

Keywords: Sexual dichromatism, sexual selection, latitude, altitude

Number of pages: 49

Number of appendices: 3

Language: Czech

OBSAH

1. Úvod.....	10
1.1. Selektce ovlivňující zbarvení a pohlavní dichromatismus	10
1.1.1. Pohlavní výběr a zbarvení samců.....	10
1.1.2. Selektce působící na výrazné zbarvení samic	11
1.2. Evoluce monochromatismu a dichromatismu	12
1.3. Ekologické faktory ovlivňující pohlavní dichromatismus.....	13
1.3.1. Zeměpisná šířka a pohlavní dichromatismus	14
1.3.2. Nadmořská výška a pohlavní dichromatismus.....	15
2. Cíle práce	16
3. Metodika	17
3.1. Skórování dichromatismu.....	17
3.1.1. Vidění ptáků a vizuálního skórování dichromatismu.....	18
3.2. Rozšíření druhů.....	19
3.3. Spárování jmen z HBW série se jmény z datasetu geografických areálů.....	19
3.4. Vytvoření taxonomických skupin.....	20
3.5. Analýza dat a statistické zpracování.....	21
4. Výsledky	22
4.1. Globální vztah dichromatismu a zeměpisné šířky	22
4.2. Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé skupiny	24
4.3. Globální vztah dichromatismu a nadmořské výšky.....	29
4.4. Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé skupiny.....	30
5. Diskuze.....	34
5.1. Globální vztah dichromatismu a zeměpisné šířky	34
5.2. Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé skupiny	37
5.3. Globální vztah dichromatismu a nadmořské výšky.....	38

5.4.	Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé skupiny	40
5.5.	Metodické problémy	40
6.	Závěr	42
7.	Reference.....	43
8.	Seznam příloh.....	49

1. ÚVOD

Pohlavní dichromatismus je definován jako rozdíl ve zbarvení mezi samci a samicemi téhož druhu (Badyaev & Hill, 2003). Tyto odlišnosti mohou být velmi malé, téměř nepostřehnutelné, ale mohou také nabývat poměrně velkého rozsahu, kdy se jednotlivá pohlaví od sebe liší natolik, že by mohla být pokládána za rozdílné druhy (Hofmann, et al., 2008). K evoluci pohlavního dichromatismu může přispět celá řada, často i společně fungujících, selekčních tlaků, které odráží vlastnosti prostředí (Badyaev & Hill, 2003). Působení těchto selekčních tlaků se mezi jednotlivými pohlavími liší, což může vést ke vzniku různého zbarvení, nebo barevných ornamentů.

1.1. Selekce ovlivňující zbarvení a pohlavní dichromatismus

Typickým vysvětlení pohlavního dichromatismu je působení pohlavního výběru (Dunn, et al., 2015; Dale, et al., 2015). Ten zpravidla působí silněji na samce a vede tak u nich k evoluci výrazného zbarvení, zatímco samice zůstávají méně výrazné. Už ale Alfred Russel Wallace poukazoval na to, že samice mnoha druhů jsou stejně barevné a výrazné, jako samci. Navrhl tedy, že dichromatismus se vyvinul spíše ve vztahu k hnízdní predaci a typu hnízda (Soler & Moreno, 2012; Dunn, et al., 2015). Snažil se tak zdůraznit vliv přírodního výběru na formování pohlavního dichromatismu (Burns, 1998).

1.1.1. Pohlavní výběr a zbarvení samců

Jako první formuloval teorii pohlavního výběru Charles Darwin. Charakterizoval ji jako selekci, která zvýhodňuje znaky určitých jedinců před znaky jiných jedinců téhož pohlaví a druhu, ve vztahu k rozmnožování (Clutton-Brock, 2007). Tato teorie poměrně dobře vysvětluje evoluci a signalizační funkci samčího zbarvení, ornamentů či „zbraní“ (Tobias, et al., 2012; Dale, et al., 2015). Silnější působení pohlavního výběru na samce je dáno především rozdíly v reprodukčním úspěchu a rodičovských investicích (Badyaev & Hill, 2003; Rosvall, 2011).

V tradičním pojetí působí pohlavní výběr dvěma mechanismy (Clutton-Brock, 2009; Tobias, et al., 2012). Prvním je vnitropohlavní kompetice mezi samci o přístup k samicím. Druhým mechanismem pohlavního výběru je preference samic k fenotypu samců, který indikuje dobrou kondici a kvalitu jeho nositele (Fitzpatrick, 1994). Je zřejmé, a mnoha studiemi

potvrzené, že výraznější samci jsou samicemi preferováni a bývají také úspěšnější v intrasexuální kompetici (Burns, 1998; McLain, et al., 1999).

V současné době je pohlavní výběr charakterizován spíše jako kompetice o partnera, či kompetice o možnost rozmnožit se. Zároveň se jeho působení neomezuje jen na samce (Rosvall, 2011).

1.1.2. Selektce působící na výrazné zbarvení samic

Ačkoliv jsou samice často nenápadně zbarvené, není výjimkou, pokud i ony vykazují určitou míru výrazného zbarvení, či ornamentů (Clutton-Brock, 2009). Výrazné zbarvení a ornamenty se i u samic uplatňují v komunikaci a intraspecifických interakcích a mají signalizační funkci (Simpson, et al., 2015). Evoluce nápadného samičího zbarvení je vysvětlována třemi způsoby (Smiseth & Amundsen, 2000; Tobias, et al., 2012).

Prvním vysvětlením je vývoj samičích ornamentů díky genetickým korelacím. Tato hypotéza říká, že samičí zbarvení je neadaptivním vedlejším produktem, který vychází ze sdílené genetické informace se samci (Kraaijeveld, et al., 2007; Rosvall, 2011). Ačkoliv genetické korelace mohou vysvětlit jistý stupeň vývoje výrazného znaku, je zřejmé, že i samičí ornamenty jsou adaptivní.

Druhým vysvětlením výrazného zbarvení samic je působení pohlavního výběru. I samice mezi sebou mohou soutěžit o partnera nebo příležitost k reprodukci (Tobias, et al., 2012). Soupeření samic o samce může narůstat například u polyandrických druhů a druhů s opačnými pohlavními rolemi, kdy samců připravených k reprodukci je méně než samic, a samci jsou tedy v jistém nedostatku (Rosvall, 2011). Pokud se liší kvalita jednotlivých samců, ať už v přímých nebo nepřímých benefitech, které samicím nabízí, mohou samice mezi sebou soupeřit o kvalitní samce (Clutton-Brock, 2009). Samci také vykazují preference k určitým samicím, což mezi samicemi vede k soupeření o pozornost partnera. Výrazné zbarvení nebo ornamenty mohou totiž indikovat plodnost samice, nebo schopnost zajistit rodičovskou péči (Smiseth & Amundsen, 2000; Clutton-Brock, 2009).

Třetím vysvětlením výrazného samičího zbarvení je kompetice samic o ekologické zdroje (Dale, et al., 2015), někdy také nazývána sociální selektce (Kraaijeveld, et al., 2007; Simpson, et al., 2015). Samice mohou mezi sebou například bojovat o přístup k potravě, pokud je v nedostatku (Smiseth & Amundsen, 2000; Rosvall, 2011). Míra agrese mezi samicemi se může

zvyšovat ve větších skupinách nebo při větších denzitách. U samic monogamních druhů mohou být ornamenty více vyvinuté, pokud se samice podílí na obraně teritoria (Clutton-Brock, 2009).

1.2.Evoluce monochromatismu a dichromatismu

Evoluce zbarvení a pohlavních ornamentů může být poměrně rychlá (Omland & Lanyon, 2000; Badyaev & Hill, 2003). Ke změnám může docházet u obou pohlaví, a to i nezávisle na sobě (Martin & Badyaev, 1996; Simpson, et al., 2015). Častější je změna zbarvení u samic než samců, minimálně u některých skupin (Burns, 1998; Kraaijeveld, et al., 2007; Price & Whalen, 2009). Častější je také změna z dichromatismu na monochromatismus než obráceně (Badyaev & Hill, 2003; Dunn, et al., 2015). Na evoluci monochromatismu má vliv především přírodní výběr, zatímco dichromatismus vzniká působením jak přírodního, tak pohlavního výběru.

Dichromatismus častěji vzniká u druhů, na které působí silný pohlavní výběr (Dunn, et al., 2001; Dale, et al., 2015). To je příklad lekujících a polygynních druhů, nebo druhů s vyšší mírou mimopárových kopulací. Samice těchto druhů jsou často naopak pod vlivem přírodního výběru. Ten favorizuje jejich matnější zbarvení, a to v důsledku ekologických a environmentálních faktorů, zejména pak zvýšené hnízdní predace (Hofmann, et al., 2008). Dichromatismus můžeme také očekávat u druhů, kde se pouze jedno pohlaví účastní obrany teritoria (Doutrelant, et al., 2013). Alternativně pohlavní dichromatismus může mírnit agresi samců vůči samicím, nebo napomáhat rychlejší tvorbě páru u migrujících druhů s krátkou hnízdní sezónou (Hofmann, et al., 2008).

Monochromatismus, kdy obě pohlaví jsou výrazně zbarvená, vzniká především u druhů, kdy na obě pohlaví působí pohlavní výběr – například u druhů, které vytváří dlouhodobé svazky (Hofmann & Cronin, 2008). K výraznému monochromatismu může přispívat i sociální selekce, pokud se samice zapojuje do obrany teritoria, nebo soutěží o zdroje (Dunn, et al., 2015). Monochromatismus ale může favorizovat i přírodní výběr, například pokud obě pohlaví zajišťují péči o potomstvo a nevýrazné zbarvení mírní riziko predace (Doutrelant, et al., 2013; Dunn, et al., 2015).

1.3. Ekologické faktory ovlivňující pohlavní dichromatismus

Ekologické podmínky prostředí ovlivňují způsob, jakým působí přirozený i pohlavní výběr na znaky životní historie (Botero & Rubenstein, 2012). Na formování odlišného zbarvení mezi samci a samicemi se může podílet více ekologických faktorů, které se nemusí vzájemně vylučovat. Důležitým faktorem je například zeměpisná šířka, ve které se ptáci rozmnožují (Badyaev & Hill, 2003). S ní souvisí sezónnost prostředí, která dále ovlivňuje délku rozmnožovací sezóny, dostupnost potravy a mortalitu dospělců (Jetzt, et al., 2008). Náročnější prostředí může zvýhodňovat biparentální péči o mláďata, takže samci i samice mohou zažívat podobné selekční tlaky. Obecně je však sezónnost prostředí spíše spojována se silnějším působením pohlavního výběru na samce (Weir & Wheatcroft, 2011).

S měnicími se vlastnostmi prostředí se tedy může měnit rozsah rodičovské péče, stejně jako párovací systém či míra mimopárových kopulací (Badyaev & Hill, 2003). Zpravidla se očekává větší pohlavní dichromatismus u lekujících a polygynních druhů. Tento vztah ale nemusí mít obecnou platnost, neboť reprodukční úspěch samců mohou výrazně ovlivnit mimopárové kopulace, a tudíž i sociálně monogamní druhy mohou být dichromatické (Burns, 1998). Naopak druhy s kooperativním hnízděním mohou být méně dichromatické, neboť samice jsou nápadnější díky sociální selekci (Dale, et al., 2015).

Neméně důležitým faktorem je způsob a výška hnízdění, které mohou ovlivnit riziko predace (Martin & Badyaev, 1996). Predace limituje nápadnost druhů, především však samic, ale pokud i samec zajišťuje rodičovskou péči, může být jeho nápadnost značně omezena. Případně mohou být obě pohlaví výrazná, pokud hnízdí v relativně bezpečné dutině (Doutrelant, et al., 2013). Predace může být omezena u druhů s větší velikostí těla, což může vést k tomu, že obě pohlaví jsou nápadná (Dale, et al., 2015).

Významným faktorem ovlivňujícím pohlavní dichromatismus může být také migrace, kdy migrující druhy jsou častěji dichromatické (např.: Fitzpatrick, 1994).

Zbarvení může být také ovlivněno habitatem, jeho fyzikálními vlastnostmi a také světelnými podmínkami. Suché a otevřené habitaty mají menší procento dichromatických druhů (Badyaev & Hill, 2003).

Některé ekologické faktory se potom mohou měnit zároveň s geografickými parametry – například s nadmořskou výškou, nebo zeměpisnou šířkou. Můžeme tedy očekávat vztah mezi geografickou polohou a pohlavním dichromatismem.

1.3.1. Zeměpisná šířka a pohlavní dichromatismus

S rostoucí zeměpisnou šířkou roste zejména sezónnost prostředí. Klasická teorie životních historií předpokládá, že velká sezónnost v mírném pásu způsobuje velkou úmrtnost dospělců (Jetzt, et al., 2008). Zvýšená mortalita dospělců zapříčiňuje, že druhy více investují do současného rozmnožování a do větších snůšek. Také krátký čas k ustanovení teritoria a výběru partnera u migrujících druhů způsobuje intenzivní kompetici mezi samci (Garamszegi, et al., 2008). Navíc většina hypotéz předpokládá větší míru mimopárových kopulací v mírném pásu než v tropech (Macedo, et al., 2008). Sezónností prostředí může být také ovlivněna distribuce zdrojů (Badyaev, 1997). Taktéž kvalita potravy se může měnit se zeměpisnou šířkou (Hill, et al., 2002). Samice druhů žijících dále od rovníku se také většinou nepodílí na obraně teritoria a jsou tedy osvobozeny od selekčních tlaků, které zvýhodňují výrazné ornamenty při obraně teritoria (Friedman, et al., 2009). Druhy rozmnožující se dál od rovníku mají tedy tendenci být více dichromatické (Fitzpatrick, 1994; Badyaev & Hill, 2003; Simpson, et al., 2015).

Nižší zeměpisné šířky jsou obecně spojovány s vyšší stálostí prostředí (Garamszegi, et al., 2008). Nepřítomnost klimatických extrémů může vést k větší délce života ptáků, s čímž souvisí také menší investice do jednotlivých rozmnožovacích pokusů (Peach, et al., 2001). Tropické druhy také vytváří déle trvající svazky, jsou většinou rezidentní a samice se častěji podílí na obraně teritoria (Simpson, et al., 2015). Teritorialita samic, stejně jako vytváření dlouhodobých svazků, může přispívat k evoluci výrazného samičího zbarvení vlivem pohlavního výběru či sociální selekce (Friedman, et al., 2009). Z těchto důvodů se předpokládá, že druhy nižších zeměpisných šířek jsou častěji monochromatické (Badyaev & Hill, 2003; Macedo, et al., 2008; Simpson, et al., 2015). Je důležité ale podotknout, že i oblast tropů může zahrnovat relativně sezónní habitaty – například savany či horské oblasti (Macedo, et al., 2008).

Trend rostoucího dichromatismu spolu se zeměpisnou šířkou byl nalezen u severoamerických pěvců (Bailey, 1978). Větší míra dichromatismu v mírném pásu než v tropech byla nalezena i u 146 druhů z čeledi *Anatidae* (Scott & Clutton-Brock, 1989). Fitzpatrick (1994) zjistila vztah mezi migrací a dichromatismem, kdy migrující druhy, tedy druhy rozmnožující se ve vyšších zeměpisných šířkách, jsou více dichromatické než druhy rezidentní. Podobný vztah mezi evolucí migračního chování a evolucí dichromatismu byl objeven u čeledi *Icteridae* (Friedman, et al., 2009) a *Parulidae* (Simpson, et al., 2015). Naopak Cardillo (2002) nenašel u zkoumaných druhů pro vztah mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou žádnou souvislost.

Víme tedy, že určité taxonomické skupiny vykazují trend rostoucího dichromatismu společně se zeměpisnou šířkou. Zda se tento trend týká i jiných skupin, či má obecnou platnost pro všechny ptáky zůstává ale nejasné. Žádná studie se dodnes totiž nezabývala vztahem dichromatismu a zeměpisné šířky v globálním měřítku.

1.3.2. Nadmořská výška a pohlavní dichromatismus

Mění se podmínky s rostoucí nadmořskou výškou mohou ovlivnit párovací systém, rodičovské investice a tím i pohlavní výběr a evoluci sexuálních ornamentů (Badyaev, 1997; Badyaev & Ghalambor, 2001). Ekologické podmínky vyšších nadmořských výšek, jako je například nižší teplota, kratší hnízdní sezóna, větší sezónnost, či fluktuace v potravní dostupnosti, zvýhodňují biparentální péči (Badyaev, 1997). Zvýšená rodičovská péče samců, spolu s větším rizikem predace na hnízdě, může vést k redukci sexuálních ornamentů a přispívat k evoluci monochromatismu (Badyaev & Hill, 2003). V souladu s touto hypotézou, Badyaev (1997) ve své studii u 126 druhů z podčeledi *Carduelinae* zjistil, že druhy žijící ve vyšších nadmořských výškách jsou méně dichromatické, než druhy nížinné.

Zároveň vlastnosti prostředí ve vyšších nadmořských výškách se mohou v řadě faktorů podobat těm ve vyšších zeměpisných šířkách (Goymann, et al., 2004). Macedo (2008) uvádí, že druhy žijící ve vyšších nadmořských výškách v tropech, mohou zažívat podobné selekční tlaky způsobené sezónním prostředím, jako druhy mírných pásů. Sezónní prostředí, spolu s kratší hnízdní sezónou a relativně synchronním hnízděním mohou vést k intenzivnějšímu působení pohlavního výběru na samce, a tedy k evoluci dichromatismu. Avšak studiu dichromatismu v závislosti na nadmořské výšce se věnoval jen Badyaev (1997), a tudíž nevíme, jaký je vztah mezi rostoucí nadmořskou výškou a dichromatismem u jiných skupin, či globálně u ptáků.

2. CÍLE PRÁCE

Cílem této diplomové práce je analyzovat vztah mezi pohlavním dichromatismem a geografickými parametry pro všechny ptáky světa. Geografickými parametry se rozumí nadmořská výška a zeměpisná šířka. Vztah mezi dichromatismem a nadmořskou výškou, stejně jako vztah mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou, bude analyzován globálně pro všechny ptáky světa a také zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny.

3. METODIKA

3.1. Skórování dichromatismu

Zbarvení jsem skórovala vizuálně pro všechny ptáky světa z barevných tabulí v sérii *Handbook of the Birds of the World* (dále jako HBW), díly 1 – 16 (Del Hoyo, et al., 1992 – 2011). Speciální díl (*Special volume*; Del Hoyo, et al., 2013) z této série jsem využila jen pro skórování těch druhů ptáků, pro které jsem měla informace o jejich rozšíření ($n = 34$). Výhodou těchto monografií je, že jsou téměř všichni ptáci vyobrazeni ve stejné poloze a zobrazují typické zbarvení druhu. Rozdíly ve zbarvení jsem hodnotila zvlášť pro 6 tělních částí – zobák, hlava (společně s krkem), křídlo, ocas, spodní část těla (hrud', břicho), horní část těla (lopatky, záda, kostřec). Tělním částem jsem přiřazovala tři stavy: 0, pokud nebyl žádný rozdíl mezi samcem a samicí; 1, pokud se pohlaví lišila v odstínu barvy, ale barva byla stejná (např. žlutá, hnědá, apod.); 2, pokud se samec a samice lišili v barvě nebo vzoru (např. skvrna na křídle má u jednoho pohlaví jiný tvar či velikost, nebo daný ornament není vůbec přítomný). Tento typ skórování je běžně využíván i v jiných studiích (např. Dunn, et al., 2001; Armenta, et al., 2008; Seddon, et al., 2008). Dichromatismus daného druhu odpovídá součtu získaných hodnot pro všechny tělní části. Výsledný dichromatismus se tedy nachází v rozmezí 0 (6 tělních částí x 0; monochromatický druh) až 12 (6 tělních částí x 2; maximálně dichromatický druh).

Pokud je druh monochromatický, je v knize vyobrazen pouze jeden pták. Někdy, když je mezi pohlavími minimální rozdíl, je také vyobrazen jen jeden pták. V textu se potom nachází poznámka, že samice je „podobná samci“, „matnější“, „více hnědá“ a podobně. Tyto případné rozdíly mezi pohlavími jsou pod rozlišovací schopností méj metody, a označila jsem je tedy jako 0.

Při hodnocení horní části těla jsem vždy sledovala jak zbarvení lopatky, tak zbarvení kostřce. Pokud u některých druhů byla vidět jen lopatka, nebo jen kostřec, sledovala jsem popis zbarvení v textu. Pokud zde nebyla zmínka o barvě konkrétní části pro obě pohlaví, zhodnotila jsem, že je barva pro obě pohlaví stejná. Popis zbarvení samice v textu běžně zmiňuje odlišnosti od samce. V případě, že buď lopatka, nebo kostřec se lišily v barvě nebo vzoru (tedy hodnocení 2), zbarvení zbylé části jsem nedohledávala, protože by výsledný dichromatismus oblasti již neovlivnilo – horní část těla je totiž hodnocena jako celek, nikoliv průměr podoblastí.

V případě, že některá tělní část nebyla vyobrazena a hodnocení rozdílů ve zbarvení v textu nebylo jednoznačné, dohledala jsem zbarvení v jiných průvodcích, případně jsem vyhledala fotografii druhu na internetu (literatura využitá ke skórování dichromatismu se nachází v příloze č. 1). Jednalo se o část druhů z čeledi *Trogonidae* ($n = 22$), kde jsou ptáci vyobrazeni zepředu a není tedy možné skórovat zbarvení zadní části těla a ocasu. Dále se tento problém týkal méně než padesáti druhů napříč čeleděmi. Zpravidla se jednalo pouze o zbarvení hřbetní části či ocasu.

Pokud byl pták vyobrazen v nestandardní poloze, například za letu s roztaženými křídly, hodnotila jsem jen tu oblast, která by byla viditelná u poskládaného křídla. Tento problém se týkal čeledi *Caprimulgidae*. Samci a samice se mimo jiné liší bílou skvrnou v křídle, která ale při poskládaném křídle není vidět. Proto tento rozdíl nebyl zohledněn.

U některých druhů se vyskytuje více barevných variant. Pokud bylo možné zprůměrovat skórování jednotlivých barevných variant tak, aby výsledné skóre bylo celé číslo, morfy jsem zprůměrovala. Jednalo se o následující druhy: *Cuculus canorus*, *Cuculus saturatus*, *Cuculus horsfieldi* a *Cuculus poliocephalus*. Pokud nevycházelo celé číslo, skórovala jsem tu morfu, kde si byla pohlaví nejvíce podobná. Tento případ se týkal 14 druhů.

Pokud u daného druhu je známé nebo popsáno jen jedno pohlaví, druh je hodnocen jako „N“, a do dalších analýz nebyl zahrnut. Konkrétně se jedná o 10 druhů (*Heliangelus zusii*, *Caprimulgus solala*, *Vidua togoensis*, *Telophorus viridis quadricolor*, *Scytalopus canus*, *Myrmotherula fluminensis*, *Celeus spectabilis obrieni*, *Lepidopygia lilliae*, *Lophura inornata hoogerwerfi*, *Chordeiles vielliardi*). V případě druhu *Passer simplex zarudnyi*, kde je vyobrazen pouze samec, je samice popsána jen slovně. Dle slovního hodnocení existují mezi pohlavími značné rozdíly, ale pouze na základě slovního popisu je nelze spolehlivě kvantifikovat, a tak byl druh vyřazen.

3.1.1. Vidění ptáků a vizuálního skórování dichromatismu

Využití lidského zraku k hodnocení ptačího zbarvení přináší do studia této problematiky v posledních letech jisté znepokojení. Je to dáno rozdíly ve vidění mezi lidmi a ptáky (Armenta, et al., 2008). Ptáci, na rozdíl od lidí, mají čtyři typy čípků v sítnici, což jim umožňuje vnímat vlnové délky v UV oblasti (Eaton, 2005). Čípky také obsahují olejové kapičky. Tyto kapičky působí jako filtr, který zabraňuje prostupu některých vlnových délek k fotoreceptorům v čípku (Armenta, et al., 2008). Na základě těchto rozdílů, vizuální modely předpokládají, že lidé a

ptáci vidí odlišně, a dají se tudíž očekávat neshody mezi lidským a ptačím vnímáním barev, potažmo dichromatismu (Seddon, et al., 2010). Je jasné, že lidským hodnocením zbarvení nelze posoudit rozdíly v UV části spektra, která je pro lidi neviditelná. Nespornou výhodou lidského zraku ale zůstává schopnost hodnotit celkový vzhled ptáka s ohledem jak na barvu, tak zejména na vzor – velikost a tvar skvrn (Martin, et al., 2009; Simpson, et al., 2015). Podporou pro vizuální skórování ptačího dichromatismu také zůstávají spolehlivé korelace mezi dichromatismem měřeným spektrofotometricky a hodnoceným lidským okem (Armenta, et al., 2008; Seddon, et al., 2010). Tyto dva přístupy kvantifikace pohlavního dichromatismu jsou tedy považovány za srovnatelné (Simpson, et al., 2015).

3.2. Rozšíření druhů

Data o geografickém rozšíření druhů jsem získala od BirdLife International et NatureServe (2011). Pokud pro jeden druh existovaly dva geografické areály, byly spojeny do jednoho, aby vždy pro jeden druh existoval pouze jeden geografický areál.

3.3. Spárování jmen z HBW série se jmény z datasetu geografických areálů

Taxonomie využitá v sérii *Handbook of the Birds of the World* se v některých případech liší od taxonomie, kterou využívá BirdLife International (dále jako BLI) pro geografické rozšíření druhů. Rozdíly se přitom objevují v rodovém či druhovém jméně, nebo v taxonomické kategorii. Mým cílem bylo sjednotit tyto rozdílné taxonomie tak, aby si jednotlivé druhy z rozdílných datasetů odpovídaly, a vznikl tak jeden dataset, kde pro jeden druh existuje jeden areál rozšíření a jedno skórování dichromatismu.

Jména druhů se často lišila v rodovém názvu nebo v koncovce druhového názvu, která tyto dva systémy využívají. Párovala jsem je tedy na základě informací o taxonomii, které jsou dostupné na webových stránkách BLI (www.birdlife.org) nebo HBW série (www.hbw.com) pro každý druh.

Pokud se jména v jednotlivých datasetech lišila v taxonomické kategorii, řešila jsem problém následovně. Jestliže jeden druh v HBW odpovídal více druhům v BLI, které jsou v HBW hodnoceny jako poddruhy a tyto poddruhy jsou vyobrazeny, oskórovala jsem je. Pokud

daný poddruh vyobrazen nebyl, BLI druh jsem vyřadila a dále již nebyl zohledněn. Naopak, jestliže jeden druh v BLI odpovídal více druhům v HBW, spojila jsem skórování daných druhů se zaokrouhlením k vyššímu číslu.

Tímto způsobem jsem získala informace o dichromatismu a zároveň geografickém rozšíření pro 9 870 druhů ptáků.

3.4. Vytvoření taxonomických skupin

Výsledný dataset jsem rozdělila do skupin dle taxonomické příslušnosti jednotlivých druhů. Při rozdělování druhů do skupin jsem se řídila pracemi Barker, et al. (2004), Jönsson & Fjeldsa (2006), Jarvis (2014) a Prum, et al. (2015), jak ukazuje Tab. 1. Při vytváření skupin bylo prioritní, pokud to bylo možné, vytvořit monofyletické skupiny. Celkově jsem vytvořila 15 skupin, z toho 13 skupin je monofyletických. Výjimkou jsou skupiny Basal Corvida a Falconiformes + Cariamiformes. Skupina druhů Afroaves je podle práce Jarvise (2014) monofyletická, dle práce Prum, et al. (2015) již není. Z důvodu vytvoření co nejvíce monofyletických skupin, nejsou zohledněny čeledě: *Acanthisittidae* (3 druhy), *Petroicidae* (44 druhů), *Picarthidae* (2 druhy), *Opisthocomidae* (1 druh) a *Regulidae* (6 druhů). Celkový počet následně analyzovaných druhů je 9 814.

Tab. 1: Seznam skupin k analýzám.

Název skupiny	Zdroj	Počet druhů
Palaeognathae	Prum, et al. (2015)	57
Galloanseres	Prum, et al. (2015)	443
Strisores	Prum, et al. (2015)	560
Columbaves	Prum, et al. (2015)	517
Gruiformes	Prum, et al. (2015)	175
Aequorlornithes	Prum, et al. (2015)	701
Afroaves	Prum, et al. (2015), Jarvis (2014)	1113
Falconiformes+ Cariamiformes	Prum, et al. (2015)	66
Psittaciformes	Prum, et al. (2015)	356
Suboscines	Barker, et al. (2004)	1255
Basal Corvida	Jönsson & Fjeldsa (2006)	320
Crown Corvida	Jönsson & Fjeldsa (2006)	729
Sylvioidea	Jönsson & Fjeldsa (2006)	1218
Muscicapoidea	Jönsson & Fjeldsa (2006)	739
Passeroidea	Jönsson & Fjeldsa (2006)	1565

3.5. Analýza dat a statistické zpracování

Data jsem analyzovala v programu R-3.2.2 (R Core Team, 2015). Pomocí knihovny `letsR` jsem z geografických areálů získala data o druhové bohatosti a přítomnosti jednotlivých druhů (presence-absence matice) v buňkách o velikosti $1^\circ \times 1^\circ$ zeměpisné šířky a délky. Na základě přítomných druhů jsem pro každou geografickou buňku spočítala průměrný dichromatismus a následně průměrnou nadmořskou výšku. Z dalších analýz byly vyloučeny ty buňky, které nezahrnovaly pevninu. Antarktida do analýz zahrnuta nebyla, kvůli chybějícím informacím o nadmořské výšce. Do analýzy globálního dichromatismu byly zahrnuty jen buňky, kde žije více jak 20 druhů.

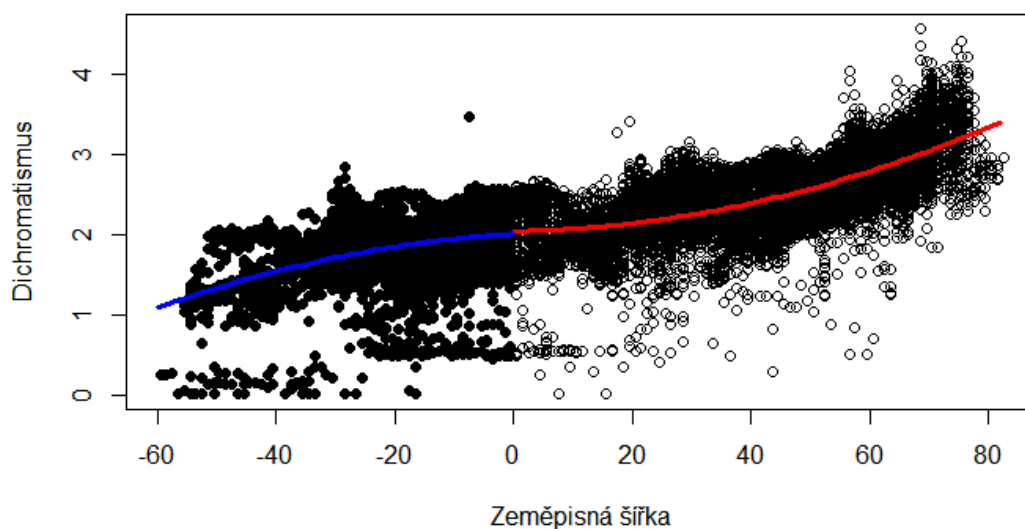
Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky byl analyzován zvlášť pro jižní a severní polokouli. Vztah dichromatismu a nadmořské výšky byl analyzován zvlášť pro oblast tropů a subtropů, a pro oblast mírných a polárních pásů. Tropický region je definován obratníkem Raka - 23° severní šířky, a obratníkem Kozoroha - 23° jižní šířky (Garamszegi, et al., 2008; Macedo, et al., 2008).

Pro analýzu dat byla použita metoda kvadratické regrese. Jako statistická váha byla v modelech použita odmocnina z počtu druhů přítomných v dané buňce. V rámci této diplomové práce není brána v potaz prostorová autokorelace dat ani explicitní fylogenetické vztahy mezi druhy.

4. VÝSLEDKY

4.1. Globální vztah dichromatismu a zeměpisné šířky

V globálním měřítku, to znamená pro všechny ptáky světa ($n = 9814$ druhů), vykazuje dichromatismus výrazně rostoucí trend od jihu k severu (obr. 1; tab. 2). Nejmenší hodnoty dichromatismu se nachází v jižních oblastech jižní polokoule a rostou směrem k rovníku. Růst pokračuje i od rovníku směrem na sever, kde v arktických oblastech dosahuje nejvyšších hodnot.

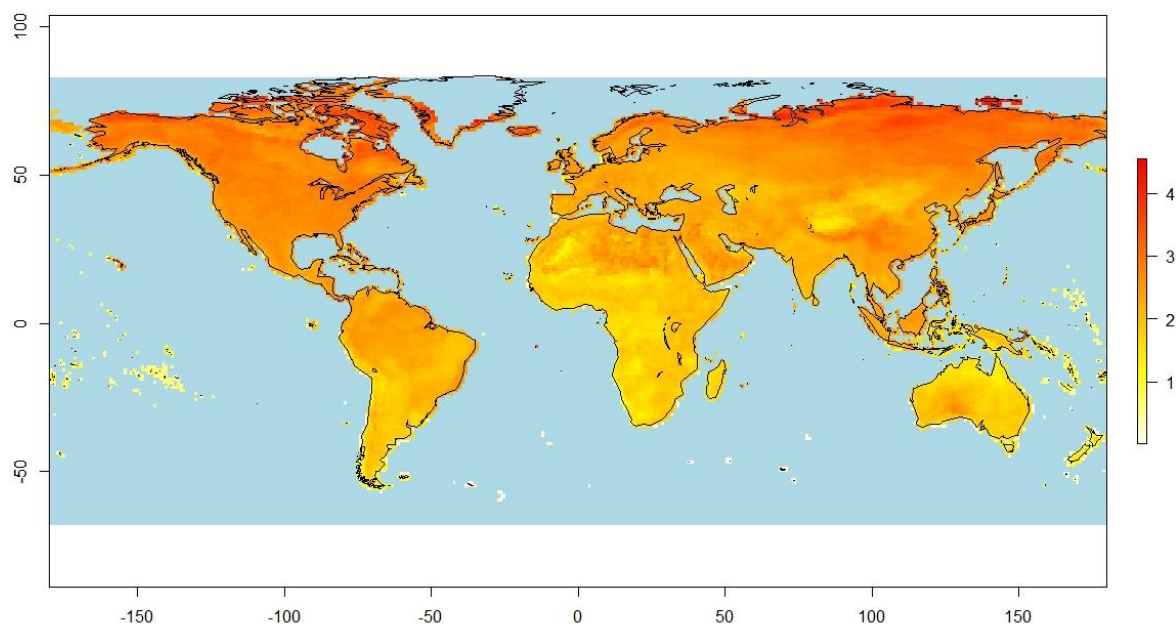


Obr. 1: Vztah globálního dichromatismu a zeměpisné šířky. Každý bod grafu představuje jeden geografický čtverec o velikosti $1^\circ \times 1^\circ$ zeměpisné šířky a délky.

Tab. 2: Výsledky analýzy pro vztah globálního dichromatismu a zeměpisné šířky. (*Intercept* – udává průměrný dichromatismus na jižní polokouli. *Absolutní zem. šířka* - absolutní zeměpisná šířka s lineárním efektem pro jižní polokouli. Kladná hodnota udává stoupající dichromatismus se zeměpisnou šířkou, záporná hodnota udává klesající dichromatismus se zeměpisnou šířkou. Jedná se o absolutní hodnotu, a tedy v obrázku (obr. 1) je křivka zrcadlově otočená podle svislé osy grafu. *Absolutní zem. šířka²* - absolutní zeměpisná šířka s kvadratickým efektem pro jižní polokouli. Kladná hodnota udává konvexní zakřivení, záporná hodnota konkávní zakřivení. *Polokoule (sever)* – hodnota udává, o kolik se intercept pro severní polokouli liší od jižní polokoule. *Abs.z.š. * Polokoule (sever)* – interakce absolutní zeměpisné šířky s lineárním efektem pro severní polokouli. Hodnota udává, o kolik se směrnice (sklon) křivky liší od jižní polokoule. *Abs.z.š.²*Polokoule (sever)* - interakce absolutní zeměpisné šířky s kvadratickým efektem pro severní polokouli. Hodnota udává, o kolik se zakřivení křivky liší od jižní polokoule.) Model vysvětluje (Multiple R-squared) 59,3 % variability.

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,570	0,010	154,113	< 0,001
Absolutní zem. šířka	-0,398	0,022	-18,332	< 0,001
Absolutní zem. šířka ²	-0,085	0,013	-6,743	< 0,001
Polokoule (sever)	0,796	0,011	72,304	< 0,001
Abs.z.š. * Polokoule (sever)	0,735	0,022	33,550	< 0,001
Abs.z.š. ² * Polokoule (sever)	0,172	0,013	13,194	< 0,001

Při zobrazení průměrného dichromatismu na mapě světa můžeme vidět, že hodnoty dichromatismu rostou téměř konzistentně od jihu k severu (obr. 2). Výjimkou jsou malé ostrovy v Tichém, Atlantském a Indickém oceánu, kde je dichromatismus výrazně menší než u kontinentů. Vyšší hodnoty dichromatismu v porovnání s okolím můžeme najít v Himalájích, naopak výrazně nižší dichromatismus potom v přilehlých pouštích Taklamakan a Gobi. V Austrálii, v oblasti Velké Viktoriiny pouště a Gibsonovy pouště si můžeme povšimnout vyšších hodnot průměrného dichromatismu, než v jiných částech Austrálie. Poměrně zajímavý charakter má dichromatismus na Sahaře, kde se střídají oblasti vyššího a nižšího dichromatismu.



Obr. 2: Průměrný dichromatismus pro všechny ptáky světa pro každý geografický čtverec, který odpovídá 1° x 1° zeměpisné šířky a délky.

4.2. Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé skupiny

Průměrné hodnoty dichromatismu pro jednotlivé taxonomické skupiny se značně liší (tab. 3). Nejvíce dichromatickými skupinami jsou Galloanseres a Passeroidea. Nejmenší průměrný dichromatismus mají naopak skupiny Palaeognathae, Gruiformes a Aequorlithornithes.

Tab. 3: Průměrný dichromatismus jednotlivých skupin. Počty druhů v jednotlivých skupinách jsou v tab. 1.

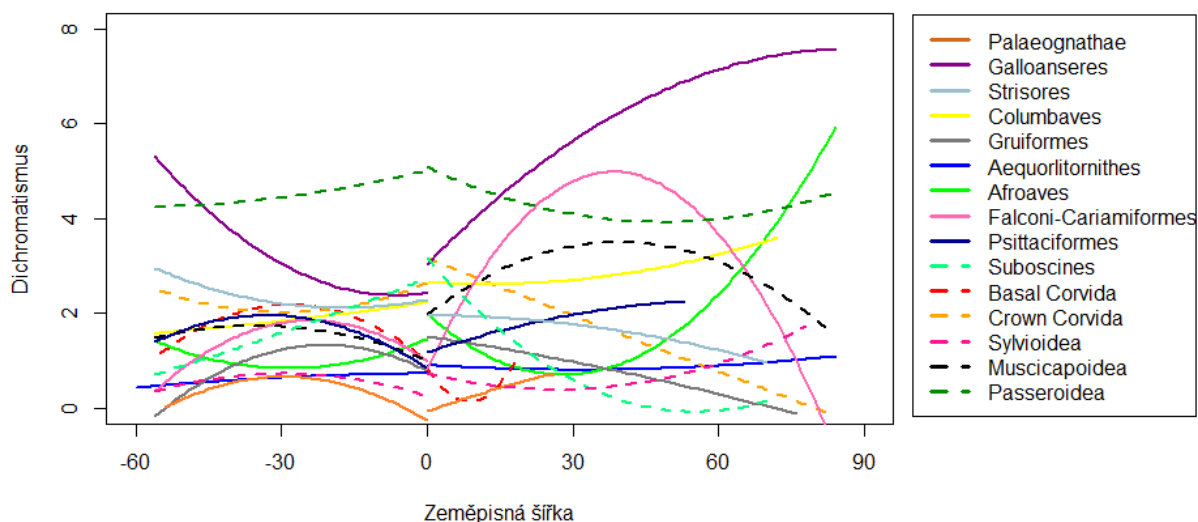
	Průměrný dichromatismus	Směrodatná odchylka (SD)	Medián
Palaeognathae	0,50	0,84	0,01
Galloanseres	5,45	2,55	6,20
Strisores	1,58	1,33	1,01
Columbaves	2,72	1,59	2,51
Gruiformes	0,80	1,16	0,39
Aequorlornithes	0,85	0,52	0,74
Afroaves	2,05	2,28	1,45
Falconiformes, Cariamiformes	3,21	2,10	3,51
Psittaciformes	1,62	1,57	1,01
Suboscines	1,16	1,56	0,51
Basal Corvida	1,76	1,32	1,93
Crown Corvida	1,44	1,43	1,41
Sylvioidea	0,97	1,42	0,56
Muscicapoidea	2,86	1,82	2,89
Passeroidea	4,14	1,12	4,26

Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky je pro jednotlivé skupiny značně variabilní (obr. 3). Můžeme si také všimnout rozdílu, jak tento vztah vypadá na jižní a severní polokouli. Zatímco na jižní polokouli je vztah dichromatismu a zeměpisné šířky mezi jednotlivými skupinami relativně podobný, na severní polokouli je tento vztah pro každou skupinu poměrně unikátní.

Na jižní polokouli výrazný trend klesajícího dichromatismu směrem od rovníku můžeme vidět u skupin Gruiformes, Falconiformes + Cariamiformes a Suboscines (tab. 4). Dichromatismus klesá i pro skupiny Columbaves, Aequorlornithes, Sylvioidea, Muscicapoidea a Passeroidea, ačkoliv již tento trend není tak výrazný jako u předešlých skupin. Výrazně rostoucí hodnoty dichromatismu směrem od rovníku k pólu na jižní polokouli můžeme vidět zejména u Galloanseres, ale také u skupin Palaeognathae, Strisores, Afroaves, Psittaciformes, Basal Corvida a Crown Corvida. Některé skupiny potom vykazují vyšší míru dichromatismu v oblasti 30° j. š. Jedná se například o Palaeognathae, Gruiformes, Psittaciformes a Sylvioidea.

Na severní polokouli dichromatismus signifikantně roste se zeměpisnou šířkou u skupin Galloanseres, Columbaves, Aequorlornithes, Afroaves, a Sylvioidea. Naopak signifikantně klesající dichromatismus s rostoucí latitudou je u skupiny Strisores, Gruiformes, Falconiformes + Cariamiformes, Crown Corvida, a Suboscines. Výrazného vrcholu dichromatismu si můžeme všimnout u Falconiformes + Cariamiformes v oblasti mírného pásu severní polokoule. Pro ostatní skupiny není mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou žádný signifikantní vztah.

V analýzách pro jednotlivé skupiny nebyly odstraněny buňky s méně než dvaceti druhy jako v globální analýze. Samostatné grafy pro jednotlivé skupiny spolu s detailní statistickou analýzou a mapkami dichromatismu se nachází v příloze č. 2. Souhrnné výsledky jsou znázorněny v obr. 3 a tab. 4.



Obr. 3: Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé taxonomické skupiny. Prerušovanou čárou jsou znázorněny skupiny náležící k řádu pěvců (*Passeriformes*).

Dichromatismus pro skupiny mimo řád pěvců (*Passeriformes*)

Dichromatismus u skupiny Palaeognathae na jižní polokouli roste s rostoucí zeměpisnou šířkou. Na severní polokouli nemá dichromatismus k zeměpisné šířce signifikantní vztah. Výskyt dichromatických druhů této skupiny je omezen jen na Střední Ameriku a Austrálii. Pro skupinu Galloanseres dichromatismus signifikantně roste s rostoucí zeměpisnou šířkou jak na severní, tak na jižní polokouli. Jižní polokoule má oproti severní výrazně nižší hodnoty průměrného dichromatismu. Nízké hodnoty dichromatismu, v porovnání s okolím, můžeme vidět v oblasti Sahary, Arabského poloostrova, asijských pouští nebo Amazonského pralesa. Skupina Strisores vykazuje signifikantní trend rostoucího dichromatismu od severu k jihu na obou polokoulích. Výrazněji dichromatické jsou potom americké druhy, naopak druhy z ostatních částí světa jsou méně dichromatické. Dichromatismus skupiny Columbaves signifikantně roste od jihu k severu jak na jižní, tak na severní polokouli. Poměrně zajímavá je distribuce dichromatismu na Sahaře, kde se střídají buňky výrazně dichromatické s těmi méně dichromatickými. Dichromatismus u skupiny Gruiformes klesá směrem od rovníku, a to na obou polokoulích. Velmi výrazně dichromatické jsou potom druhy, které žijí v oblastech australských pouští. Dichromatismus u skupiny Aequorlornithes plynule stoupá od jihu k severu na obou polokoulích. Průměrný dichromatismus pro celou tuto skupinu je poměrně nízký. U skupiny Afroaves dichromatismus roste na obou polokoulích směrem od rovníku k pólům. Výrazně dichromatické jsou druhy žijící v arktických oblastech severní polokoule. Naopak monochromatické druhy najdeme například v Austrálii a v asijských pouštích. U skupiny Falconiformes + Cariamiformes se střídají oblasti s různou mírou dichromatismu. Ačkoliv distribuce dichromatismu má ploškovitý charakter, dichromatismus směrem od rovníku k pólům klesá pro obě polokoule. Řád Psittaciformes vykazuje na jižní polokouli trend rostoucího dichromatismu směrem od rovníku k pólu. Výrazně dichromatické druhy se potom nachází v Indonésii, zatímco pro americké druhy je dichromatismus poměrně nízký.

Dichromatismus pro skupiny náležící k řádu pěvců (*Passeriformes*)

U skupiny Suboscines je dichromatismus nejvyšší v oblastech tropů, a s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá. Skupina Basal Corvida, je skupina s australským a indonéským rozšířením, která vykazuje na jižní polokouli trend rostoucího dichromatismu směrem od rovníku. Na severní polokouli zasahuje její rozšíření jen okrajově a dichromatismus nevykazuje ve vztahu k latitudě žádný signifikantní trend. Skupina Crown Corvida ukazuje na jižní polokouli rostoucí dichromatismus směrem od rovníku. Pro severní polokouli je tento trend

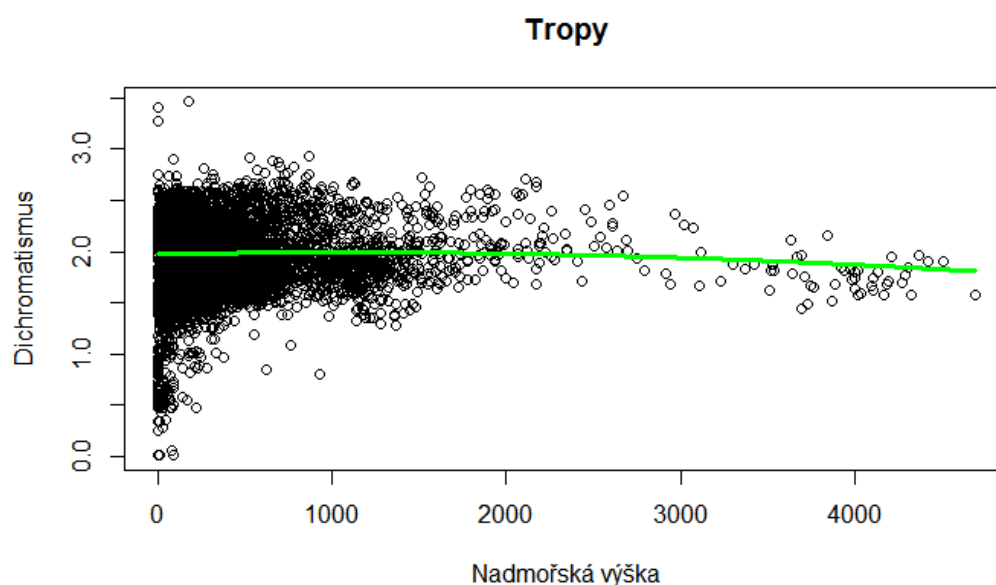
opačný, a tedy dichromatismus s rostoucí latitudou klesá. Druhy žijící v Jižní a Severní Americe jsou zcela monochromatické. Dichromatismus u skupiny Sylvioidea signifikantně roste od jihu k severu na jižní i severní polokouli. Výrazně dichromatické jsou zejména arktické druhy severní polokoule. Vyšší dichromatismus mají také druhy vyskytující se v australských pouštích. Pro skupinu Muscipoidea dichromatismus nevykazuje v závislosti na zeměpisné šířce žádný signifikantní trend. Americké druhy jsou v porovnání s druhy ve zbytku světa mnohem méně dichromatické. U skupiny Passeroidea pro severní polokouli nenacházíme žádný vztah mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou. Na jižní polokouli potom dichromatismus s rostoucí latitudou klesá. Na Sahaře a Arabském poloostrově můžeme najít větší podíl monochromatických druhů než kdekoli jinde. Nižší průměrný dichromatismus můžeme také vidět v severních oblastech Severní Ameriky, na východě Austrálie a ve střední Asii.

Tab. 4: Výsledky analýzy pro vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé taxonomické skupiny. V tabulce se nachází odhad parametru a v závorce jeho střední chyba (SE). Statisticky průkazné výsledky (na hladině 0,05) jsou zvýrazněny tučně. Veškeré hodnoty pro jižní polokouli jsou uvedeny pro absolutní zeměpisnou šířku, a tedy výsledná křivka je zrcadlově otočená podle svislé osy grafu. Výsledky v plném rozsahu pro všechny skupiny se nachází v příloze č. 2.

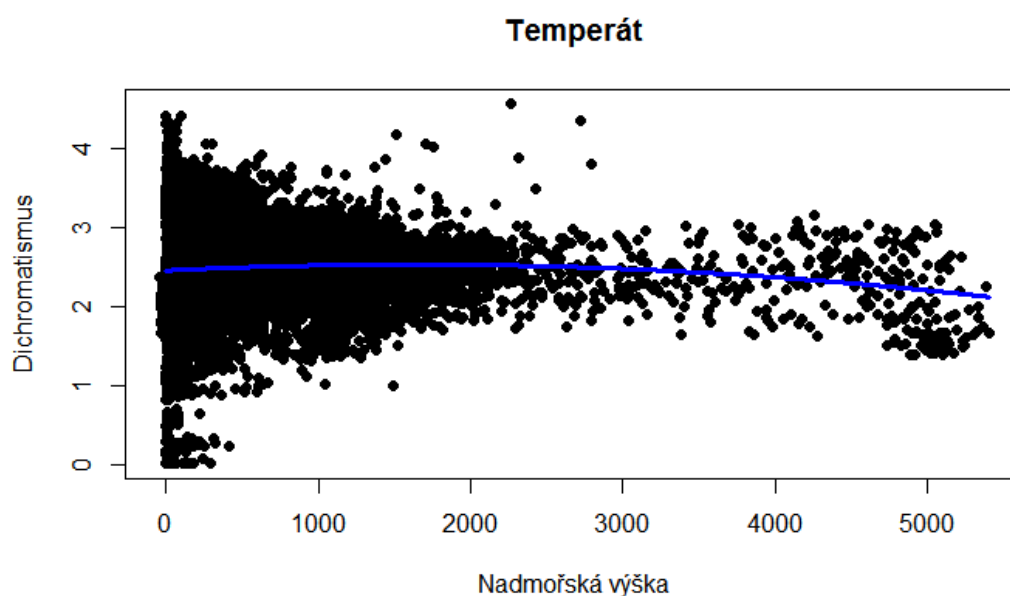
	Zem. šířka	Zem. šířka ²	Polokoule (sever)	Z.š.*Polokoule (sever)	Z.š. ² *Polokoule (sever)	R ²
Palaeognathae	0,271 (0,014)	-0,129 (0,010)	-0,002 (0,040)	0,035 (0,108)	0,096 (0,076)	0,1234
Galloanseres	1,768 (0,113)	0,582 (0,067)	2,535 (0,054)	-0,518 (0,114)	-0,881 (0,068)	0,5758
Strisores	0,317 (0,066)	0,198 (0,041)	-0,503 (0,038)	-0,562 (0,068)	-0,265 (0,044)	0,0616
Columbaves	-0,214 (0,076)	0,021 (0,047)	0,938 (0,038)	0,438 (0,077)	0,081 (0,049)	0,1142
Gruiformes	-0,740 (0,587)	-0,507 (0,036)	-0,209 (0,031)	0,311 (0,060)	0,474 (0,038)	0,1361
Aequorlitorinithes	-0,149 (0,027)	-0,037 (0,016)	0,231 (0,013)	0,191 (0,027)	0,091 (0,017)	0,0518
Afroaves	0,393 (0,074)	0,388 (0,039)	0,003 (0,037)	0,496 (0,074)	0,446 (0,040)	0,4595
Falconiformes, Cariamiformes	-0,956 (0,101)	-0,691 (0,058)	3,465 (0,051)	0,869 (0,102)	-0,640 (0,060)	0,4874
Psittaciformes	0,379 (0,026)	-0,135 (0,021)	-0,009 (0,055)	-0,088 (0,047)	-0,099 (0,042)	0,0432
Suboscines	-0,725 (0,029)	0,034 (0,030)	0,946 (0,032)	-0,443 (0,033)	0,390 (0,035)	0,5977
Basal Corvida	0,303 (0,024)	-0,202 (0,023)	-0,815 (0,553)	2,057 (1,233)	1,462 (0,622)	0,2154
Crown Corvida	0,284 (0,142)	0,339 (0,072)	-0,469 (0,064)	-1,146 (0,142)	-0,331 (0,073)	0,3015
Sylvioidea	-0,191 (0,067)	-0,243(0,036)	0,235 (0,032)	0,435 (0,067)	0,470 (0,037)	0,1020
Muscipoidea	-0,061 (0,139)	-0,259 (0,079)	1,770 (0,069)	0,129 (0,140)	-0,180 (0,080)	0,1882
Passeroidea	-0,201 (0,075)	0,100 (0,040)	-0,377 (0,037)	0,011 (0,075)	0,143 (0,041)	0,1544

4.3. Globální vztah dichromatismu a nadmořské výšky

Vztah dichromatismu a nadmořské výšky na globální úrovni jsem analyzovala zvlášť pro oblast tropů a subtropů (obr. 4), a mírných a polárních pásů (obr. 5). V případě tropické oblasti nevykazuje dichromatismus signifikantní vztah k nadmořské výšce (tab. 5). Pro oblast mírných pásů dichromatismus mírně roste s rostoucí nadmořskou výškou.



Obr. 4: Vztah dichromatismu a nadmořské výšky na globální úrovni pro oblast tropů a subtropů.



Obr. 5: Vztah dichromatismu a nadmořské výšky na globální úrovni pro oblast mírných a polárních pásů.

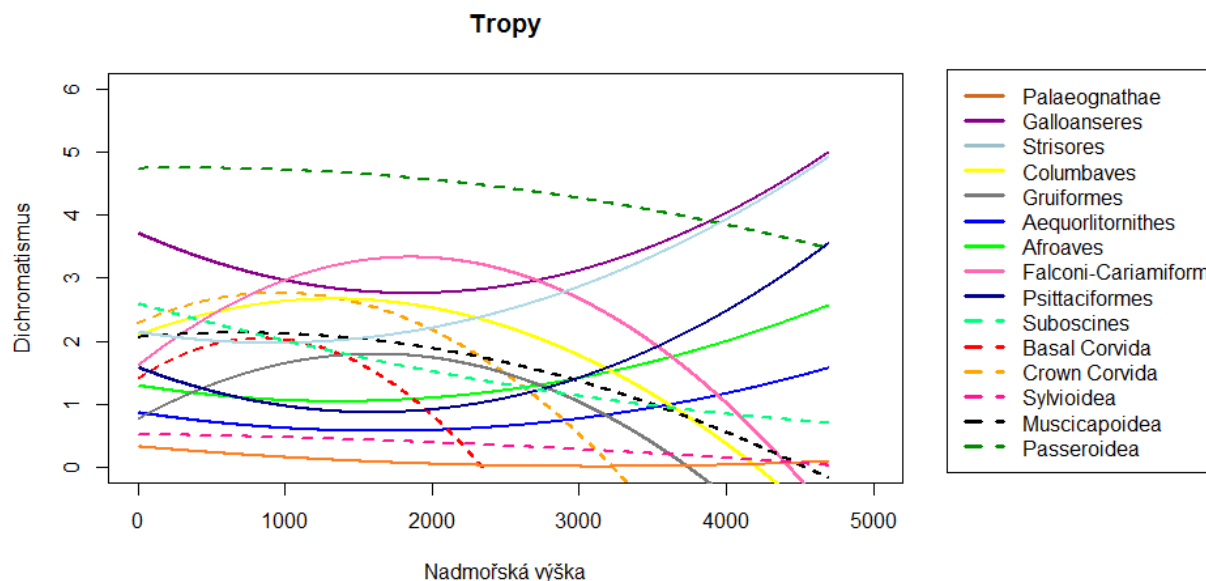
Tab. 5: Výsledky analýzy pro vztah globálního dichromatismu a nadmořské výšky. (*Intercept* – udává průměrný dichromatismus v tropech. *Nadm. výška* – nadmořská výška s lineárním efektem pro oblast tropů. Kladná hodnota udává stoupající dichromatismus s nadmořskou výškou, záporná hodnota udává klesající dichromatismus s nadmořskou výškou. *Nadm. výška²* – nadmořská výška s kvadratickým efektem pro oblast tropů. Kladná hodnota udává konvexní zakřivení, záporná hodnota konkávní zakřivení. *Pásmo (temperát)* – hodnota udává, o kolik se intercept pro temperátní oblasti liší od tropické oblasti. *Nadm. výška * Pásmo (temp.)* – interakce nadmořské výšky s lineárním efektem pro temperátní oblasti. Hodnota udává, o kolik se směrnice (sklon) křivky liší od tropické oblasti. *Nadm. Výška²* Pásmo (temp.)* – interakce nadmořské výšky s kvadratickým efektem pro oblasti temperátů. Hodnota udává, o kolik se zakřivení křivky liší od tropické oblasti.). Model vysvětluje (Multiple R-squared) 22,94 % variability. Statisticky průkazné výsledky (na hladině 0,05) znázorněny tučně.

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,987	0,006	322,657	< 0,001
Nadm.výška	0,012	0,011	1,101	0,271
Nadm.výška ²	-0,008	0,004	-1,952	0,051
Pásmo (temperát)	0,508	0,007	66,485	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,034	0,013	2,662	0,008
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,008	0,004	-1,797	0,072

4.4.Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé skupiny

Vztah dichromatismu a nadmořské výšky analyzovaný zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny se liší nejen mezi těmito skupinami, ale také mezi regiony (tab. 6; obr. 6 a 7).

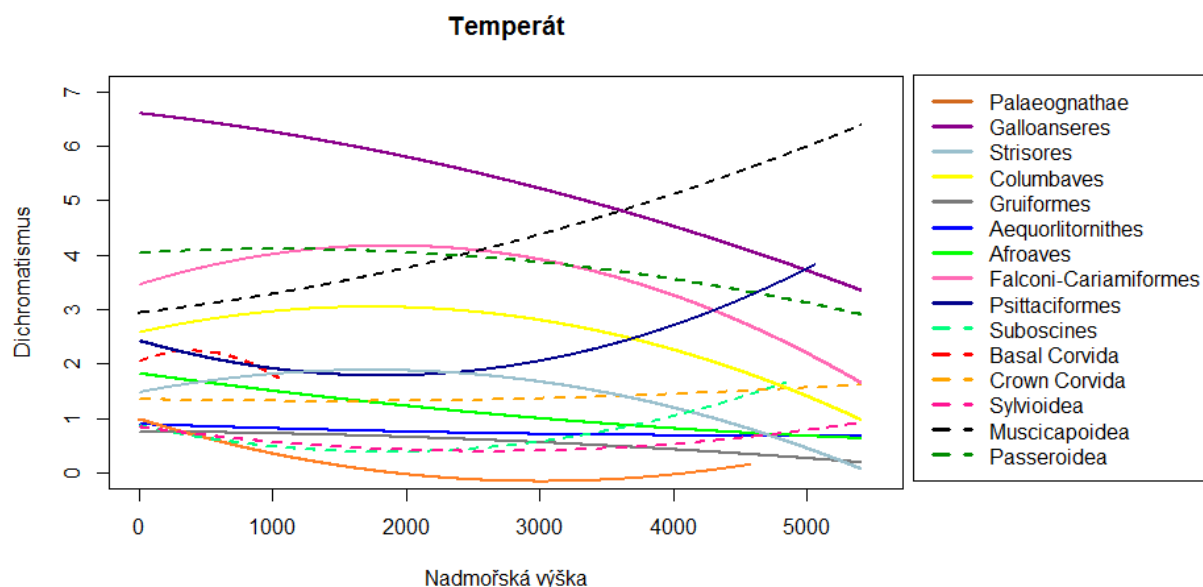
Pro tropickou a subtropickou oblast můžeme trend rostoucího dichromatismu s nadmořskou výškou najít u pěti skupin z patnácti (tab. 6; obr. 6). Jedná se o skupiny Columbaves, Gruiformes, Falconiformes + Cariamiformes, Basal Corvida a Crown Corvida. Naopak, signifikantně klesající dichromatismus s rostoucí nadmořskou výškou najdeme u skupin Palaeognathae, Galloanseres, Strisores, Aequorlitorornithes, Afroaves, Suboscines a Sylvioidea. U skupin Psittaciformes, Muscicapoidae a Passeroidea neexistuje mezi dichromatismem a nadmořskou výškou žádný signifikantní vztah.



Obr. 6: Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé taxonomické skupiny pro tropickou oblast. Přerušovanou čarou jsou znázorněny skupiny náležící k řádu pěvců (*Passeriformes*).

Pro oblast mírných a polárních pásů (obr. 7), dichromatismus spolu s nadmořskou výškou signifikantně roste také u pěti skupin, podobně jako u tropické oblasti. Jedná se také o skupiny Columbaves, Falconiformes + Cariamiformes a Basal Corvida. Na rozdíl od tropů, v mírných pásích dichromatismus s nadmořskou výškou roste také u skupin Strisores a Muscicapoidea. Pro všechny ostatní skupiny dichromatismus s rostoucí nadmořskou výškou klesá. Pro oblast mírných a polárních pásů je tedy typičtější, že dichromatismus s rostoucí nadmořskou výškou klesá.

Grafy závislosti mezi nadmořskou výškou a dichromatismem pro jednotlivé skupiny spolu s detailní statistickou analýzou se nachází v příloze č. 3.



Obr. 7.: Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé taxonomické skupiny pro oblast mírných a polárních pásů. Přerušovanou čarou jsou znázorněny skupiny náležící k řádu pěvců (*Passeriformes*).

Tab. 6: Výsledky analýzy pro vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé taxonomické skupiny. V tabulce se nachází odhad parametru a v závorce jeho střední chyba (SE). Veškeré statistické hodnoty pro všechny skupiny se potom nachází v příloze č. 3. Statisticky průkazné výsledky (na hladině 0,05) znázorněny tučně.

	Nadm. Výška	Nadm. Výška ²	Pásno (temp.)	N.V. * Pásno (temp.)	N.V. ² * Pásno (temp.)	R ²
Palaeognathae	-0,111 (0,024)	0,014 (0,006)	0,392 (0,029)	-0,303 (0,046)	0,041 (0,012)	0,1191
Galloanseres	-0,535 (0,052)	0,150 (0,019)	3,196 (0,035)	0,280 (0,059)	-0,181 (0,020)	0,3559
Strisores	-0,097 (0,027)	0,110 (0,010)	-0,279 (0,024)	0,324 (0,036)	-0,182 (0,117)	0,0513
Columbaves	0,374 (0,029)	-0,196 (0,013)	0,353 (0,023)	-0,096 (0,038)	0,102 (0,014)	0,0566
Gruiformes	0,635 (0,026)	-0,235 (0,010)	-0,624 (0,019)	-0,663 (0,032)	0,226 (0,011)	0,0859
Aequorlornithes	-0,179 (0,011)	0,062 (0,004)	0,145 (0,008)	0,120 (0,013)	-0,056 (0,005)	0,0320
Afroaves	-0,162 (0,026)	0,075 (0,011)	0,511 (0,019)	-0,073 (0,032)	-0,062 (0,012)	0,0579
Falconiformes, Cariamiformes	0,965 (0,046)	-0,275 (0,017)	1,329 (0,032)	-0,567 (0,054)	0,164 (0,018)	0,1527
Psittaciformes	-0,406 (0,041)	0,124 (0,013)	0,919 (0,049)	0,066 (0,080)	-0,038 (0,021)	0,0907
Suboscines	-0,380 (0,026)	0,021 (0,007)	-1,636 (0,027)	0,140 (0,039)	0,039 (0,012)	0,4650
Basal Corvida	0,249 (0,039)	-0,047 (0,008)	0,492 (0,047)	-0,161 (0,060)	-0,015 (0,030)	0,1198
Crown Corvida	0,307 (0,030)	-0,283 (0,18)	-1,352 (0,022)	-0,329 (0,036)	0,294 (0,019)	0,1925
Sylvioidea	-0,039 (0,019)	-0,008 (0,008)	0,178 (0,013)	-0,163 (0,022)	0,044 (0,009)	0,0337
Muscicapoidea	0,025 (0,042)	-0,082 (0,018)	0,994 (0,030)	0,245 (0,049)	0,120 (0,019)	0,1485
Passeroidea	-0,023 (0,020)	-0,036 (0,007)	-0,648(0,015)	0,068 (0,024)	0,002 (0,008)	0,1367

Celkově vzato, dichromatismus roste s rostoucí nadmořskou výškou pro tři skupiny - Columbaves, Falconiformes + Cariamiformes a Basal Corvida. Klesající dichromatismus spolu s rostoucí nadmořskou se týká skupin Palaeognathae, Galloanseres, Aequorlornithes, Afroaves, Suboscines a Sylvioidea.

5. DISKUZE

5.1. Globální vztah dichromatismu a zeměpisné šířky

Na globální úrovni vykazuje dichromatismus silný vztah k zeměpisné šířce. Ptáci jsou nejméně dichromatičtí na jihu jižní polokoule a odtud hodnoty dichromatismu postupně narůstají k rovníku. Od rovníku dichromatismus roste dále na sever, kde v arktických oblastech severní polokoule nabývá nejvyšších hodnot. Tyto moje výsledky se částečně liší od výsledků jiných studií (např.: Bailey, 1978; Scott & Clutton-Brock, 1989; Johnson, et al., 2013; Dale, et al., 2015). Tyto studie našly vztah rostoucího dichromatismu se zeměpisnou šířkou jak pro jižní, tak i pro severní polokouli. Je nutné podotknout, že výše zmíněné studie se zabývaly pouze určitou skupinou ptáků, a tedy v globálním měřítku by mohly dojít k jiným závěrům.

Další studie (např.: Fitzpatrick, 1994; Friedman, et al., 2009; Simpson, et al., 2015) také potvrdily vztah rostoucího dichromatismu s latitudou pro určité skupiny, ale tentokrát ve vztahu k migraci. Migrující druhy jsou s větší pravděpodobností dichromatické. Evoluce migračního chování může ovlivnit evoluci dichromatismu několika způsoby. Dichromatismus může vzniknout ztrátou zbarvení samic (Friedman, et al., 2009; Simpson, et al., 2015). Tato ztráta zbarvení může být způsobena zvýšenou predací, které jsou ptáci vystaveni během migrace (Simpson, et al., 2015). S rostoucí migrační vzdáleností také roste riziko predace. Simpson et al. (2015) u skupiny *Parulidae* zjistil, že migrační vzdálenost signifikantně předpovídá míru dichromatismu. Ztráta výrazného samičího zbarvení může být také důsledek nepřítomnosti selekčních tlaků pro signalizaci (Friedman, et al., 2009). Samice migrujících druhů nemusí investovat do obrany teritoria, jako samice sedentárních druhů. Samice z výrazného zbarvení tedy neprofitují, a tudíž ho ztrácejí. Naopak samci migrujících druhů mohou být pod vlivem silného pohlavního výběru. Jednak kvůli vnitropohlavní kompetici o preferovaná stanoviště, která musí být ustanovena v krátké době (Rubolini, et al., 2004; Dunn, et al., 2015), ale také kvůli nutnosti rychle vytvořit pár, neboť každé zdržení redukuje reprodukční úspěch (Fitzpatrick, 1994). Ornamenty a výrazné zbarvení samců se tedy uplatňují jako signály kvality a napomáhají rychlejšímu vytvoření páru (Cardoso, et al., 2014). Monochromatismus migrujících druhů může být podpořen v případě, že se zbarvení či ornamenty uplatňují v sociální selekci či vzájemném pohlavním výběru (Dunn, et al., 2015).

Některé studie našly vztah mezi mírou mimopárových kopulací a mírou pohlavního dichromatismu (Owens & Hartley, 1998; Dunn, et al., 2015). Zároveň většina hypotéz předpokládá více mimopárových kopulací v mírném pásu než v tropech (Macedo, et al., 2008; Martin, et al., 2009). Výjimkou jsou sezónní tropické habitaty, kde míra mimopárových kopulací může být vysoká (Macedo, et al., 2008). Vyšší míra mimopárových kopulací ve vyšších zeměpisných šířkách může být způsobena synchronním hnízděním, které je podpořeno krátkou rozmnožovací sezónou. Synchronně mohou hnízdit i ptáci v tropických oblastech v sezónních biotopech (Garamszegi, et al., 2008), a tedy i zde může narůst míra mimopárových kopulací. Pokud je denzita rozmnožujících se jedinců vyšší, mají ptáci větší možnosti pro mimopárové kopulace. Tropické druhy se rozmnožují v nižších denzitách než temperátní druhy, s výjimkou sezónních tropických habitatů, kde druhy mohou vytvářet agregace a míra mimopárových kopulací zde může být vysoká (Macedo, et al., 2008). Hypotéza rychlé tvorby páru předpokládá vyšší míru mimopárových kopulací u druhů, které si musí rychle najít partnera. To se týká zejména migrujících druhů, které si po přiletu na stanoviště musí rychle najít partnera. Krátký čas k výběru partnera může vést k vytváření „nekvalitních“ vztahů. Mimopárové kopulace potom mohou vést ke zvýšení vlastního reprodukčního úspěchu, neboť mimopárová mláďata mají lepší přežívání, vylétají v lepší kondici a mají větší reprodukční úspěch za život, než jejich polosourozenci (Botero & Rubenstein, 2012). Míra mimopárových kopulací může být také vyšší u druhů, u kterých je mortalita dospělců vysoká. Vyšší mortalita dospělců se předpokládá v severním mírném pásu (Martin, 1996; Peach, et al., 2001). Pro tyto druhy je každý rozmnožovací pokus cenný, neboť by se dalšího nemuseli dožít, a tedy do současného rozmnožování investují více a více vyhledávají mimopárové kopulace (Botero & Rubenstein, 2012). Zároveň více variabilní prostředí temperátních oblastí může favorizovat chování, které vede ke zvýšení genetické diverzity mezi potomky.

Pro tropické ptáky jsou typické znaky tzv. tropické životní historie, která je charakterizována malými snůškami, velkým přežíváním dospělců i mláďat, menším reprodukčním úsilím a životem v poměrně stabilním prostředí (Martin, 1996). S rostoucí vzdáleností od rovníku roste především sezónnost prostředí, zvyšuje se úmrtnost dospělců a úsilí vynaložené do reprodukce, zvětšují se také snůšky (Martin, et al., 2009). Přesto se působení přírodních vlivů, které formují znaky životní historie na jižní a severní polokouli liší. Na jižní polokouli, v porovnání se severní, mají ptáci prodlouženou délku života, což může vést k menšímu reprodukčnímu úsilí těchto druhů (Martin, et al., 2000; Ghalambor & Martin, 2001;

Peach, et al., 2001). Snůšky těchto druhů jsou ve srovnání se severskými druhy relativně malé (Jetzt, et al., 2008). Rodiče jižních druhů také při ohrožení chrání více sebe, zatímco severské druhy více investují do ochrany mláďat (Ghalambor & Martin, 2001). Tropické a jižní druhy mají větší přežívání, ale menší plodnost (Martin, 1996; Peach, et al., 2001). Snížené reprodukční úsilí jižních a tropických ptáků ale může vést k větším rodičovským investicím do menšího počtu mláďat, což zvyšuje jejich přežívání (Martin, 1996). Větší rodičovské investice jsou obecně spojovány s redukováným pohlavním dichromatismem. Tyto rozdíly v přežívání dospělců a plodnosti poměrně dobře vysvětluje sezónnost prostředí (Peach, et al., 2001). Přítomnost náročných období v severním temperátu omezuje životnost ptáků, a ti se tedy snaží co nejvíce investovat do současného rozmnožování (Jetzt, et al., 2008). Zároveň v tomto náročném a sezónně variabilním prostředí roste síla pohlavního výběru prostřednictvím samičí volby (Weir & Wheatcroft, 2011; Cardoso, et al., 2014). V souladu s tím Johnson, et al. (2013) zjistili, že sezónní habitaty jsou obývány dichromatickými druhy čeledi *Maluridae*, zatímco monochromatické druhy jsou v tropech.

Větší sezónnost severní polokoule, na rozdíl od jižní, je podpořena velmi malým vlivem oceánského klimatu, který mírní klimatické výkyvy na pevnině (Cardillo, 2002). Také glaciace během Pleistocénu byla rozsáhlejší a náročnější na severu než na jihu. Glaciální cykly vedly k fragmentaci a divergenci populací (Martin, et al., 2009). Rychlý sekundární kontakt oddělených populací a větší překryv rozmnožovacích areálů způsobil rychlejší evoluci a divergenci barevných vzorů (Martin, et al., 2009; Weir & Wheatcroft, 2011). Druhy žijící v sympatrii s příbuznými liniemi jsou pod zvýšenou selekcí pro mechanismy, které zajišťují rozpoznání druhu (Figuerola & Green, 2000). Právě zbarvení je důležitým mechanismem v rozpoznávání druhů a funguje také jako reprodukční bariéra (Figuerola & Green, 2000; Weir & Wheatcroft, 2011). Důležité je především zbarvení samce, které je pod vlivem pohlavního výběru díky volbě samic a kompetici mezi samci (Seddon, et al., 2013; Cardoso, et al., 2014). Pohlavní výběr je tedy silný diversifikační mikroevoluční proces, který může podporovat speciace mezi vzdálenými populacemi (McLain, et al., 1999; Price & Whalen, 2009). Ačkoliv se obecně předpokládá, že speciace probíhá rychleji v tropech, je zde potřeba delší čas, než dojde k vytvoření reprodukční bariéry (Martin & Tewksbury, 2008).

Předpokládá se tedy, že druhy s větším areálem a žijící v sympatrii jsou častěji dichromatické, aby se vyhnuly hybridizaci (Badyaev & Hill, 2003; Figuerola & Green, 2000). McNaught & Owens (2002) ale zjistili, že druhy žijící v sympatrii více divergentní nejsou. Poukazují na to, že na evoluci zbarvení mají vliv spíše světelné podmínky daného habitatu než

sympatrie. Je tedy možné, že na evoluci zbarvení příbuzných druhů se může podílet nejen jejich sympatrické rozšíření, ale jistý vliv mohou mít také signalizační podmínky daného habitatu. Badyaev & Ghalambor (1998) a Figuerola & Green (2000) našli pozitivní vztah mezi velikostí areálu a pohlavním dichromatismem. Průměrná velikost areálu pro ptáky roste od jihu k severu na jižní i severní polokouli (Orme, et al., 2006), podobně jako mnou získané průměrné hodnoty dichromatismu pro ptáky na globální úrovni. Lze tedy konstatovat, že více dichromatické druhy mají tendenci mít větší geografické areály.

Hodnoty průměrného dichromatismu na ostrovech jsou výrazně nižší než hodnoty dichromatismu na pevnině (viz. Výsledky). K témuž závěru, že ostrovní druhy jsou obecně méně výrazné a spíše jednotvárné než druhy pevninské, došel i Grant (1965). Diverzita signálů u ostrovních populací může klesat vlivem genetického driftu, nebo díky efektu zakladatele (McLain, et al., 1999; Figuerola & Green, 2000; Wiens, 2001). Také malá genetická variabilita v pohlavních znacích mezi jednotlivci u malých ostrovních populací může snižovat sílu pohlavního výběru, a tedy vést k redukci ornamentů (Figuerola & Green, 2000). Množství blízce příbuzných druhů na ostrovech je malé, a tedy ostrovní populace může být osvobozena od selekčních tlaků zajišťujících rozpoznávání druhu (Badyaev & Hill, 2003).

5.2. Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé skupiny

Vztah dichromatismu a zeměpisné šířky se mezi jednotlivými skupinami značně liší. Tyto rozdíly mezi jednotlivými skupinami budou nejspíše dány jejich unikátními vlastnostmi a evoluční historií.

Nízké hodnoty průměrného dichromatismu u skupiny *Aequorlitorornithes* budou pravděpodobně způsobeny vlivem pohlavního výběru, který působí na obě pohlaví a byl prokázán u některých mořských ptáků (Doutrelant, et al., 2013). U skupiny *Galloanseres* jsem našla vztah rostoucího dichromatismu se zeměpisnou šířkou na obou polokoulích. Ke stejnému závěru také došli Scott & Clutton-Brock (1989) u čeledi *Anatidae*. Evoluce dichromatismu je u řádu *Anseriformes* spojována s evolucí párovacího systému lišícího se od monogamie, s většími rozmnožovacími areály a sympatrickým rozšířením (Figuerola & Green, 2000). Druhy, které vytváří delší svazky, jsou naopak spíše monochromatické.

Bailey (1978) našel pro severoamerické pěvce pozitivní vztah mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou. Také Dale et al. (2015) našel tento vztah, ačkoliv již pro všechny druhy pěvců. Dichromatismus spojuje s migrací, sociální polygynií a s ne-tropickými znaky životní historie – velikostí snůšky a sezónním prostředím. Moje výsledky pro skupiny náležící k pěvcům jsou pro každou tuto skupinu rozdílné a nelze říci, jaký vztah by byl mezi dichromatismem a latitudou globálně pro pěvce. Výrazný dichromatismus v tropech u skupiny Suboscines bude pravděpodobně ovlivněn přítomností dichromatických čeledí s tropickým rozšířením, kdy část těchto druhů je lekujících (Del Hoyo & Christie, 2004). Tento typ párovacího systému bývá často spojován s evolucí dichromatismu (např.: Dunn, et al., 2001).

5.3. Globální vztah dichromatismu a nadmořské výšky

Vztah dichromatismu a nadmořské výšky jsem analyzovala zvláště pro oblast tropů a subtropů, a mírných a polárních pásů. V tropické oblasti nevykazuje dichromatismus žádný signifikantní vztah k nadmořské výšce. V oblasti mírných pásů dichromatismus mírně roste s rostoucí nadmořskou výškou, ačkoliv velikost efektu je velmi malá.

Pro vyšší nadmořské výšky jsou typické nižší teploty, fluktuace v potravní dostupnosti, větší sezónnost a kratší rozmnožovací sezóna (Badyaev, 1997; Badyaev & Ghalambor, 2001; Hille & Cooper, 2015). Tyto podmínky jsou velmi podobné ve všech horách napříč zeměpisnou šířkou (Hille & Cooper, 2015). Mění se podmínky s rostoucí nadmořskou výškou mohou tedy ovlivnit párovací systém či míru mimopárových kopulací, a tím sílu pohlavního výběru a tedy vývoj pohlavních ornamentů (Badyaev & Ghalambor, 2001; Snell-Rood & Badyaev, 2008; Bonier, et al., 2014).

Intenzitu pohlavního výběru s rostoucí nadmořskou výškou se snaží vysvětlit dvě relativně protichůdné hypotézy (Bonier, et al., 2014). První je hypotéza synchronního hnízdění, která předpokládá vyšší míru mimopárových kopulací, a tedy intenzitu pohlavního výběru, u druhů s krátkou rozmnožovací sezónou a synchronním hnízděním (Garamszegi, et al., 2008; Macedo, et al., 2008; Bonier, et al., 2014). Délka rozmnožovací sezóny klesá s rostoucí nadmořskou výškou (Boyle, et al., 2015). Ve vyšších zeměpisných šířkách je omezena teplotou, směrem k rovníku se toto omezení však zmenšuje. Sezónnost tropických vyšších nadmořských výšek je naopak dána relativně pravidelnými obdobími dešťů (Boyle, et al., 2015). Peh, et al. (2012) poukazuje na silnou sezónnost potravy v horských tropických lesech, která ovlivňuje

rozmnožování ptáků a vede tak k větší synchronizaci hnízdění u horských specialistů. Synchronní hnízdění ve vyšších nadmořských výškách tedy může podporovat mimopárové kopulace, a tedy i síla pohlavního výběru a pohlavní dichromatismus mohou narůstat.

Na druhou stranu, chladnější klima, vzdálené potraviny a hnízdní plochy mohou zvýhodňovat biparentální péči o potomstvo, neboť samice tuto péči není schopna zajistit sama (Badyaev, 1997; Snell-Rood & Badyaev, 2008; Bonier, et al., 2014). Reprodukční úspěch samce i samice tedy může více záviset na péči o potomky než na mimopárových kopulacích (Snell-Rood & Badyaev, 2008). Také samci, pokud více investují do mláďat, potřebují větší ujistění v otcovství a mají méně času k vyhledávání mimopárových kopulací (Macedo, et al., 2008; Bonier, et al., 2014). Tato hypotéza předpokládá menší intenzitu pohlavního výběru ve vyšších nadmořských výškách, která by měla vést k menšímu pohlavnímu dichromatismu.

Protože jsem našla různé výsledky ve vztahu dichromatismu a nadmořské výšky v tropické oblasti a v oblasti mírných pásů, je možné, že v každé oblasti působí selekční tlaky rozdílně. Bonier, et al. (2014) nenašli žádnou výraznou změnu v míře mimopárových kopulací s rostoucí nadmořskou výškou pro tropické druhy čeledi *Emberizidae*. Pokud by byl pohlavní dichromatismus indukovaný zejména mírou mimopárových kopulací, pak by moje výsledky byly ve shodě s výsledky Bonier, et al. (2014), které naznačují, že síla pohlavního výběru se s rostoucí nadmořskou výškou v tropech nemění. Bonier et al. (2014) vysvětlují tento vztah tím, že potřeba otcovské péče nevyváží benefity z mimopárových kopulací. Pro ptáky ve vyšších zeměpisných šířkách naopak našli klesající míru mimopárových kopulací s nadmořskou výškou, a předpokládají větší potřebu otcovské péče a tedy redukovanou sílu pohlavního výběru. Ke stejným závěrům došli také Badyaev (1997), Badyaev & Ghalambor (2001) a Snell-Rood & Badyaev (2008) u podčeledi *Carduelinae*, pro kterou pohlavní dichromatismus s nadmořskou výškou klesá. Já jsem u ptáků mírných a arktických oblastí našla pozitivní vztah mezi dichromatismem a nadmořskou výškou. Je tedy možné, že krátká rozmnožovací sezóna a synchronní hnízdění podporuje vyšší intenzitu pohlavního výběru, která však může být kompatibilní s větší otcovskou péčí (Bonier, et al., 2014). Výraznost samců nemusí být omezena ani přírodním výběrem, neboť se ve vyšších nadmořských výškách předpokládá menší riziko predace (Martin, 1996; Boyle, et al., 2015). Hille & Cooper (2015) při studiu životních historií u ptáků vyšších nadmořských výšek zhodnotil, že ačkoliv tyto ptáci mají menší snůšky (také Badyaev, 1997; Badyaev & Ghalambor, 2001; Boyle, et al., 2015) a větší přežívání,

alokují více energie do méně rozmnožovacích pokusů, což může podporovat vyšší intenzitu pohlavního výběru. Také v náročném a sezónně variabilním prostředí se předpokládá větší síla pohlavního výběru prostřednictvím samičí volby (Weir & Wheatcroft, 2011; Cardoso, et al., 2014).

5.4. Vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé skupiny

Míra dichromatismu s rostoucí nadmořskou výškou pro většinu skupin klesá v oblasti tropů i mírných pásů. Pozitivní vztah mezi dichromatismem a nadmořskou výškou se týká třetiny skupin napříč zeměpisnou šířkou. Přestože jsou některé vztahy mezi dichromatismem a nadmořskou výškou statisticky signifikantní, velikost efektu je poměrně malá, a tedy dichromatismus se příliš nemění.

Pro většinu ptáků žijících ve vyšších nadmořských výškách bude pravděpodobně k úspěšné reprodukci důležitá otcovská péče. Větší otcovská péče vede k redukci pohlavních ornamentů a redukci dichromatismu (Badyaev & Ghalambor, 2001). Alternativně, energetické a časové výdaje spojené s otcovskou péčí mohou snížit energii a čas dostupný pro pelichání, a tím vývoje pohlavních znaků (Badyaev, 1997). Přesto u některých skupin mohou ekologické podmínky vyšších nadmořských výšek zvýhodňovat vyšší intenzitu pohlavního výběru, a tím pohlavní dichromatismus.

5.5. Metodické problémy

Při interpretaci výsledků je nutné si uvědomit, že během analýz nebyla brána zřetel na prostorovou autokorelaci dat, ani na explicitní fylogenetické vztahy mezi druhy (viz. Metodika), a tedy získané výsledky mohou být tímto faktorem ovlivněny.

Výsledky mohou také podléhat jistému zkreslení u skupin, u kterých je běžná UV reflektance - především řády *Passeriformes* a *Psittaciformes* (Burns & Shultz, 2012). Studie Eaton (2005), Eaton (2007), Burns & Shultz (2012) se zaměřily na skrytý dichromatismus u vybraných pěvců, kteří jsou z lidského pohledu monochromatictí. Monochromatismus potvrdily ale jen u méně než 10 % sledovaných druhů. Na druhou stranu, i Burns & Shultz

(2012) potvrzuje, že ptáci, kteří z lidského hlediska vypadají monochromaticky, mají tendenci mít menší hodnoty dichromatismu měřeného objektivními metodami. Signifikantní korelaci mezi kvantitativním měřením pohlavního dichromatismu pomocí spektrofotometru a lidským hodnocením dichromatismu našly i studie Armenta et al. (2008) a Seddon et al. (2010). Seddon et al. (2010) také konstatuje, že pro čeleď *Thamnophilidae* je UV dichromatismus minoritní, podobně jako u jiných ptáků žijících v husté vegetaci. UV odrazivost je velmi malá také u per zbarvených černě, šedě, hnědě nebo rezavě, a tedy lidé i ptáci vnímají tyto barvy velmi podobně (Mullen & Pohland, 2008; Seddon, et al., 2010; Burns & Shultz, 2012). Také Dale et al. (2015) prokázal spolehlivou korelaci mezi zbarvením ptáků v tabulích v sérii HBW a zbarvením získaným spektrofotometricky z muzejních exemplářů, a to včetně pěvců. Jiná studie téměř u tisícovky studovaných druhů napříč všemi řády ptáků, ačkoliv se zaměřením především na druhy mimo pěvce, nenašla pro zkoumané druhy žádný skrytý dichromatismus (Mullen & Pohland, 2008). Tito autoři také uvádějí, že pro druhy z řádů *Struthioniformes*, *Tinamiformes*, *Craciformes*, *Turniciformes*, *Apodiformes*, *Strigiformes* a *Bucerotiformes* hraje UV odrazivost v intraspecifické komunikaci minoritní roli.

Dále některé výrazné jevy v mapkách dichromatismu u jednotlivých skupin i v globální mapce, především pak charakter dichromatismu v pouštích, může být silně ovlivněn malým množstvím druhů, které zde žijí. Podobně může být ovlivněn i charakter dichromatismu na mapě u skupiny *Falconiformes* + *Cariamiformes*, kde se střídají oblasti s různou mírou dichromatismu. Tato skupina je celkově tvořena poměrně málo druhy. Tento jev je třeba brát do úvahy při interpretaci výsledků. Na druhou stranu není pravděpodobně tak významný, aby ovlivnil celkové závěry této práce.

6. ZÁVĚR

Pohlavní dichromatismus ptáků má vztah k zeměpisné šířce. Navzdory očekávání, že dichromatismus roste od rovníku směrem k pólům, jsem tento vztah našla jen na severní polokouli. Na jižní polokouli dichromatismus naopak roste od pólu k rovníku. Tento rozdíl v míře dichromatismu mezi jednotlivými polokoulemi bude pravděpodobně způsobený jejich rozdílnou historií, která formovala selekční tlaky působící na avifaunu. Také větší sezónnost severní polokoule na rozdíl od jižní může přispívat k silnějšímu pohlavnímu výběru, a tím k větší míře dichromatismu na severu než na jihu. Na evoluci dichromatismu dále může mít vliv také migrační chování a mimopárové kopulace. Průměrný dichromatismus je nižší na ostrovech než na pevnině, pravděpodobně v důsledku efektu zakladatele nebo vlivem genetického driftu.

Mezi jednotlivými taxonomickými skupinami se ale vztah mezi dichromatismem a zeměpisnou šířkou liší. Tyto rozdíly budou pravděpodobně způsobeny unikátními vlastnostmi a evoluční historií jednotlivých skupin.

Pohlavní dichromatismus ptáků nemá v tropech vztah k nadmořské výšce. Je možné, že síla pohlavního výběru se s rostoucí nadmořskou výškou v tropech nemění. V mírných a arktických oblastech dichromatismus s rostoucí nadmořskou výškou mírně roste, ale velikost efektu je velmi malá. Tento vztah může být ovlivněn typem použité analýzy a je možné, že při využití důslednější analýzy by dichromatismus neměl vztah k nadmořské výšce i v mírných pásích. Výsledný pozitivní vztah mezi dichromatismem a nadmořskou výškou můžeme interpretovat tak, že náročné a sezónní prostředí vyšších nadmořských výšek vede k vyšší intenzitě pohlavního výběru, a tím k evoluci dichromatismu. Případně vyšší míra pohlavního výběru může být kompatibilní s větší otcovskou péčí, nebo výraznost samců není limitována predací.

Pro většinu taxonomických skupin je typické, že dichromatismus s rostoucí nadmořskou výškou klesá jak v tropické oblasti, tak především v oblastech mírných pásů. Pravděpodobně větší nutnost otcovské péče ve vyšších nadmořských výškách snižuje sílu pohlavního výběru. I přes to je pro některé skupiny typický pozitivní vztah mezi dichromatismem a nadmořskou výškou.

7. REFERENCE

- Armenta, J. K., Dunn, P. O. & Whittingham, L. A., 2008. Quantifying avian sexual dichromatism: a comparison of methods. *The Journal of Experimental Biology*, Svazek 211, pp. 2423-2430.
- Badyaev, A. V., 1997. Altitudinal variation in sexual dimorphism: A new pattern and alternative hypotheses. *Behavioral Ecology*, 8(6), pp. 675-690.
- Badyaev, A. V., 1997. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia*, Svazek 111, pp. 365-374.
- Badyaev, A. V. & Ghalambor, C. K., 1998. Does a trade-off exist between sexual ornamentation and ecological plasticity? Sexual dichromatism and occupied elevational range in finches. *OIKOS*, Svazek 82, pp. 319-324.
- Badyaev, A. V. & Ghalambor, C. K., 2001. Evolution of life-histories along elevation gradients: trade-off between parental care and fecundity. *Ecology*, 82(10), pp. 2948-2960.
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E., 2003. Avian Sexual Dichromatism in Relation to Phylogeny and Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, pp. 27-49.
- Bailey, S. F., 1978. Latitudinal gradients in colors and patterns of passerine birds. *The Condor*, 80(4), pp. 372-381.
- Barker, F. K. a další, 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *PNAS*, 101(30), pp. 11040-11045.
- BirdLife International and NatureServe (2011) *Bird species distribution maps of the world*. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.
- Bonier, F., Eikenaar, C., Martin, P. R. & Moore, I. T., 2014. Extrajair paternity rates vary with latitude and elevation in emberizid sparrows. *The American Naturalist*, 183(1), pp. 54-61.
- Botero, C. A. & Rubenstein, D. R., 2012. Fluctuating environments, sexual selection and the evolution of flexible mate choice on birds. *PLOS ONE*, 7(2).
- Boyle, A. W., Sandercock, B. K. & Martin, K., 2015. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis. *Biological Reviews*.

- Burns, K. J., 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): The role of female versus male plumage. *Evolution*, 52 (4), pp. 1219-1224.
- Burns, K. J. & Shultz, A. J., 2012. Widespread cryptic dichromatism and ultraviolet reflectance in the largest radiation of Neotropical Songbirds: Implications of accounting for avian vision in the study of plumage evolution. *The Auk*, 129(2), pp. 211-221.
- Cardillo, M., 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator?. *Journal of Animal Ecology*, Svazek 71, pp. 79-84.
- Cardoso, G. C., Batalha, H. R., Reis, S. & Lopes, R. J., 2014. Increasing sexual ornamentation during a biological invasion. *Behavioral Ecology*, 25(4), pp. 916-923.
- Clutton-Brock, T., 2007. Sexual Selection in Males and Females. *Science*, 318, pp. 1182-1885.
- Clutton-Brock, T., 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77, pp. 3-11.
- Dale, J. a další, 2015. The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. *Nature*.
- Del Hoyo, J. & Christie, D. W., 2004. *Handbook of the Birds of the World. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Doutrelant, C. a další, 2013. Coloration in Atlantic puffins and blacklegged kittiwakes: monochromatism and links to body condition in both sexes. *Journal of Avian Biology*, Svazek 44, pp. 451-460.
- Dunn, P. O., Armenta, J. K. & Whittingham, L. A., 2015. Natural and sexual selection act on different axes of variation in avian plumage color. *Science Advances*, 1 (2).
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A. & Pitcher, T. E., 2001. Mating system, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55(1), pp. 161-175.
- Eaton, M. D., 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *PNAS*, 102(31), pp. 10942-10946.
- Eaton, M. D., 2007. Avian visual perspective on plumage coloration confirms rarity of sexually monochromatic North American Passerines. *The Auk*, 124(1), pp. 155-161.
- Figuerola, J. & Green, J., 2000. The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes. *Functional Ecology*, Svazek 14, pp. 701-710.

- Fitzpatrick, S., 1994. Colourful migratory birds: Evidence for a mechanism other than parasite resistance for the maintenance of "good genes" sexual selection. *The Royal Society*, Svazek 257, pp. 155-160.
- Friedman, N. R., Hofmann, C. M., Kondo, B. & Omland, K. E., 2009. Correlated evolution of migration and sexual dichromatism in the New World Orioles (*Icterus*). *Evolution*, 63(12), pp. 3269-3274.
- Garamszegi, L. Z. a další, 2008. Latitudinal Distribution, Migration, and Testosterone Levels in Birds. *American Naturalist*, 172(4), pp. 533-546.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E., 2001. Fecundity survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, Svazek 292, pp. 494-497.
- Goymann, W. a další, 2004. Testosterone in Tropical Birds: Effects of Environmental and Social Factors. *The American Naturalist*, 164(3), pp. 327-334.
- Grant, P. R., 1965. Plumage and the evolution of birds on islands. *Systematic Biology*, 14(1), pp. 47-52.
- Hille, S. M. & Cooper, C. B., 2015. Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. *Biological Reviews*, Svazek 90, pp. 204-213.
- Hill, G. E., Inouye, C. Y. & Montgomerie, R., 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *The Royal Society*, Svazek 269, pp. 1119-1124.
- Hofmann, C. M., Cronin, T. W. & Omland, K. E., 2008. Evolution of sexual dichromatism. 2. Carotenoids and melanins contribute to sexual dichromatism in New World Orioles (*Icterus* spp.). *The Auk*, 125(4), pp. 790-795.
- Hofmann, C. M., Cronin, T. W. & Omland, K. E., 2008. Evolution of sexual dichromatism. 1. Convergent losses of elaborate female coloration in New World Orioles (*Icterus* spp.). *The Auk*, 125(4), pp. 778-789.
- Jarvis, E. D. e. a., 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), pp. 1320-1331.
- Jetzt, W., Sekercioglu, C. H. & Boehning-Gaese, K., 2008. The worldwide Variation in Avian Clutch Size across Species and Space. *PLOS Biology*, 6(12), pp. 2650-2657.

- Johnson, A. E., Price, J. J. & Pruett-Jones, S., 2013. Different modes of evolution in males and females generate dichromatism in fairy-wrens (Maluridae). *Ecology and evolution*, 3(9), pp. 3030-3046.
- Jönsson, K. & Fjeldsa, J., 2006. A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves:Passeri). *Zoologica Scripta*, 35(2), pp. 149-186.
- Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L. & Komdeur, J., 2007. The evolution of mutual ornamentation. *Animal Behaviour*, Svazek 74, pp. 657-677.
- Macedo, R. H., Karubian, J. & Webster, M. S., 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: Are tropical birds different?. *The Auk*, 125(4), pp. 769-777.
- Martin, P. R., Montgomerie, R. & Logheed, S. C., 2009. Rapid sympatry explains greater color pattern divergence in high latitude birds. *Evolution*, 64(2), pp. 336-347.
- Martin, P. R. & Tewksbury, J. J., 2008. Latitudinal variation in subspecific diversification of birds. *Evolution*, 62(11), pp. 2775-2788.
- Martin, T. E., 1996. Life-history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know?. *Journal of Avian Biology*, 27(4), pp. 263-272.
- Martin, T. E. & Badyaev, A. V., 1996. Sexual dichromatism in birds: Importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution*, 50(6), pp. 2454-2460.
- Martin, T. E. a další, 2000. Parental care and clutch sizes in north and south american birds. *Science*, Svazek 287, pp. 1482-1485.
- McLain, D. K., Moulton, M. P. & Sanderson, J. G., 1999. Sexual selection and extinction: The fate of plumage-dimorphic and plumage-monomorphic birds introduced onto islands. *Evolutionary ecology research*, Svazek 1, pp. 549-565.
- McNaught, M. K. & Owens, I. P. F., 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds: Species recognition or light environment?. *Journal of Evolution Biology*, Svazek 15, pp. 505-514.
- Mullen, P. & Pohland, G., 2008. Studies on UV reflection in feathers of some 1000 bird species: Are UV peaks in feathers correlated with violet-sensitive and ultraviolet-sensitive cones?. *Ibis*, Svazek 150, pp. 59-68.
- Omland, K. E. & Lanyon, S. M., 2000. Reconstructing plumage evolution in Orioles (Icterus): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution*, 54(6), pp. 2119-2133.

- Orme, C. D. L. a další, 2006. Global Patterns of Geographic Range Size in Birds. *PLOS Biology*, 4(7), pp. 1276-1283.
- Owens, I. P. F. & Hartley, I. R., 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism?. *The Royal Society*, Svazek 265, pp. 397-407.
- Peach, W. J., Hanmer, D. B. & Oathley, T. B., 2001. Do southern african songbird live longer than their european counterparts?. *Oikos*, Svazek 93, pp. 235-249.
- Peh, K. S. H., Soh, M. C. K., Yap, C. A. M. & Sekercioglu, C. H., 2012. Correlates of elevational specialisation in southeast asian tropical birds. *The Raffles Bulletin of Zoology*, Svazek 25, pp. 249-257.
- Price, J. & Whalen, L., 2009. Plumage evolution in the Oropendolas and Caciques: Different divergence rates in polygynous and monogamous taxa. *Evolution*, 63(11), pp. 2985-2998.
- Prum, R. O. a další, 2015. A comprehensice phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, Svazek 526, pp. 569-573.
- R Core team 2015: A langure and enviromental for statistical computing. *R foundation for statistical computing*, Vídeň.
- Rosvall, K. A., 2011. Intrasexual competition in females: evidence for sexual selection?. *Behavioral Ecology*, 22, pp. 1131-1140.
- Rubolini, D., Spina, F. & Saino, N., 2004. Protandry and sexual dimorphism in trans-saharan migratory birds. *Behavioral Ecology*, 15(4), pp. 592-601.
- Scott, D. & Clutton-Brock, T., 1989. Mating systems, parasites and plumage dimorphism in waterfowl. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Svazek 26, pp. 261-273.
- Seddon, N. a další, 2013. Sexual selection accelerates signal evolution during speciation in birds. *Proceedings of the Royal Society B*, Svazek 280.
- Seddon, N., Merrill, R. M. & Tobias, J. A., 2008. Sexually Selected Traits Predict Patterns of Species Richness in a Diverse Clade of Suboscine Birds. *The American Naturalist*, 171(5), pp. 620-631.
- Seddon, N., Tobias, J. A., Eaton, M. & Ödeen, A., 2010. Human vision can provide a valid proxy for avian perception of sexual dichromatism. *The Auk*, 127(2), pp. 283-292.

- Simpson, R. K., Johnson, M. A. & Murphy, T. G., 2015. Migration and the evolution of sexual dichromatism: evolutionary loss of female coloration with migration among wood-warblers. *Proc. R. Soc. B*, Svazek 282.
- Smiseth, P. T. & Amundsen, T., 2000. Does female plumage coloration signal parental quality? A male removal experiment with the bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Behav. Ecol Sociobiol*, Svazek 47, pp. 205-212.
- Snell-Rood, E. C. & Badyaev, A. V., 2008. Ecological gradient of sexual selection: elevation and song elaboration in finches. *Oecologia*, Svazek 157, pp. 545-551.
- Soler, J. J. & Moreno, J., 2012. Evolution of sexual dichromatism in relation to nesting habits in European passerines: a test of Wallace's hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, pp. 1614-1622.
- Tobias, J. A., Montgomerie, R. & Lyon, B., 2012. The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 367, pp. 2274-2293.
- Weir, J. T. & Wheatcroft, D., 2011. A latitudinal gradient in rates of evolution of syllable diversity and song length. *Proceedings of the Royal Society B*, Svazek 278, pp. 1713-1720.
- Wiens, J. J., 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 16(9), pp. 517-523.

8. SEZNAM PŘÍLOH

Příloha č. 1.: Seznam literatury využité pro skórování dichromatismu.

Příloha č. 2.: Grafy, statistická analýza a mapky pro vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé taxonomické skupiny.

Příloha č. 3.: Grafy a statistická analýza pro vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé taxonomické skupiny.

Příloha č. 1.: Seznam literatury využitá pro skórování dichromatismu.

Angehr, G. R. & Dean, R., 2010. *The Birds of Panama: A field guide*. New York: Zona Tropical Publication.

Borrow, N. & Demey, R., 2014. *Birds of Western Africa*. Princeton: Princeton University Press.

Brown, L., Urban, E. & Newman, K., 1982. *The Birds of Africa: Vol. 1*. London: Academic Press.

Cramp, S. & Simmons, K., 1977. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic, Vol. 1: Ostrich to Ducks*. Oxford: Oxford University Press.

Del Hoyo, J., Elliot, A. & Christie, D. A., 2008. *Handbook of the Birds of the World. Volume 13: Penduline-tits to Shrikes*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliot, A. & Christie, D. A., 2010. *Handbook of the Birds of the World. Volume 15: Weavers to New World warblers*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J., 1992. *Handbook of the Birds of the World. Volume 1: Ostrich to Ducks*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J., 1996. *Handbook of the Birds of the World. Volume 3: Hoatzin to Auks*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A., 2003. *Handbook of the Birds of the World. Volume 8: Broadbills to Tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A., 2005. *Handbook of the Birds of the World. Volume 10: Cuckoo-shrikes to Thrushes*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A., 2006. *Handbook of the Birds of the World. Volume 11: Old World Flycatchers to Old World Warblers*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A., 2011. *Handbook of the Birds of the World. Volume 16: Tanagers to New World Blackbirds*. Barcelona: Lynx Edicions.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., 1994. *Handbook of the Birds of the World. Volume 2: New World Vultures to Guinea-fowl*. Barcelona: Lynx Edicions.

- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., 1997. *Handbook of the Birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., 1999. *Handbook of the Birds of the World. Volume 5: Barn-owls to Hummingbirds*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., 2001. *Handbook of the Birds of the World. Volume 6: Mousebirds to Hornbills*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., 2002. *Handbook of the Birds of the World. Volume 7: Jacamars to Woodpeckers*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. & Christie, D. A., 2013. *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J. & Christie, D. W., 2004. *Handbook of the Birds of the World. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J. & Christie, D. W., 2007. *The Handbook of the Birds of the World. Volume 12: Tits to Chickadees*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Del Hoyo, J. & Christie, D. W., 2008. *The Handbook of the Birds of the World. Volume 14: Bush-shrikes to Old World Sparrows*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Ferguson-Lees, J. & Christie, D. A., 2001. *Raptors of the world*. Princeton: Princeton University Press.
- Fry, C. & Keith, S., 2004. *The Birds of Africa: Vol. 7*. London: Academic Press.
- Higgins, P. J., 1999. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Vol. 4: Parrots to Dollarbird*. Melbourne: Oxford University Press.
- Holyoak, D. T., 2001. *Nightjars and their allies: The Caprimulgiformes*. Oxford: Oxford University Press.
- Howell, S. N. G. & Web, S., 2010. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. New York: Oxford University Press.
- Kear, J., 2005. *Ducks, Geese and Swans. Volume 1: General Chapters, and Species accounts*. Oxford: Oxford University Press.
- Keith, S. & Fry, C., 1992. *The Birds of Africa: Vol. 4*. London: Academic Press.
- Kushlan, J. A. & Hancock, J. A., 2005. *The Herons*. Oxford: Oxford University Press.

MacKinnon, J. & Phillipps, K., 2014. *A field guide to the Birds of Borneo, Sumatra, Java and Bali*. Oxford: Oxford University Press.

Nelson, J. B., 2005. *Pelicans, Cormorants, and their Relatives: The Pelecaniformes*. Oxford: Oxford University Press.

Pratt, H. D., 2005. *The Hawaiian Honeycreepers*. Oxford: Oxford University Press.

Rasmussen, P. C. & Anderton, J. C., 2012. *Birds of South Asia: The Ripley Guide, Vol. 1: Field Guide. Second Edition..* Barcelona: Lynx Edicions.

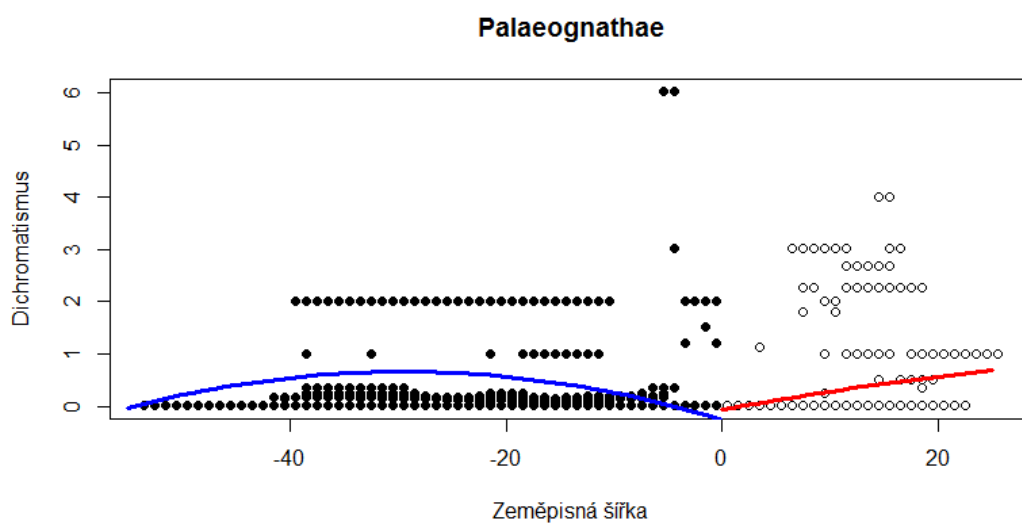
Ridgely, R. & Tudor, G., 1989. *The Birds of South America, Vol. 1: the Oscine Passerines*. Austin: Texas University Press.

Schulenberg, T. S. a další, 2007. *Birds of Peru*. New Jersey: Princeton University Press.

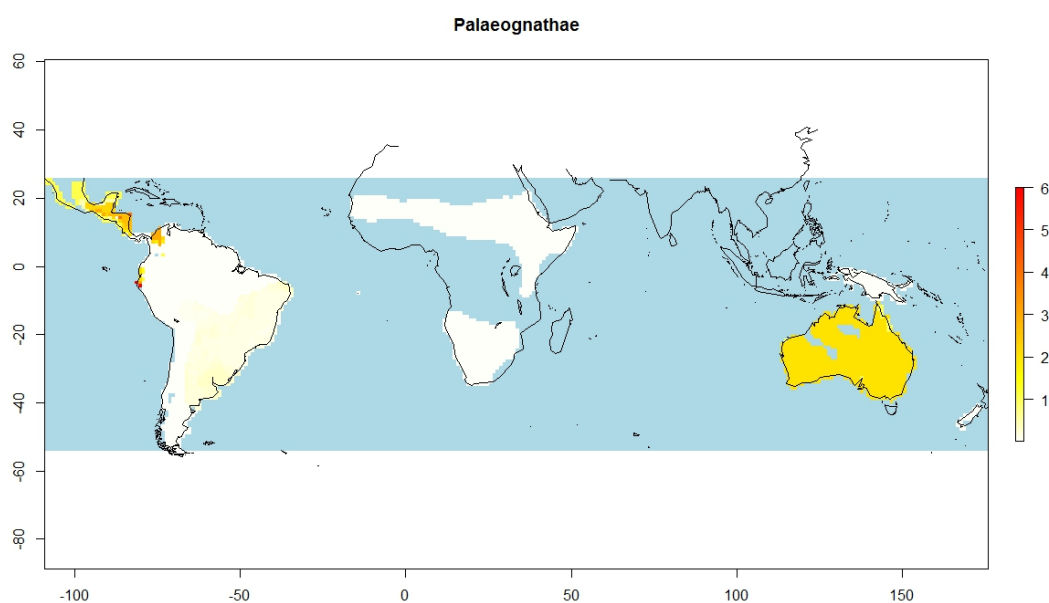
Sinclair, I. & Ryan, P., 2003. *Birds of Africa*. Cape Town: Struik Nature.

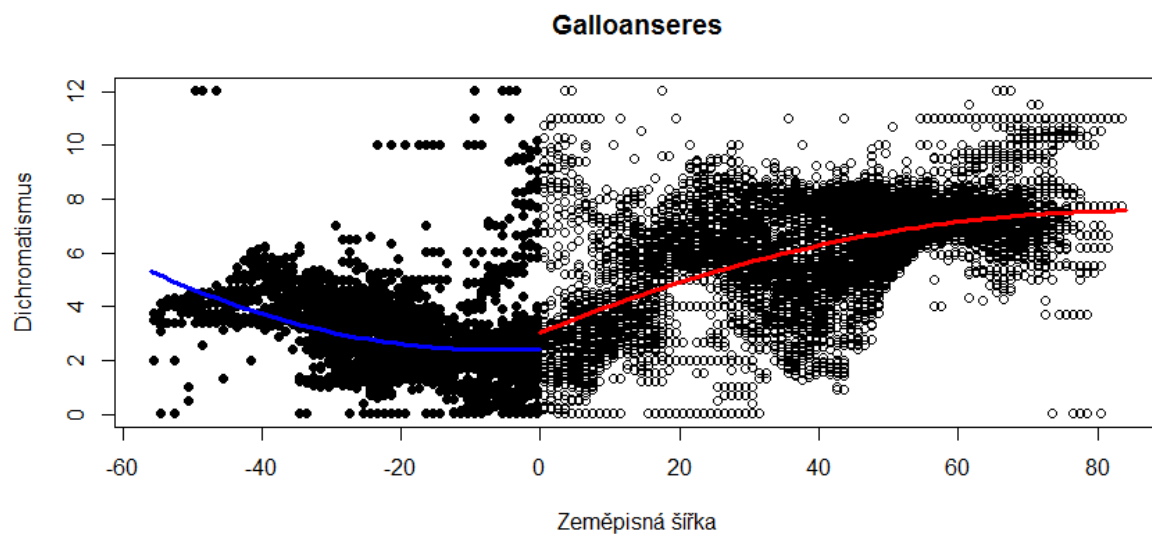
Svensson, L., Mullarney, K. & Zetterstrom, D., 2009. *Collins Bird Guide*. London: Harper Collins Publishers.

Příloha č. 2.: Grafy, statistická analýza a mapky pro vztah dichromatismu a zeměpisné šířky pro jednotlivé taxonomické skupiny.

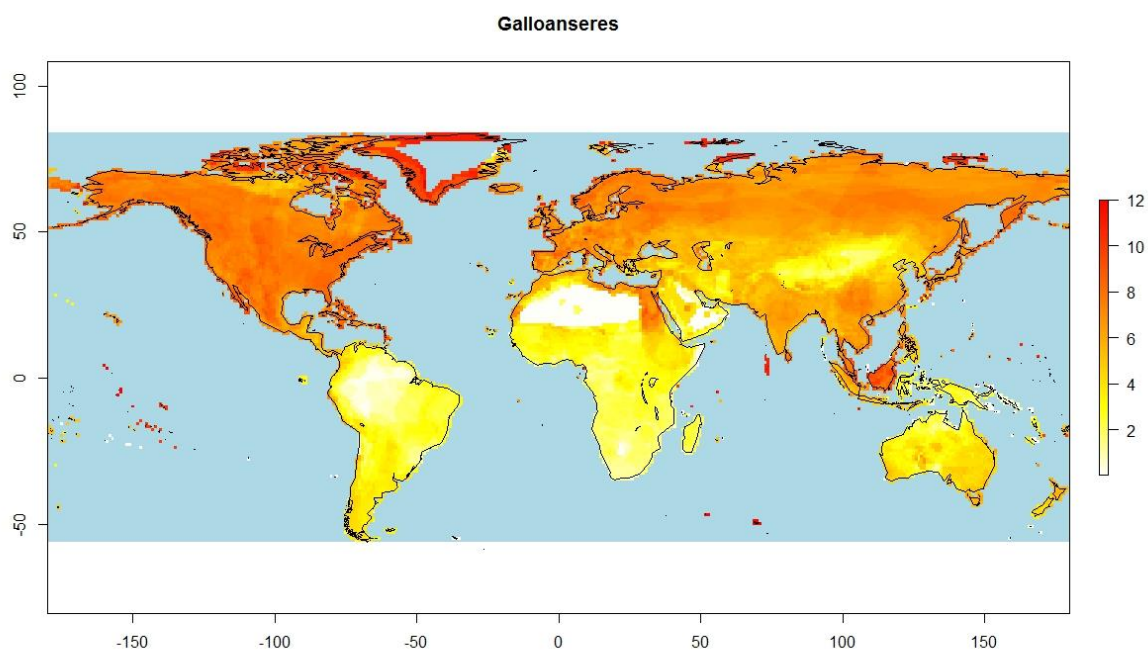


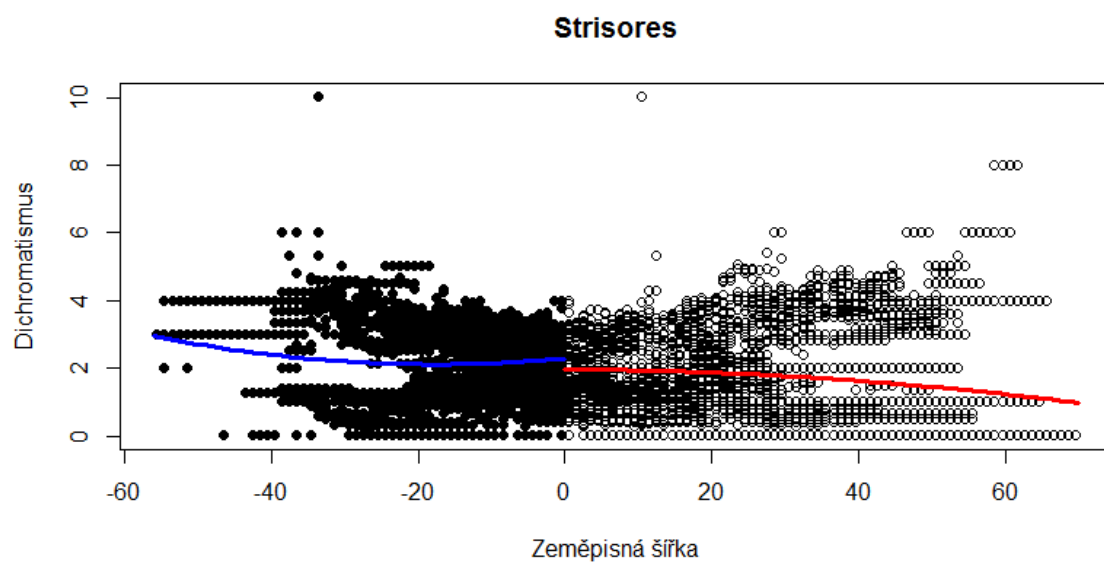
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,518	0,017	31,047	< 0,001
Zem. šířka	0,271	0,014	20,005	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,129	0,010	-12,939	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,002	0,040	-0,055	0,956
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,035	0,108	0,327	0,744
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,096	0,076	1,265	0,206



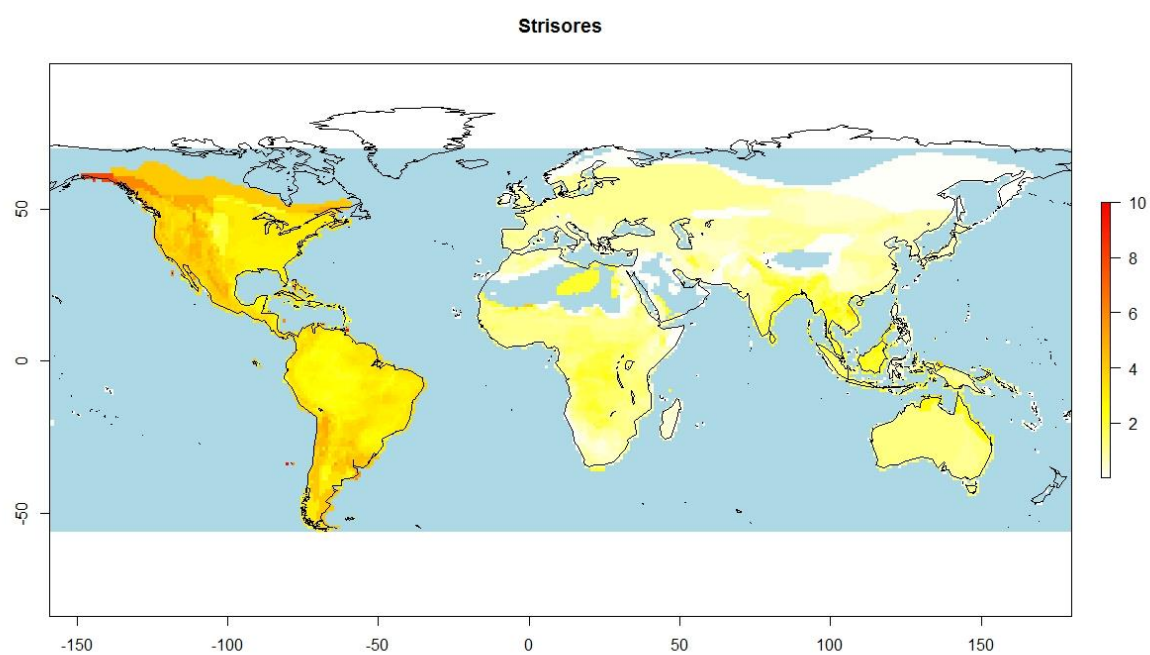


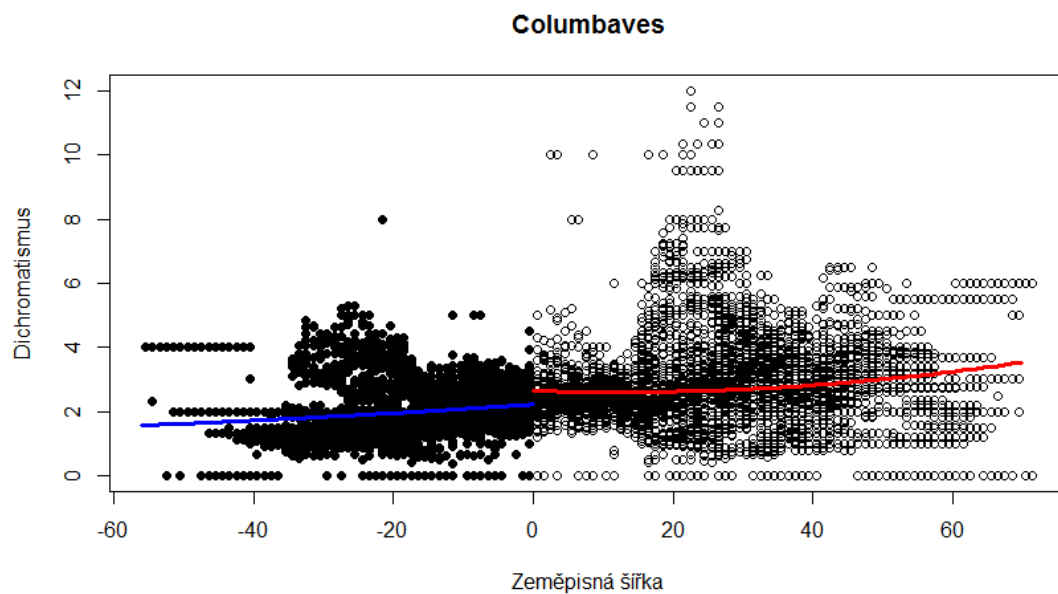
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	3,725	0,051	72,783	< 0,001
Zem. šířka	1,768	0,113	15,634	< 0,001
Zem. šířka ²	0,582	0,067	8,740	< 0,001
Polokoule (sever)	2,535	0,054	46,702	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	-0,518	0,114	-4,541	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,881	0,068	-12,909	< 0,001



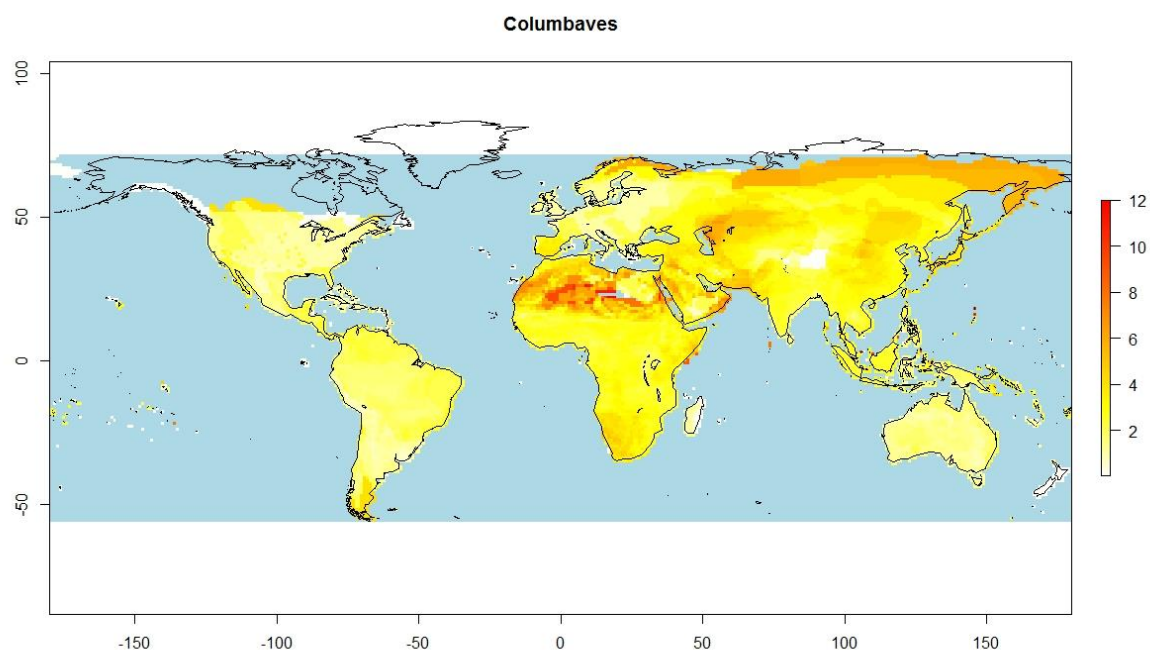


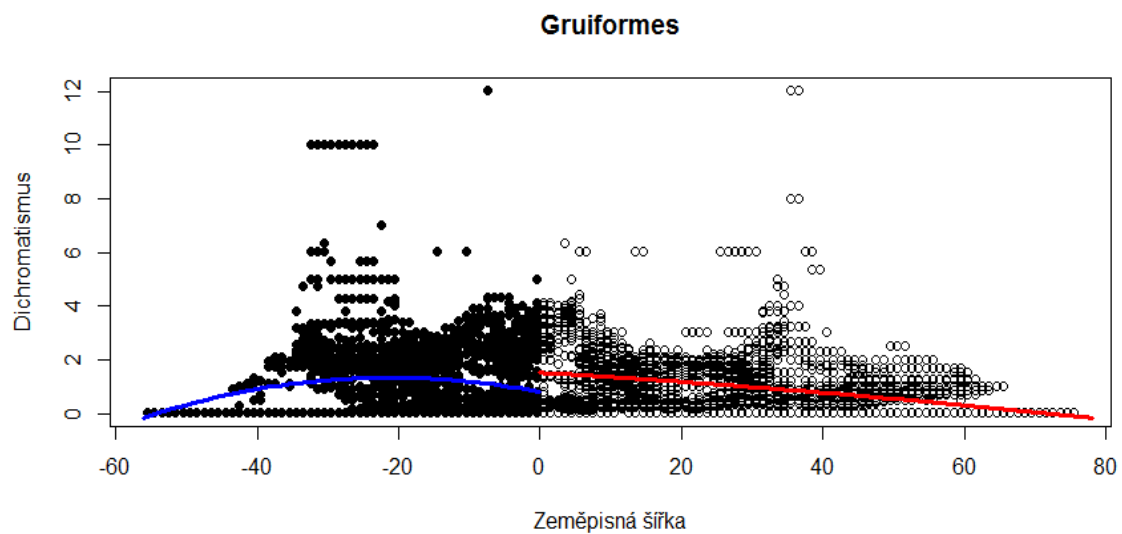
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,241	0,033	68,437	< 0,001
Zem. šířka	0,317	0,066	4,770	< 0,001
Zem. šířka ²	0,198	0,041	4,782	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,503	0,038	-13,083	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	-0,562	0,068	-8,291	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,265	0,044	-6,027	< 0,001



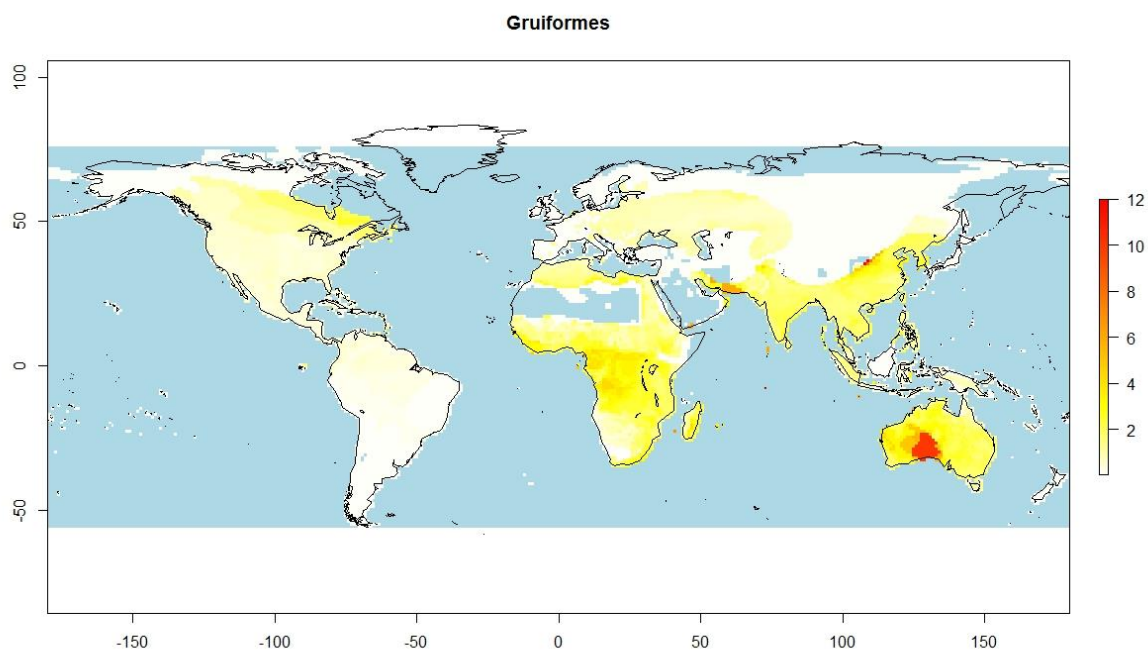


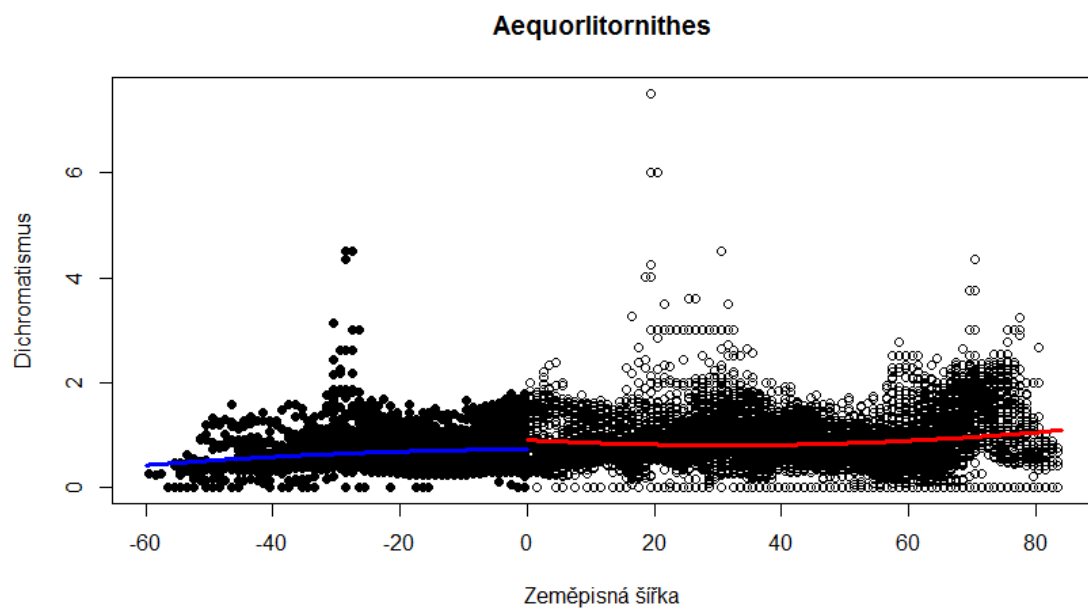
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,801	0,034	53,035	< 0,001
Zem. šířka	-0,214	0,076	-2,807	0,005
Zem. šířka ²	0,021	0,047	0,449	0,654
Polokoule (sever)	0,938	0,038	24,457	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,438	0,077	5,666	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,081	0,049	1,666	0,096



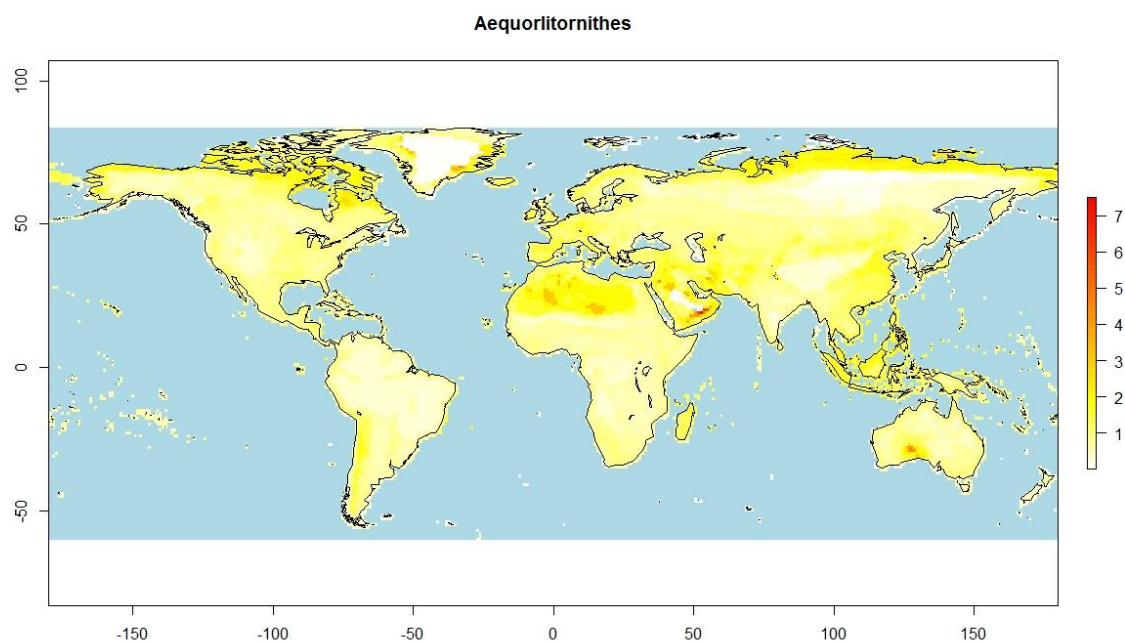


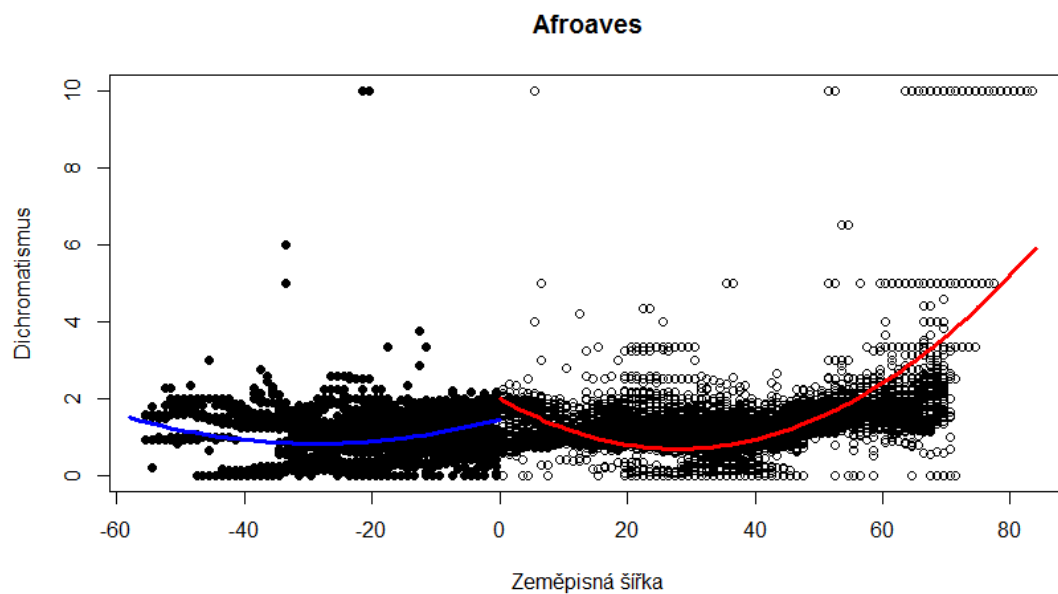
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,066	0,028	38,708	< 0,001
Zem. šířka	-0,740	0,587	-12,614	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,507	0,036	-13,993	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,209	0,031	-6,720	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,311	0,060	5,212	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,474	0,038	12,457	< 0,001



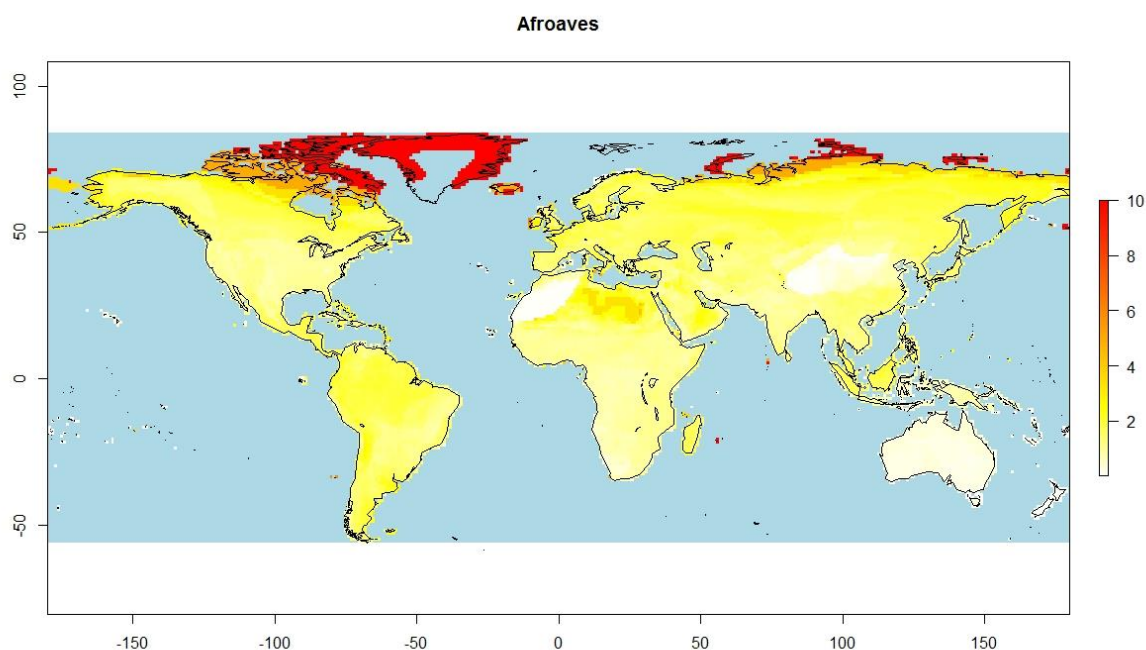


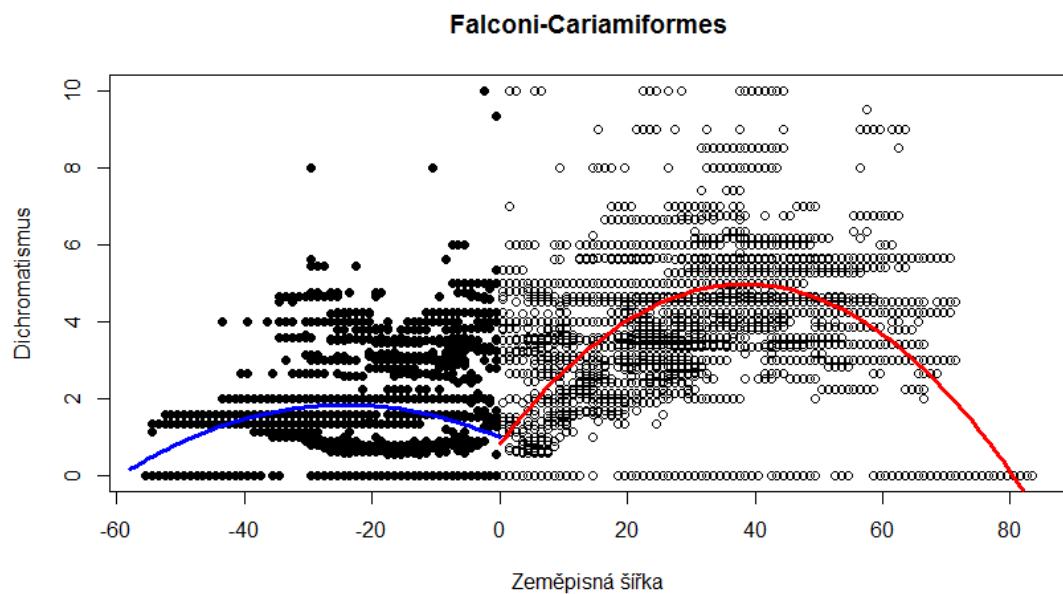
Proměnné	Odhad parametru	Sřední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,589	0,012	47,527	< 0,001
Zem. šířka	-0,149	0,027	-5,457	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,037	0,016	-2,262	0,024
Polokoule (sever)	0,231	0,013	17,136	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,191	0,027	6,949	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,091	0,017	5,317	< 0,001



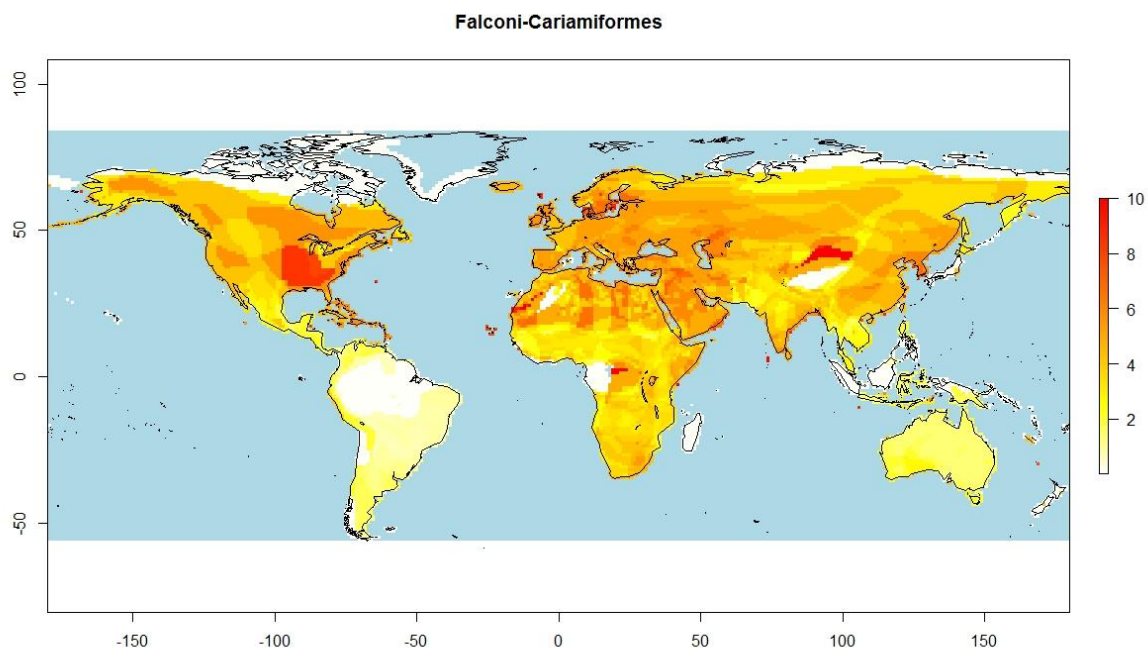


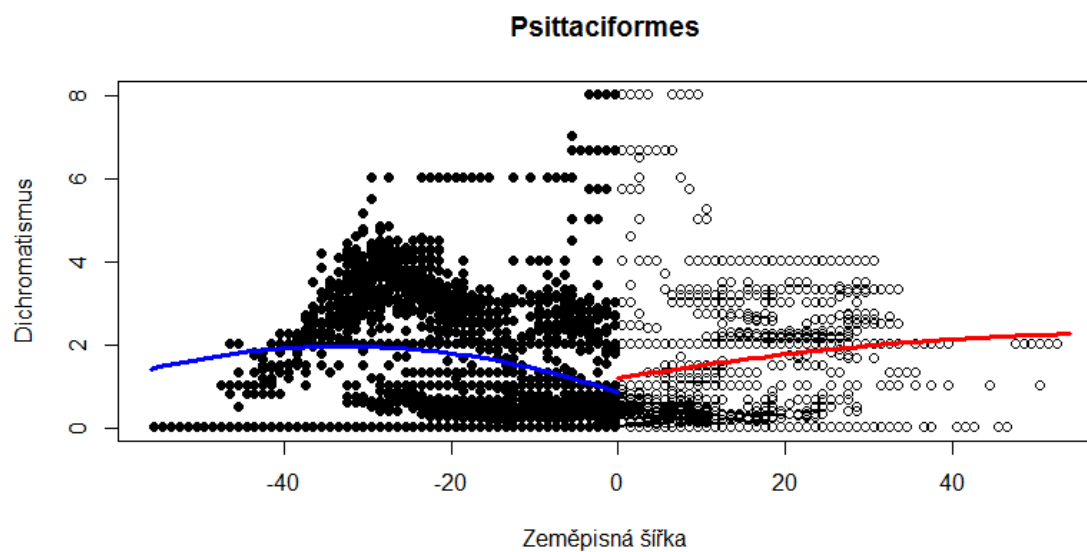
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,941	0,035	26,792	< 0,001
Zem. šířka	0,393	0,074	5,316	< 0,001
Zem. šířka ²	0,388	0,039	9,871	< 0,001
Polokoule (sever)	0,003	0,037	0,085	0,933
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,496	0,074	6,668	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,446	0,040	11,022	< 0,001



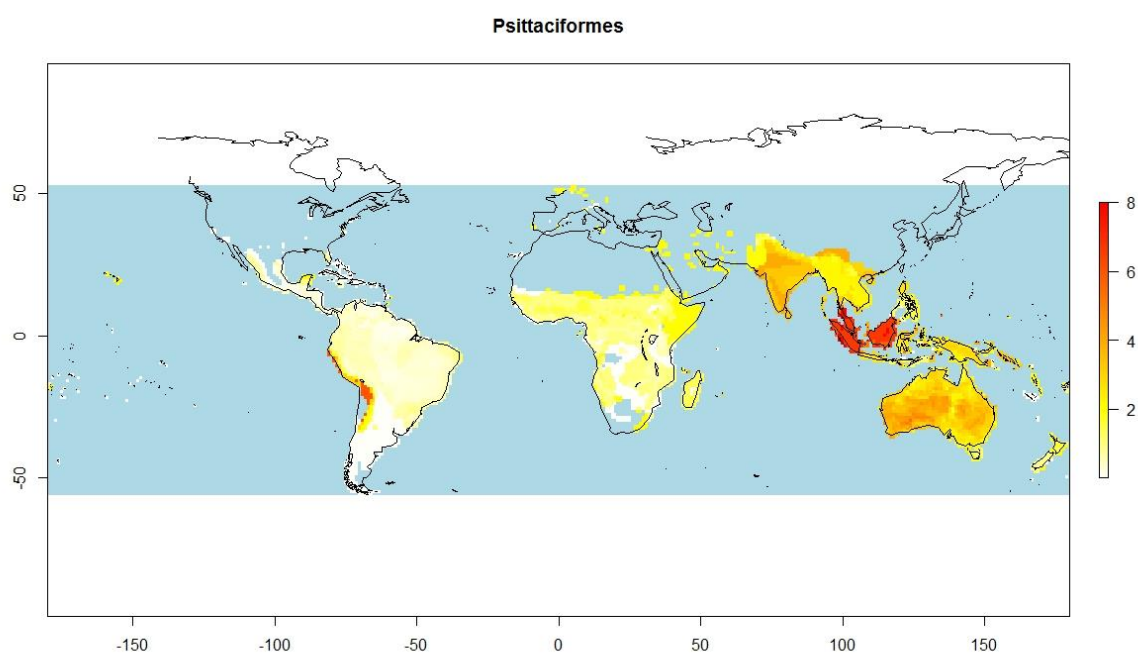


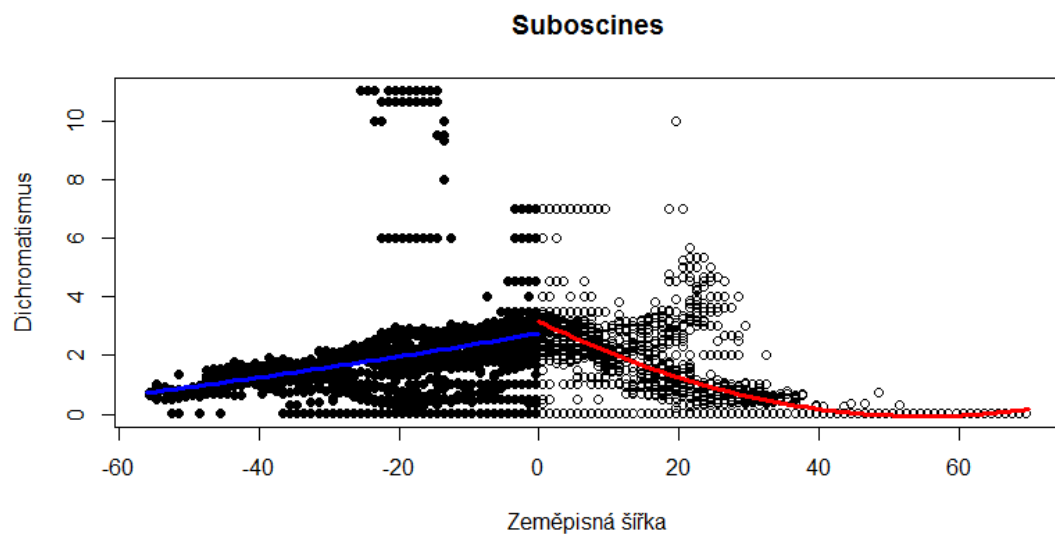
Proměnné	Odhad parametru	Sřední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,519	0,047	32,168	< 0,001
Zem. šířka	-0,956	0,101	-9,446	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,691	0,058	-11,915	< 0,001
Polokoule (sever)	3,465	0,051	68,548	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,869	0,102	8,509	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,640	0,060	-10,708	< 0,001



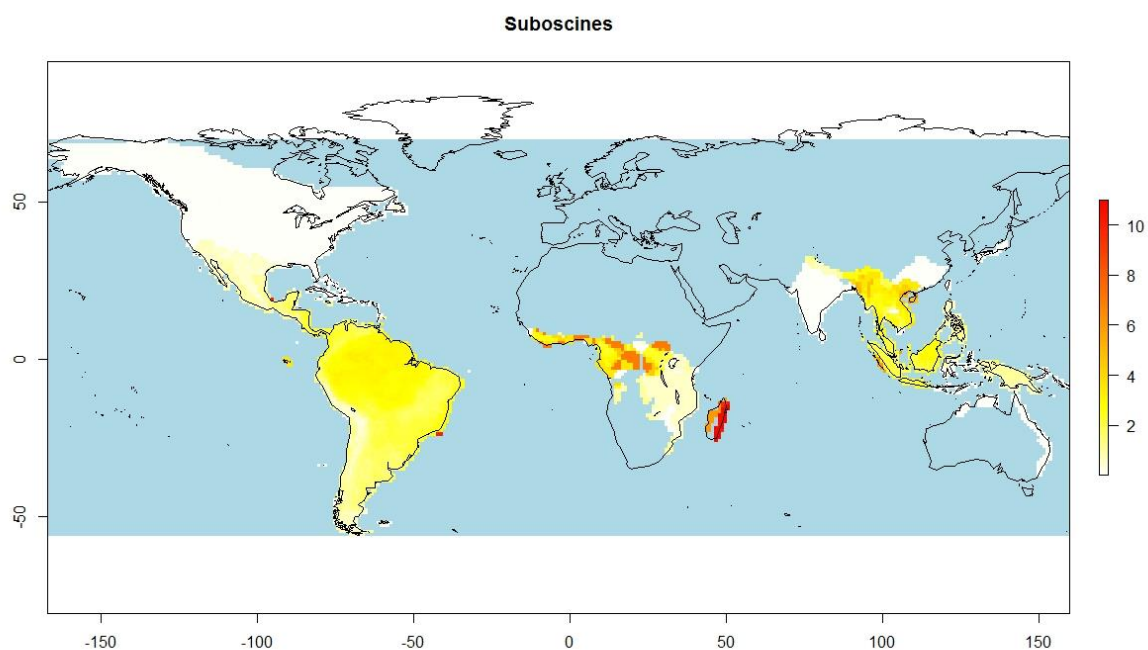


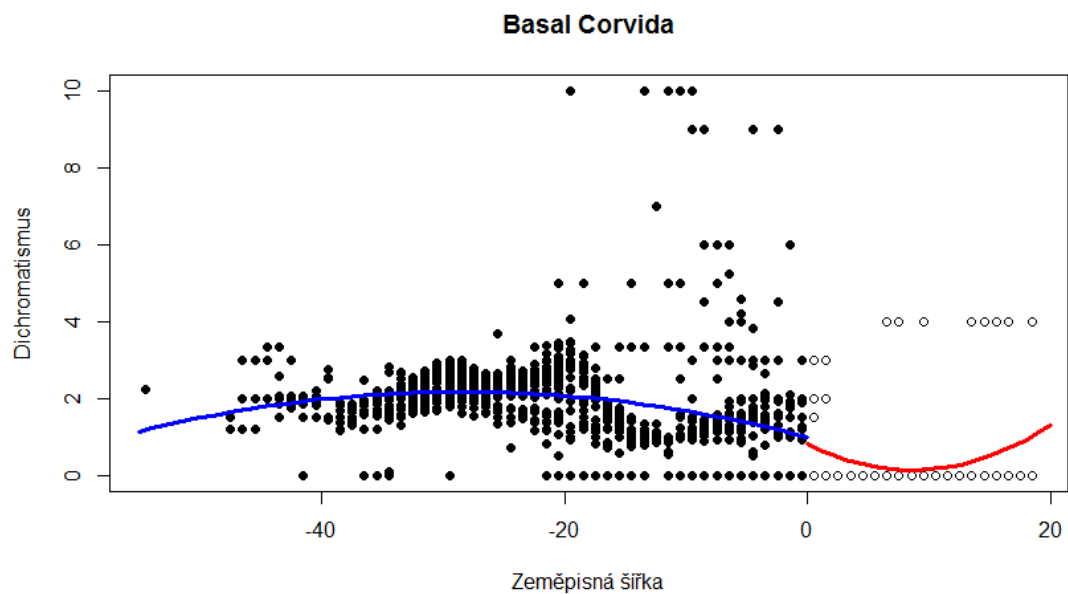
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,694	0,031	53,839	< 0,001
Zem. šířka	0,379	0,026	14,598	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,135	0,021	-6,390	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,009	0,055	-0,157	0,875
Zem.š. * Polokoule (sever)	-0,088	0,047	-1,858	0,063
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,099	0,042	2,375	0,018



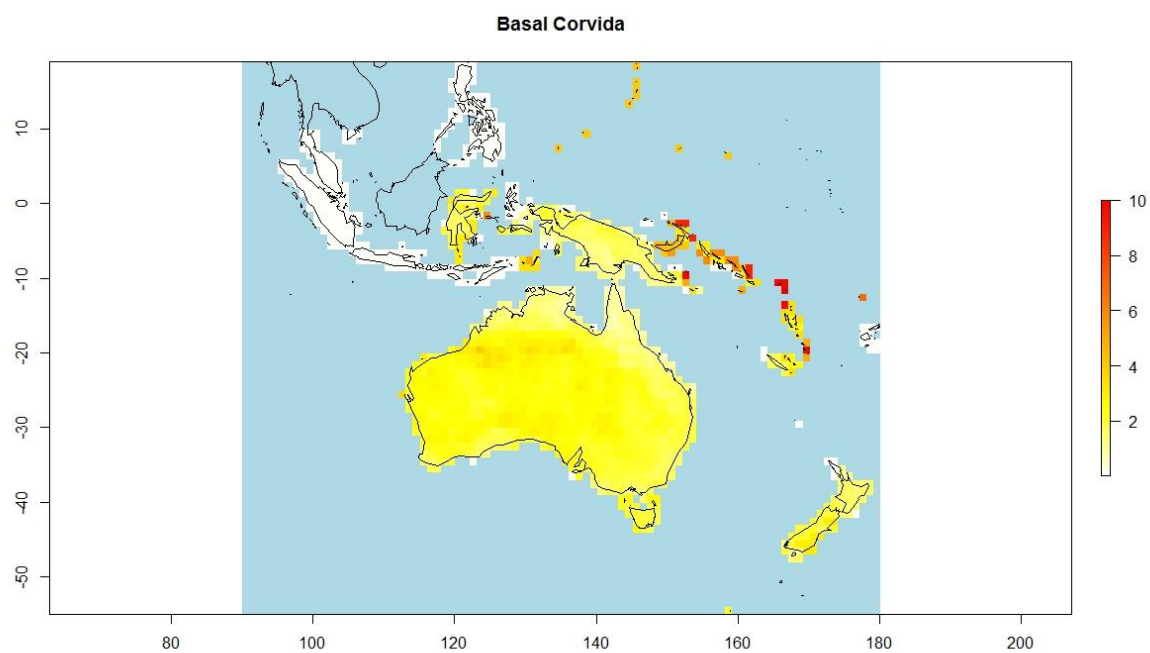


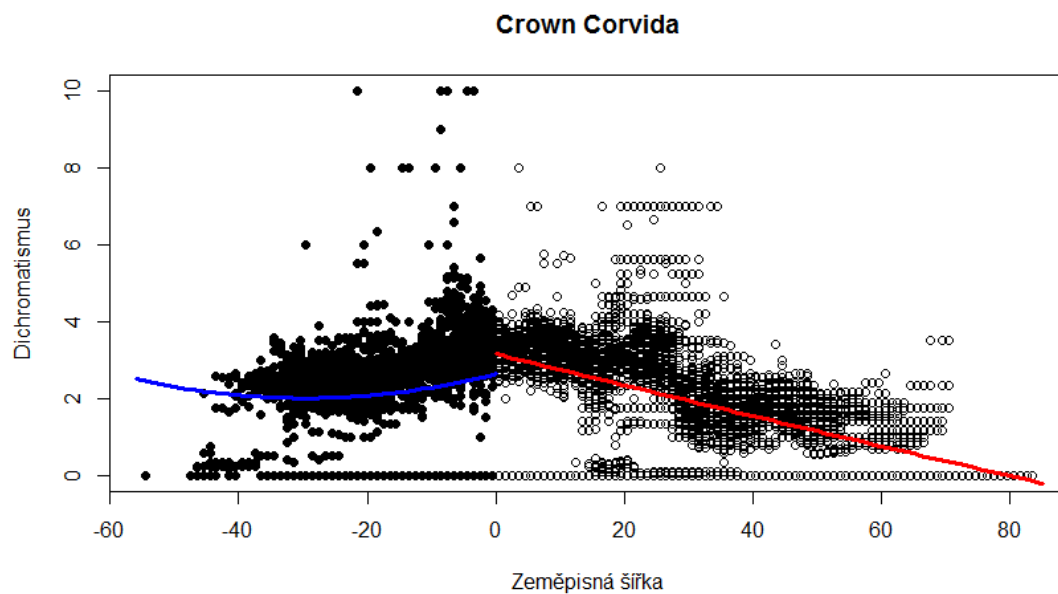
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,678	0,022	76,657	< 0,001
Zem. šířka	-0,725	0,029	-25,052	< 0,001
Zem. šířka ²	0,034	0,030	1,116	0,264
Polokoule (sever)	-0,946	0,032	-29,561	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	-0,443	0,033	-13,604	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,390	0,035	11,208	< 0,001



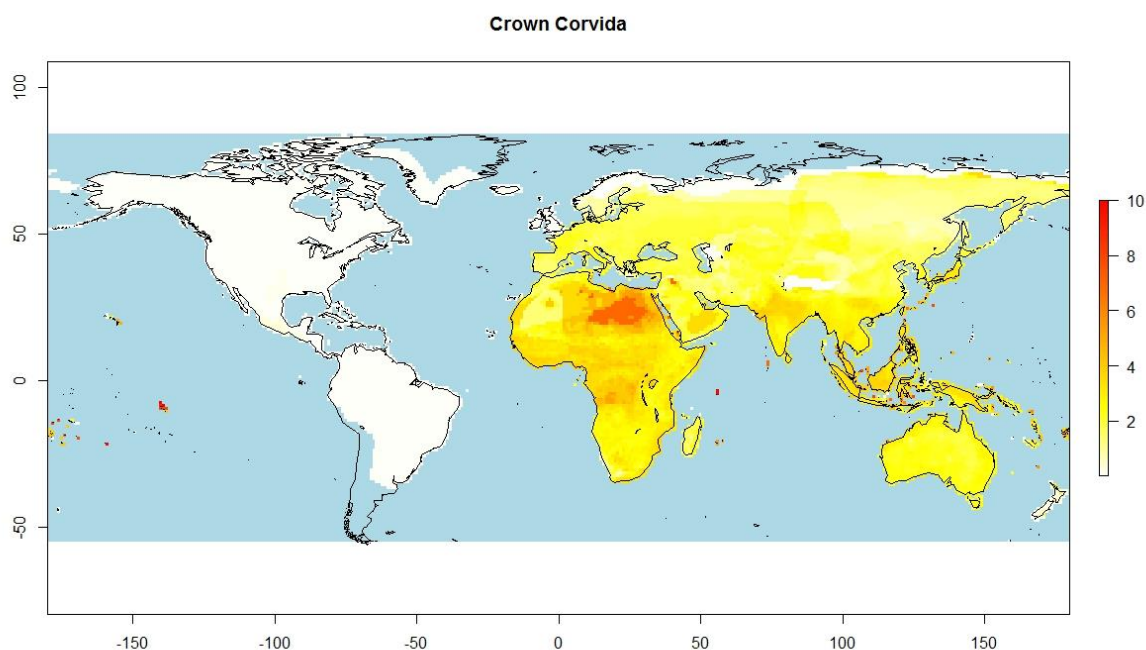


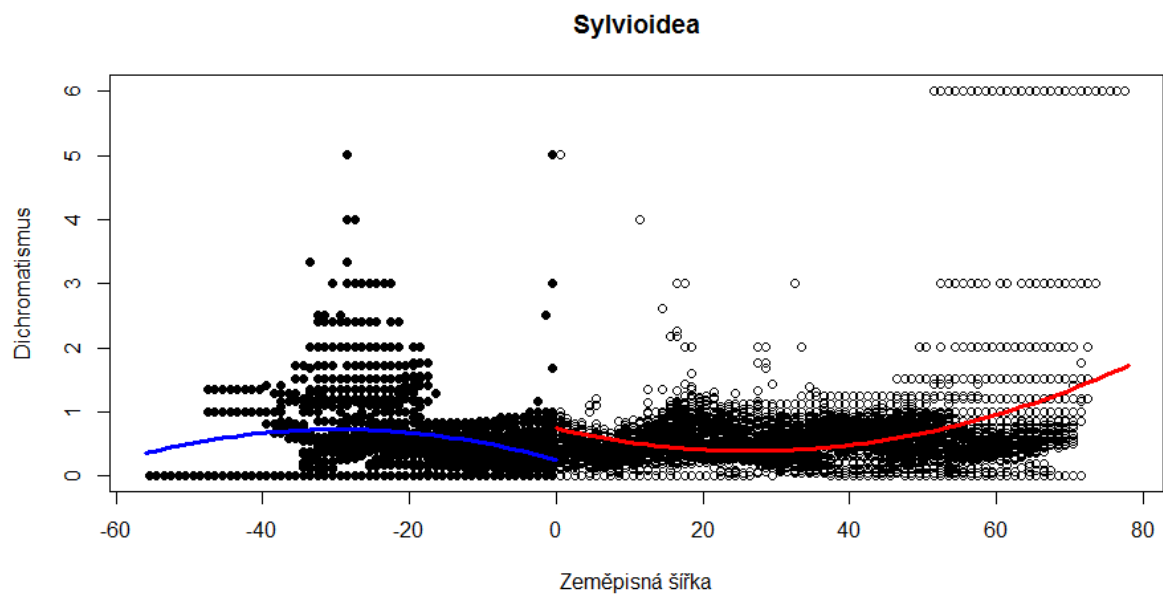
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,073	0,028	74,361	< 0,001
Zem. šířka	0,303	0,024	12,842	< 0,001
Zem. šířka ²	-0,202	0,023	-8,720	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,815	0,553	-1,472	0,141
Zem.š. * Polokoule (sever)	2,057	1,233	1,668	0,096
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	1,462	0,622	2,350	0,019



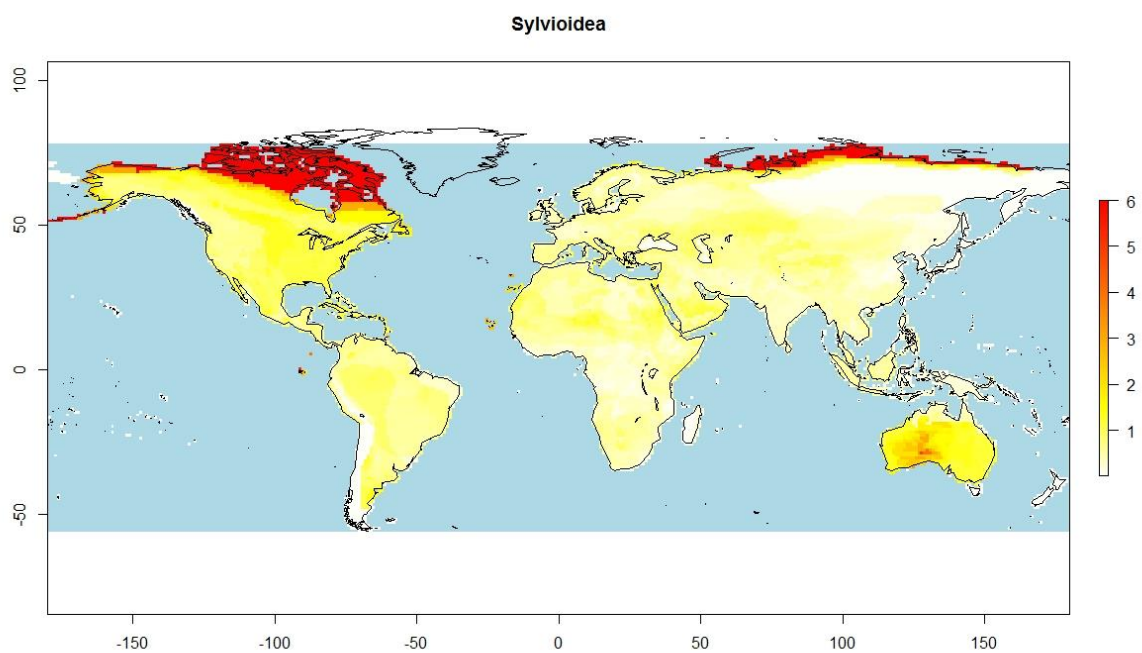


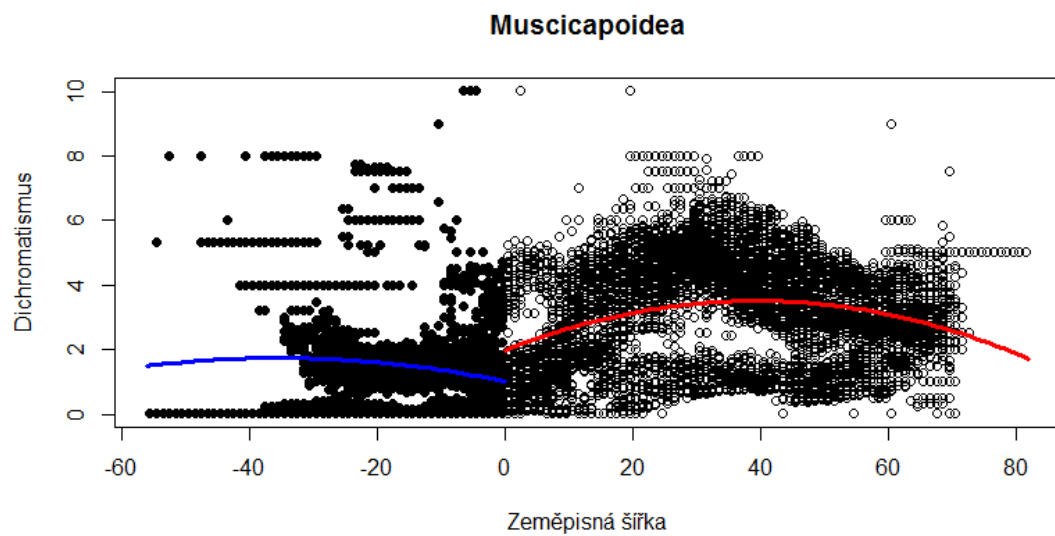
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,082	0,062	33,576	< 0,001
Zem. šířka	0,284	0,142	2,003	0,045
Zem. šířka ²	0,339	0,072	4,695	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,469	0,064	-7,357	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	-1,146	0,142	-8,071	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,331	0,073	-4,518	< 0,001



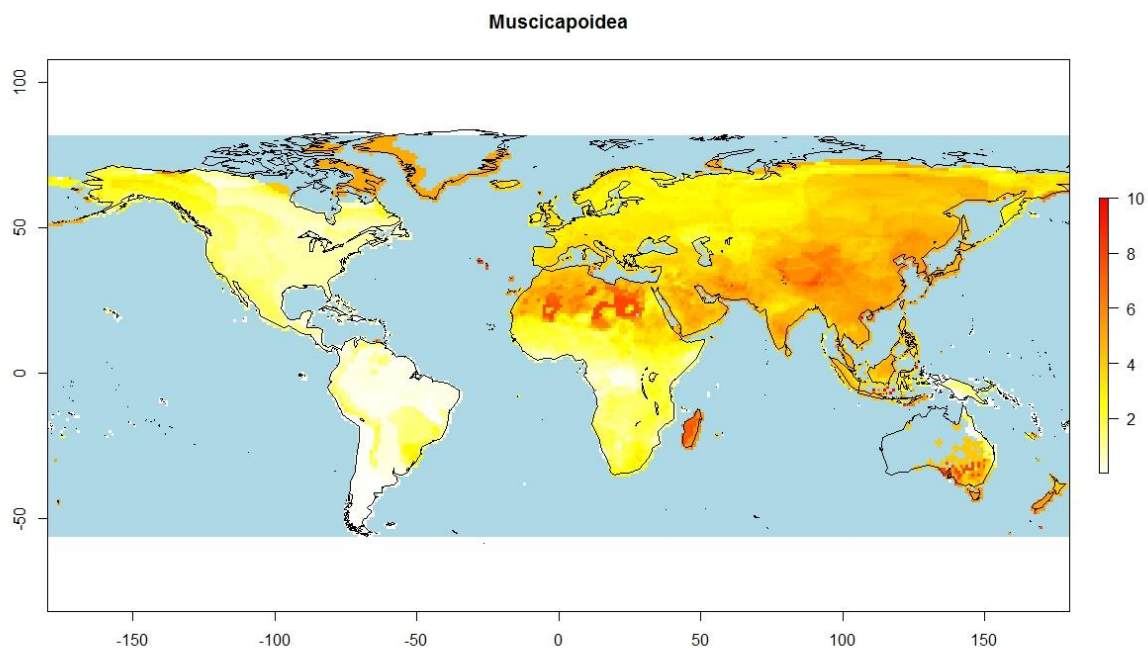


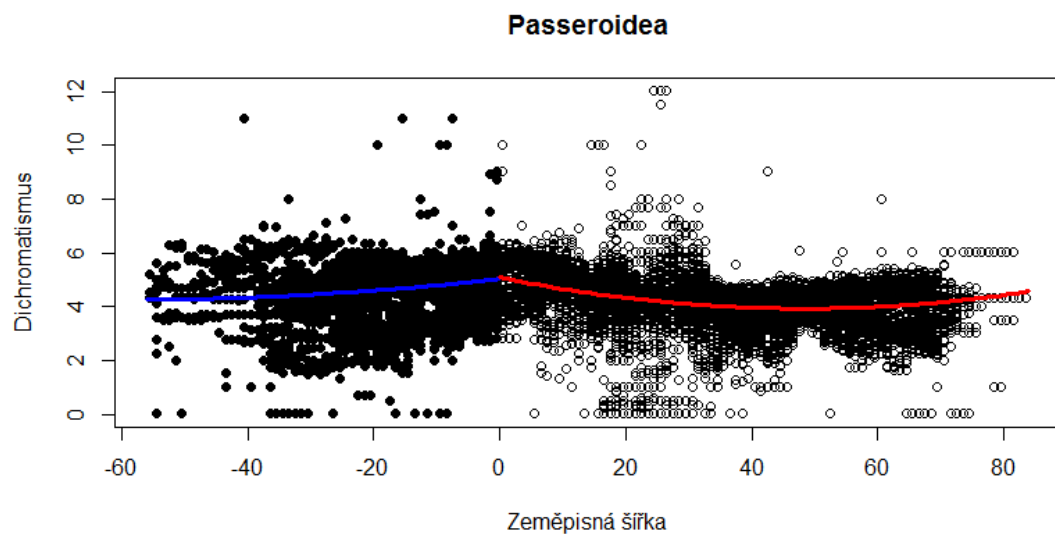
Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,693	0,031	22,301	< 0,001
Zem. šířka	-0,191	0,067	-2,847	0,004
Zem. šířka ²	-0,243	0,036	-6,683	< 0,001
Polokoule (sever)	-0,235	0,032	-7,260	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,435	0,067	6,452	< 0,001
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,470	0,037	12,634	< 0,001



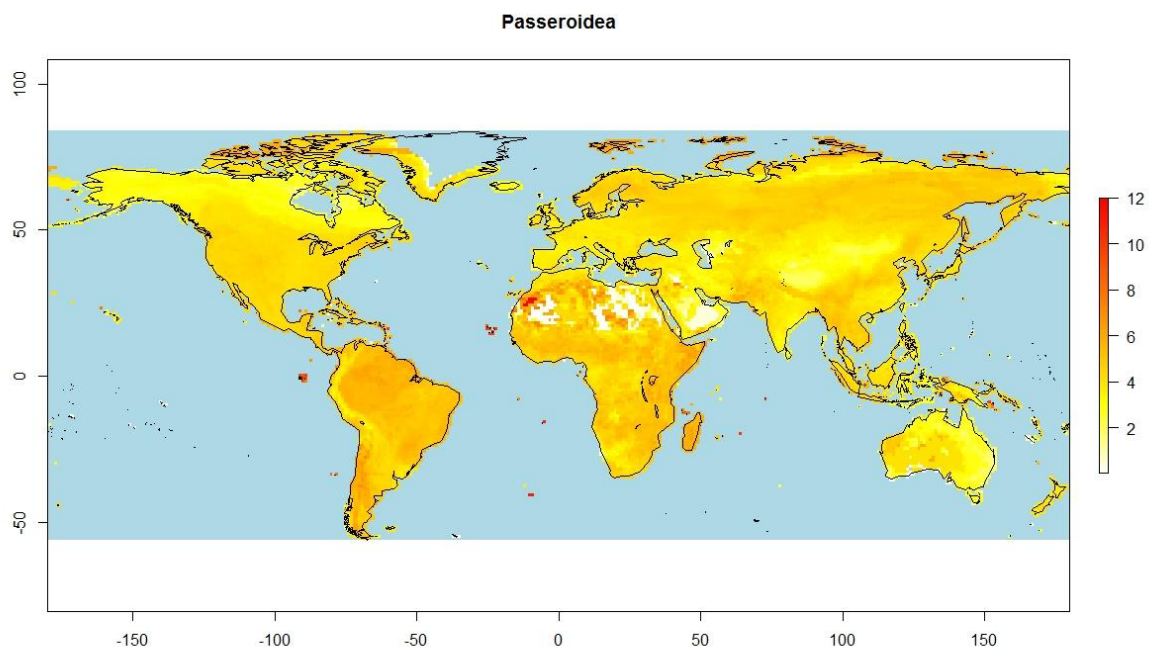


Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,738	0,067	26,021	< 0,001
Zem. šířka	-0,061	0,139	-0,440	0,660
Zem. šířka ²	-0,259	0,079	-3,295	< 0,001
Polokoule (sever)	1,770	0,069	25,489	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,129	0,140	0,924	0,356
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	-0,180	0,080	-2,247	0,025





Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	4,341	0,035	123,241	< 0,001
Zem. šířka	-0,201	0,075	-2,703	0,007
Zem. šířka ²	0,100	0,040	2,499	0,012
Polokoule (sever)	-0,377	0,037	-10,273	< 0,001
Zem.š. * Polokoule (sever)	0,011	0,075	0,144	0,885
Zem.š. ² * Polokoule (sever)	0,143	0,041	3,497	< 0,001

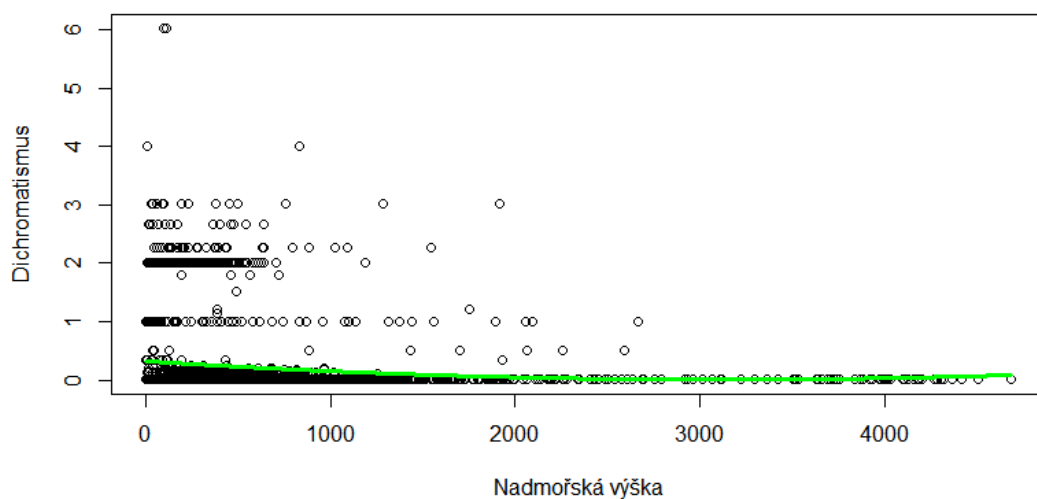


Příloha č. 3.: Grafy a statistická analýza pro vztah dichromatismu a nadmořské výšky pro jednotlivé taxonomické skupiny.

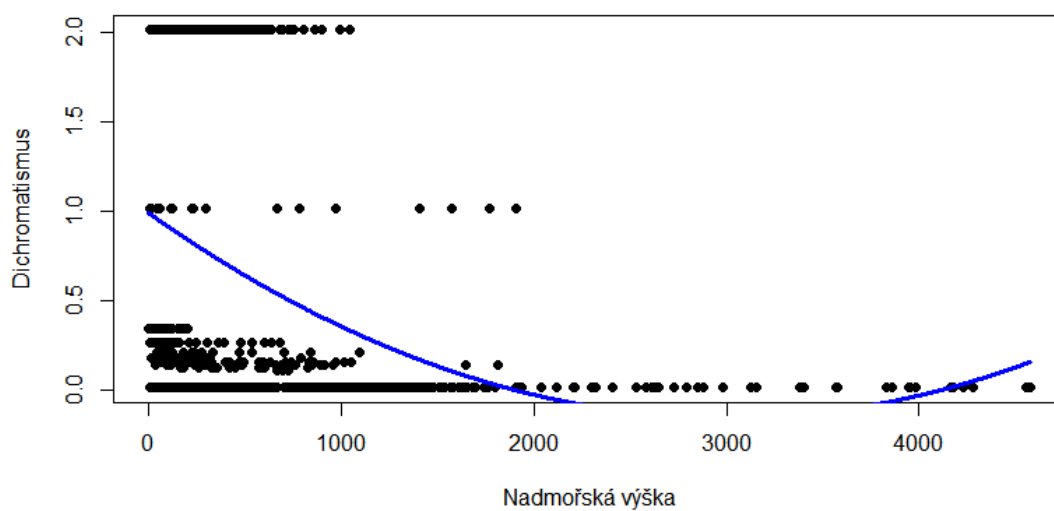
Palaeognathae

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,227	0,015	15,301	< 0,001
Nadm.výška	-0,111	0,024	-4,548	< 0,001
Nadm.výška ²	0,014	0,006	2,267	0,023
Pásmo (temperát)	0,392	0,029	13,556	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,303	0,046	-6,611	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,041	0,012	3,425	< 0,001

Tropy



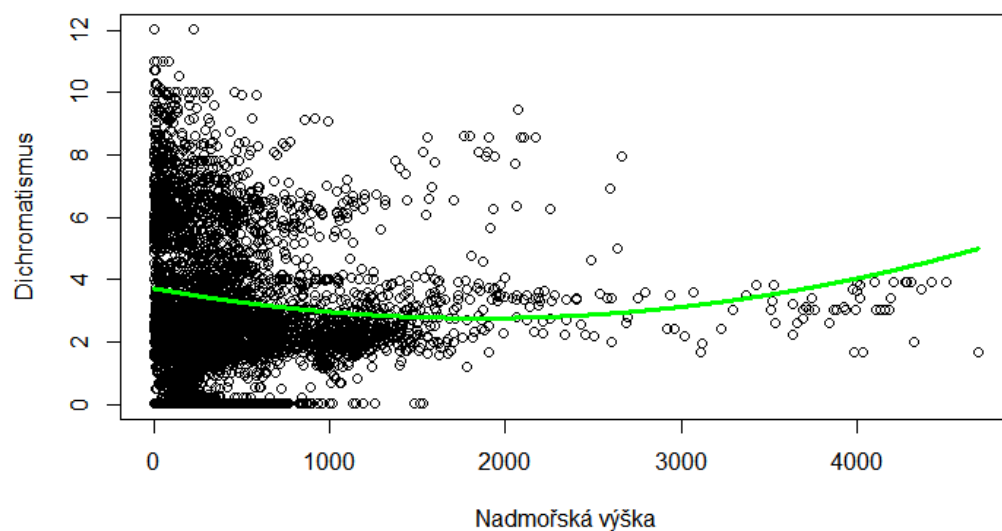
Temperát



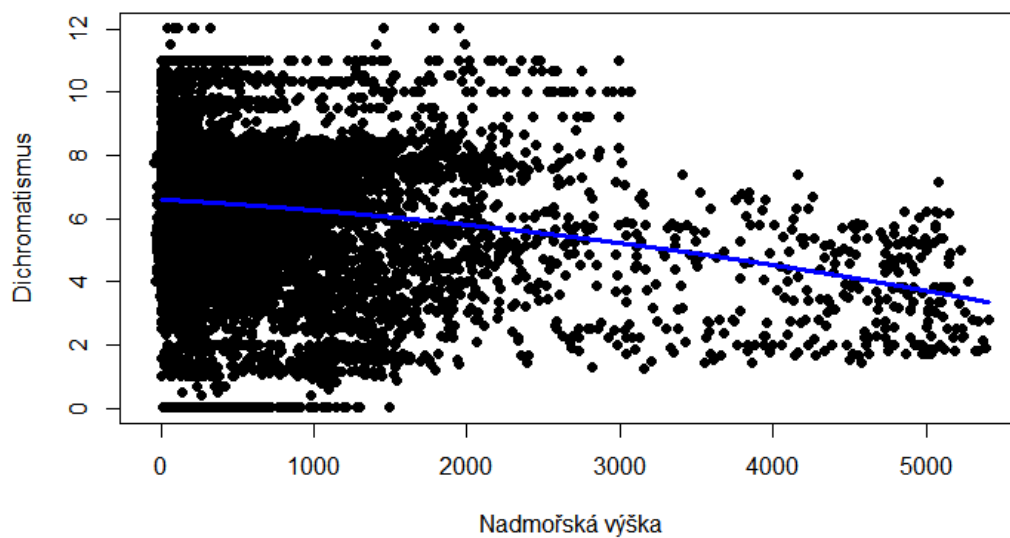
Galloanseres

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	3,237	0,030	107,297	< 0,001
Nadm.výška	-0,535	0,052	-10,278	< 0,001
Nadm.výška ²	0,150	0,019	7,943	< 0,001
Pásmo (temperát)	3,196	0,035	91,960	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,280	0,059	4,761	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,181	0,020	-9,030	< 0,001

Tropy



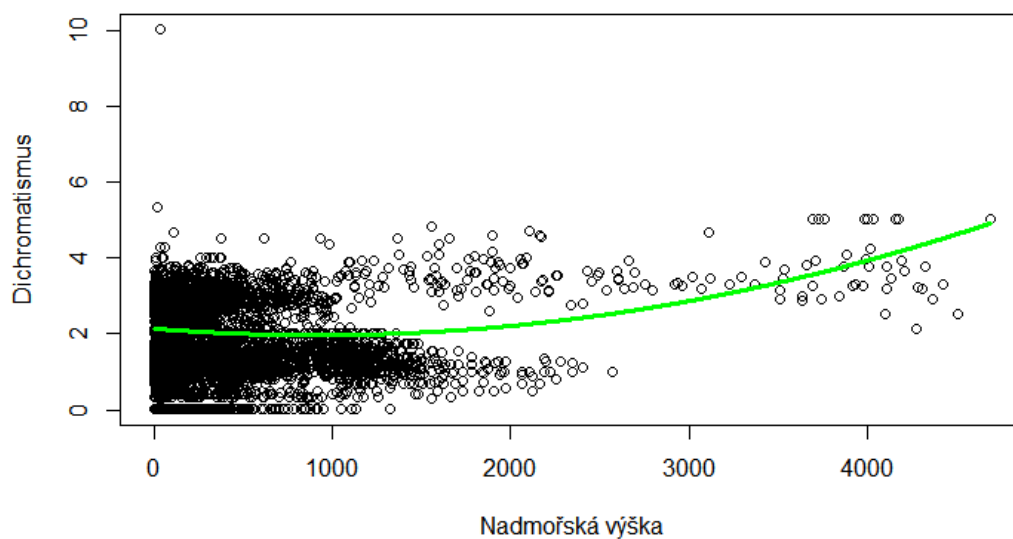
Temperát



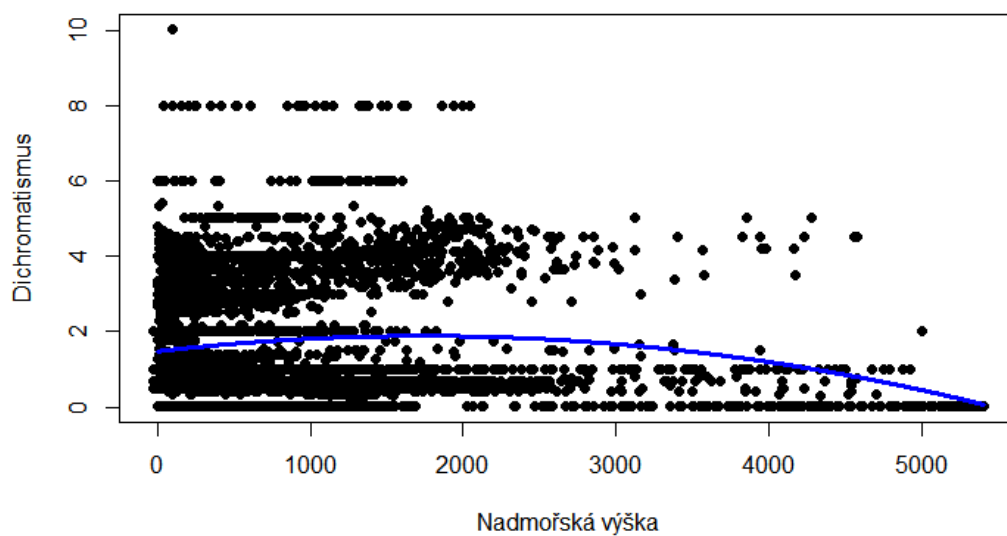
Strisoires

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,989	0,017	115,214	< 0,001
Nadm.výška	-0,097	0,027	-3,621	< 0,001
Nadm.výška ²	0,110	0,010	11,491	< 0,001
Pásmo (temperát)	-0,279	0,024	-11,701	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,324	0,036	9,014	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,182	0,117	-15,504	< 0,001

Tropy



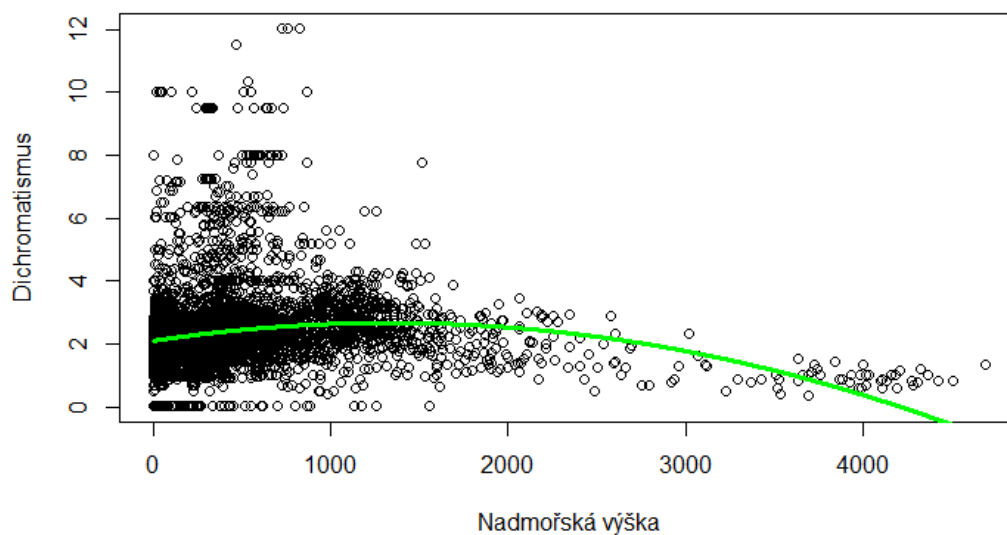
Temperát



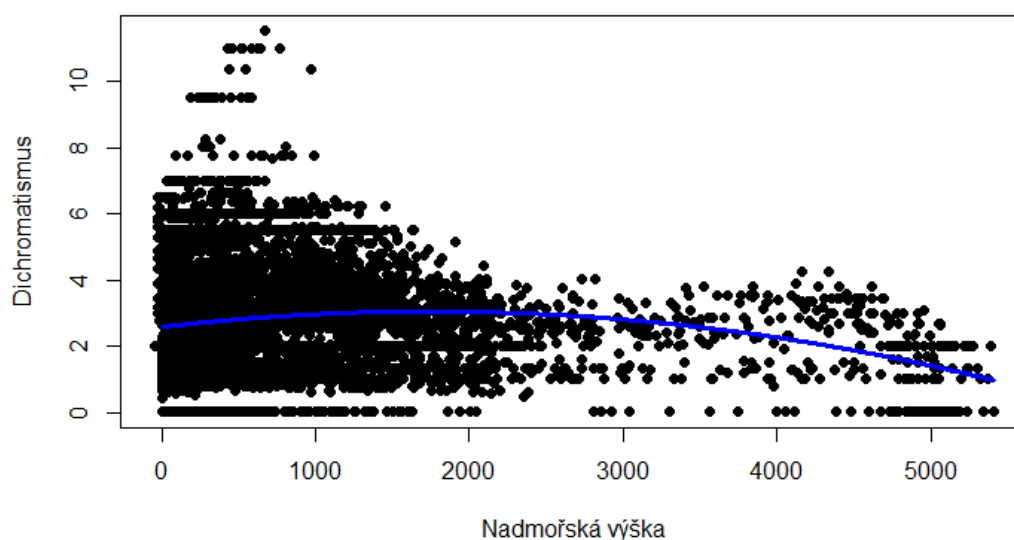
Columbaves

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,490	0,017	143,717	< 0,001
Nadm.výška	0,374	0,029	12,743	< 0,001
Nadm.výška ²	-0,196	0,013	-15,186	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,353	0,023	15,143	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,096	0,038	-2,528	0,012
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,102	0,014	7,124	< 0,001

Tropy



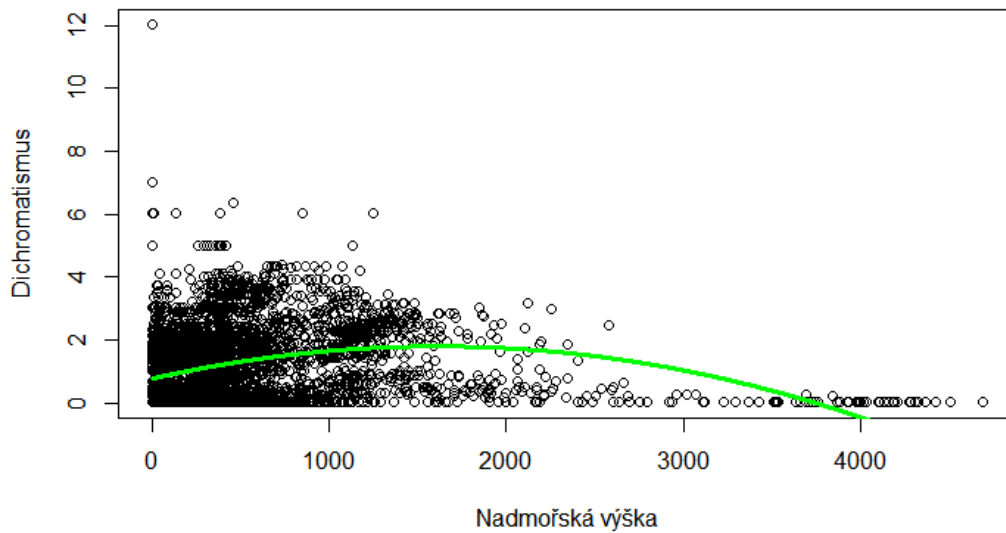
Temperát



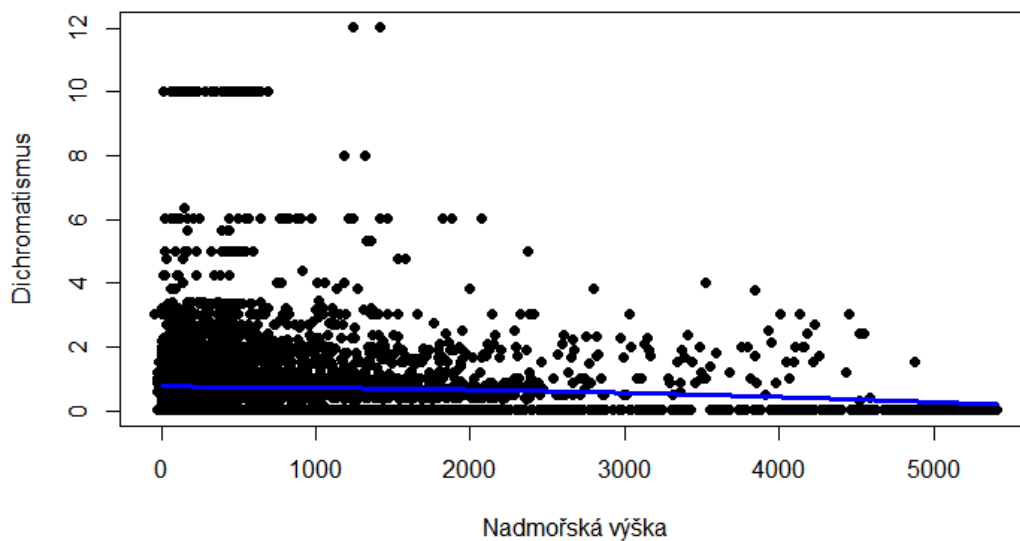
Gruiformes

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,366	0,015	89,230	< 0,001
Nadm.výška	0,635	0,026	24,280	< 0,001
Nadm.výška ²	-0,235	0,010	-22,800	< 0,001
Pásmo (temperát)	-0,624	0,019	-32,240	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,663	0,032	-20,580	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,226	0,011	19,690	< 0,001

Tropy



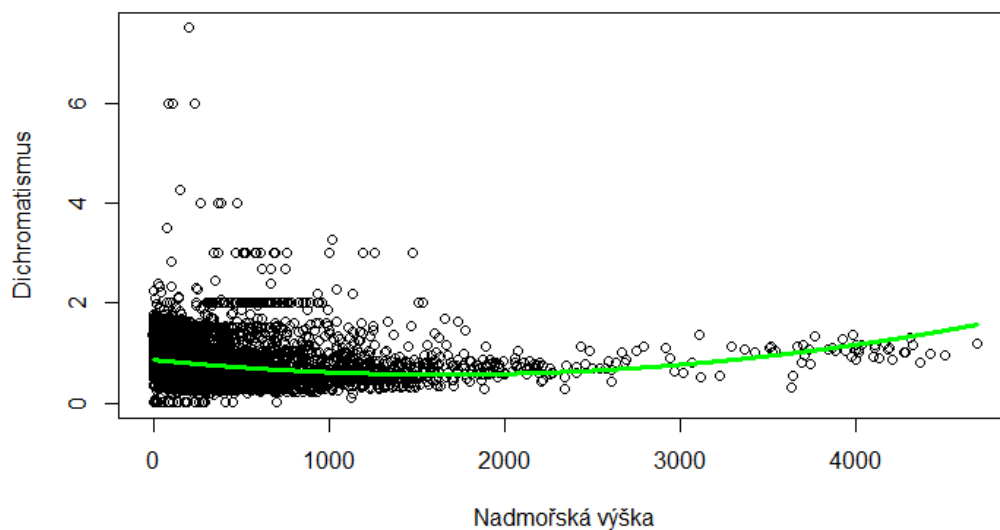
Temperát



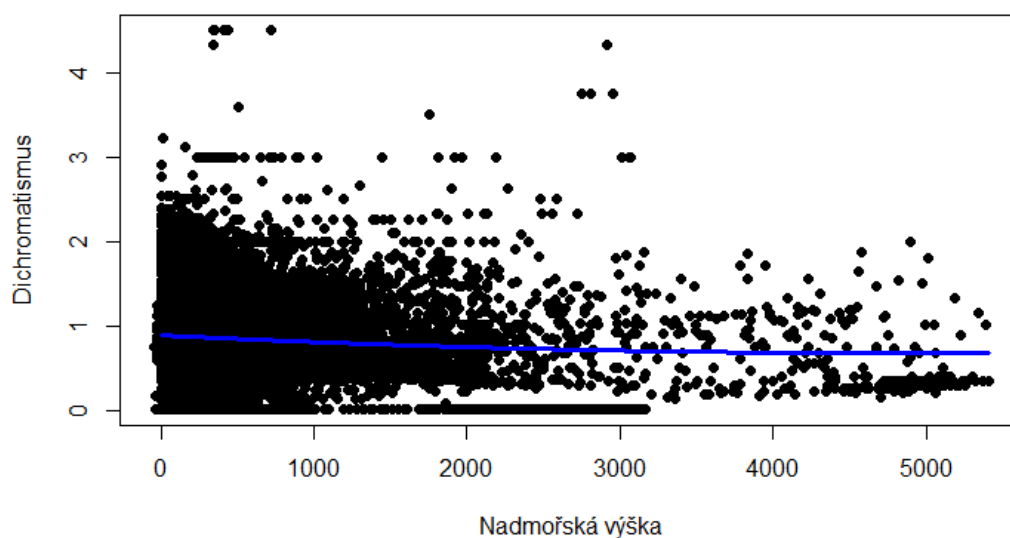
Aequorlitornithes

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,702	0,006	110,112	< 0,001
Nadm.výška	-0,179	0,011	-16,824	< 0,001
Nadm.výška ²	0,062	0,004	15,088	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,145	0,008	18,765	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,12	0,013	9,443	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,056	0,005	-12,417	< 0,001

Tropy



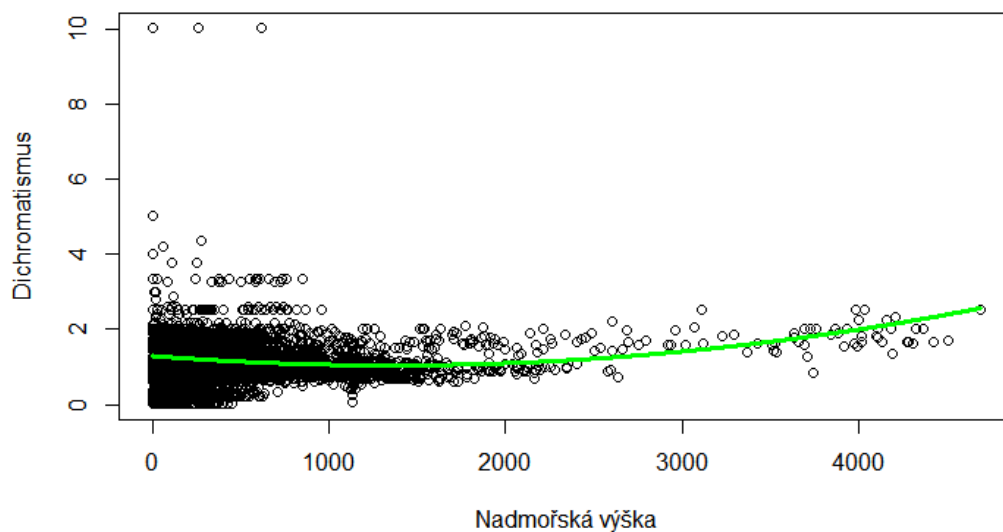
Temperát



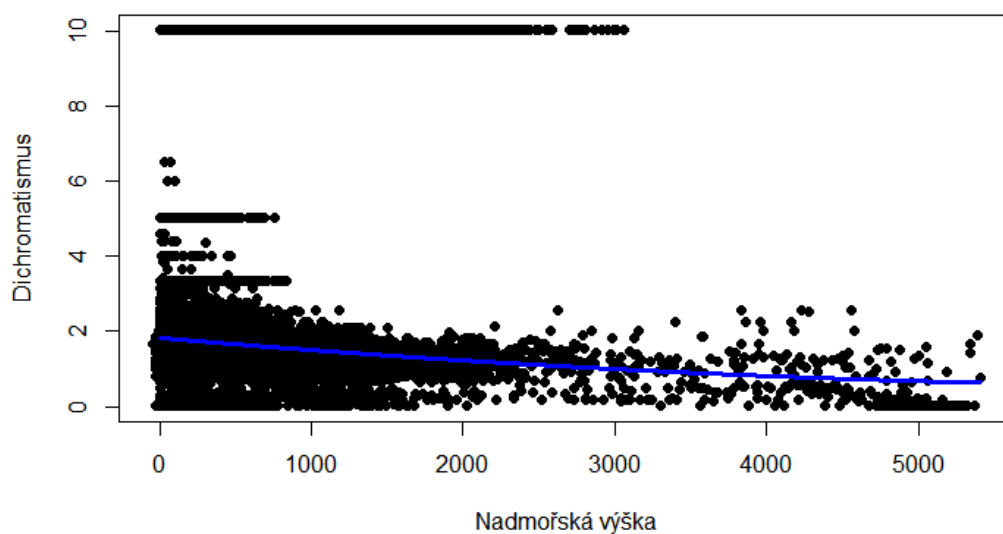
Afroaves

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,131	0,015	74,511	< 0,001
Nadm.výška	-0,162	0,026	-6,22	< 0,001
Nadm.výška ²	0,075	0,01	6,962	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,511	0,02	26,494	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,073	0,032	-2,282	0,023
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,062	0,012	-5,321	< 0,001

Tropy



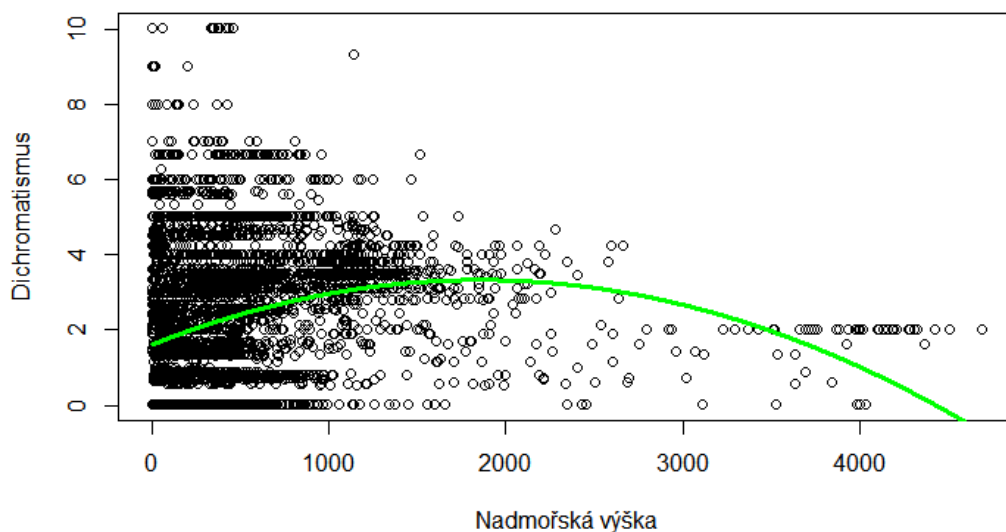
Temperát



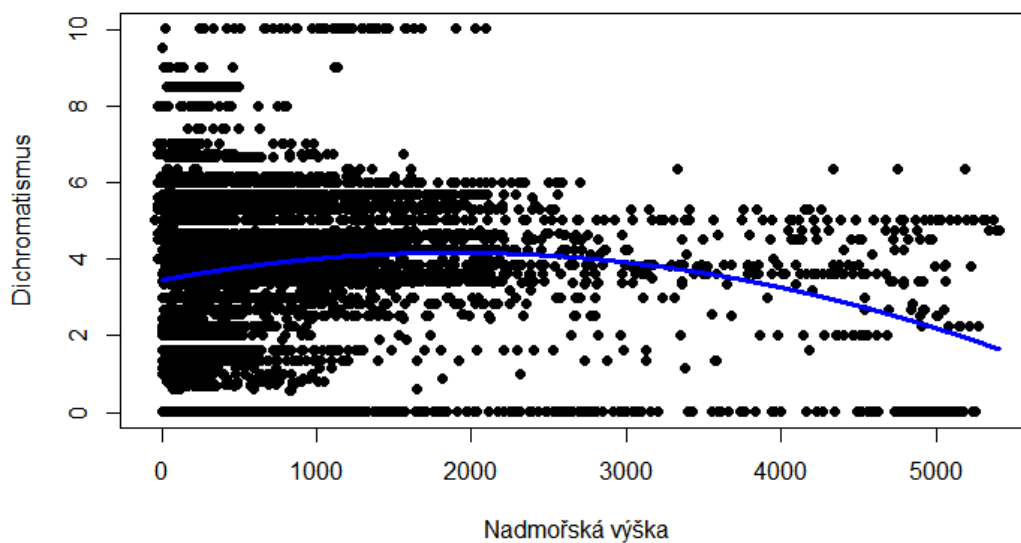
Falconiformes, Cariamiformes

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,485	0,027	93,294	< 0,001
Nadm.výška	0,965	0,046	20,824	< 0,001
Nadm.výška ²	-0,275	0,017	-16,188	< 0,001
Pásmo (temperát)	1,329	0,032	41,346	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,567	0,054	-10,424	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,164	0,018	8,885	< 0,001

Tropy



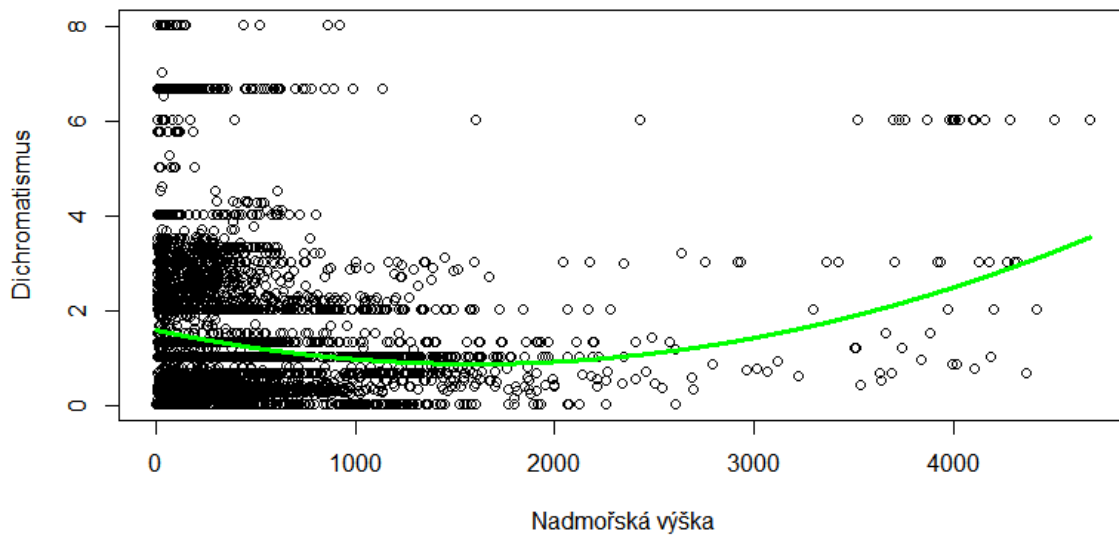
Temperát



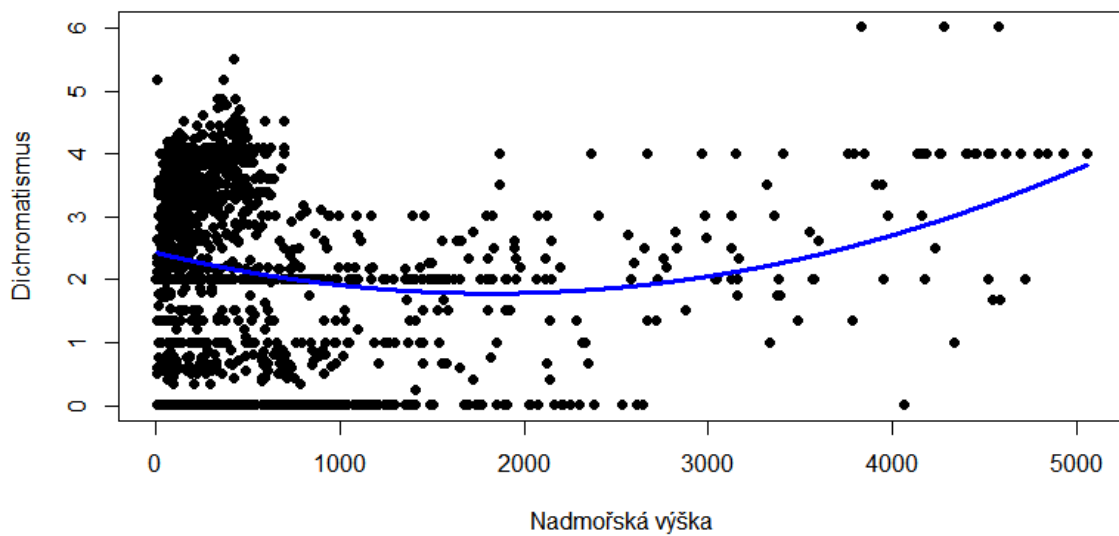
Psittaciformes

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,200	0,025	48,075	< 0,001
Nadm.výška	-0,406	0,041	-9,802	0,255
Nadm.výška ²	0,124	0,013	9,484	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,919	0,049	18,817	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,066	0,080	0,824	0,005
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,038	0,021	-1,770	0,806

Tropy



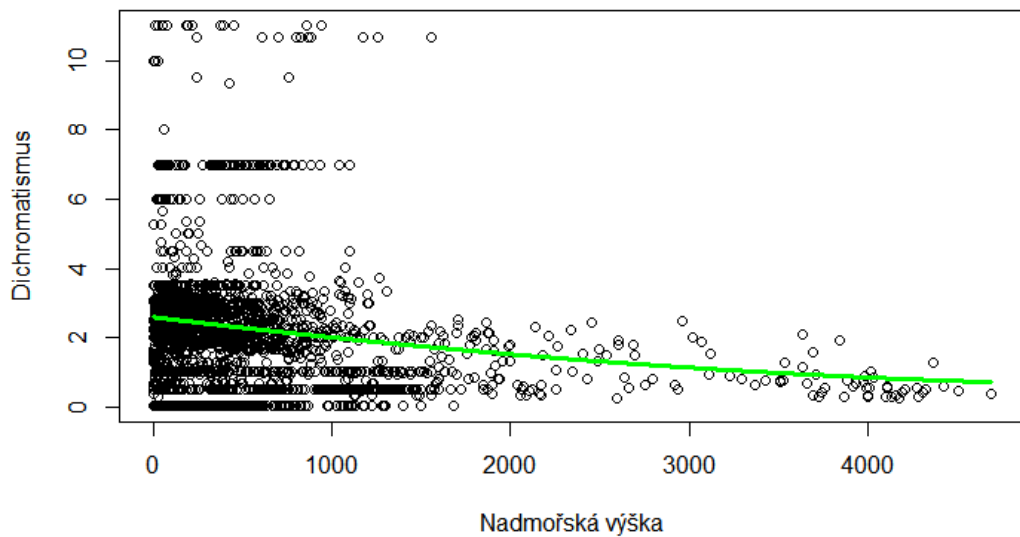
Temperát



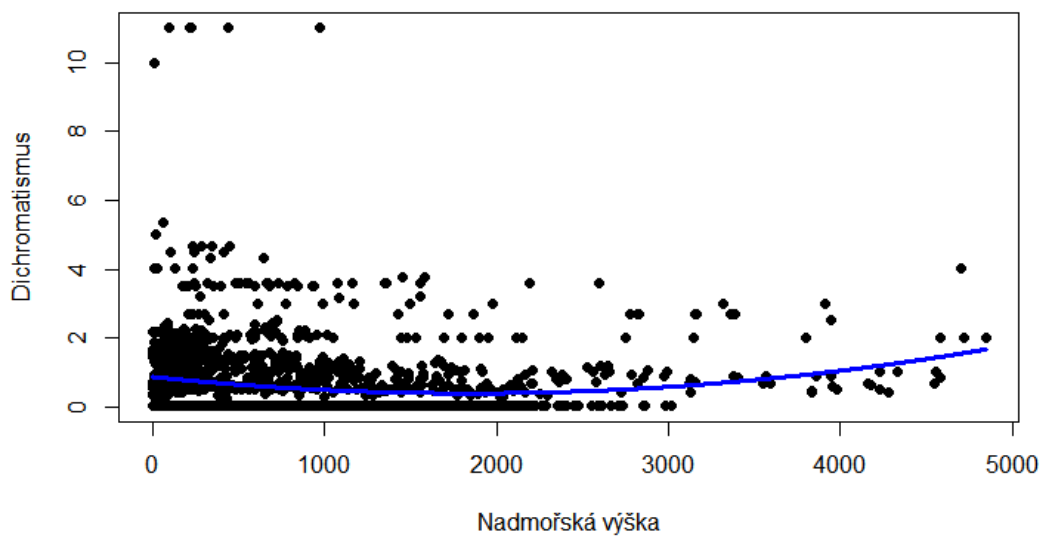
Suboscines

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,259	0,018	128,551	< 0,001
Nadm.výška	-0,380	0,026	-14,565	< 0,001
Nadm.výška ²	0,021	0,007	3,079	0,002
Pásmo (temperát)	-1,636	0,027	-60,732	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,140	0,039	3,598	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,039	0,012	3,342	< 0,001

Tropy



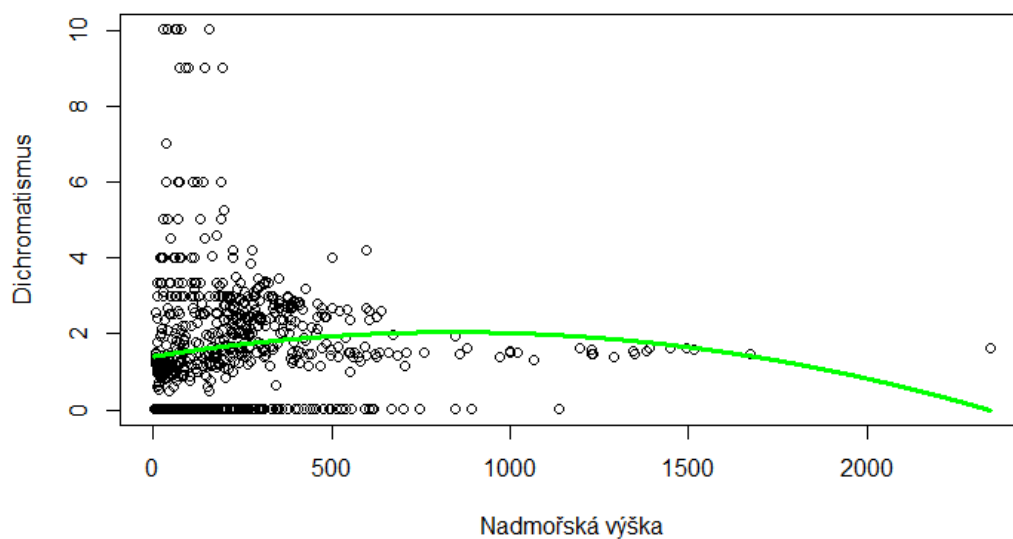
Temperát



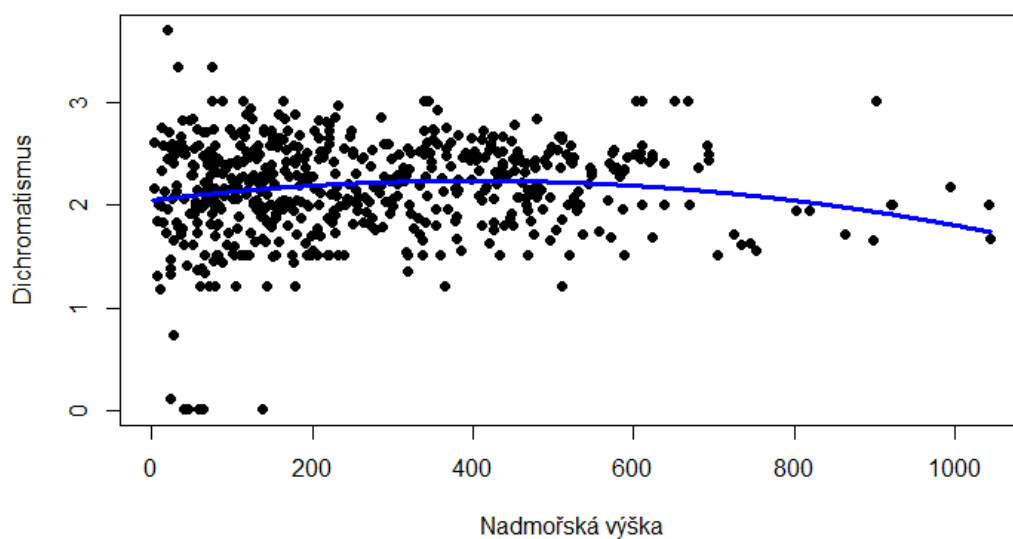
Basal Corvida

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	1,718	0,033	52,410	< 0,001
Nadm.výška	0,249	0,039	6,393	< 0,001
Nadm.výška ²	-0,047	0,008	-5,947	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,492	0,047	10,396	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,161	0,060	-2,699	0,007
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	-0,015	0,030	-0,507	0,612

Tropy



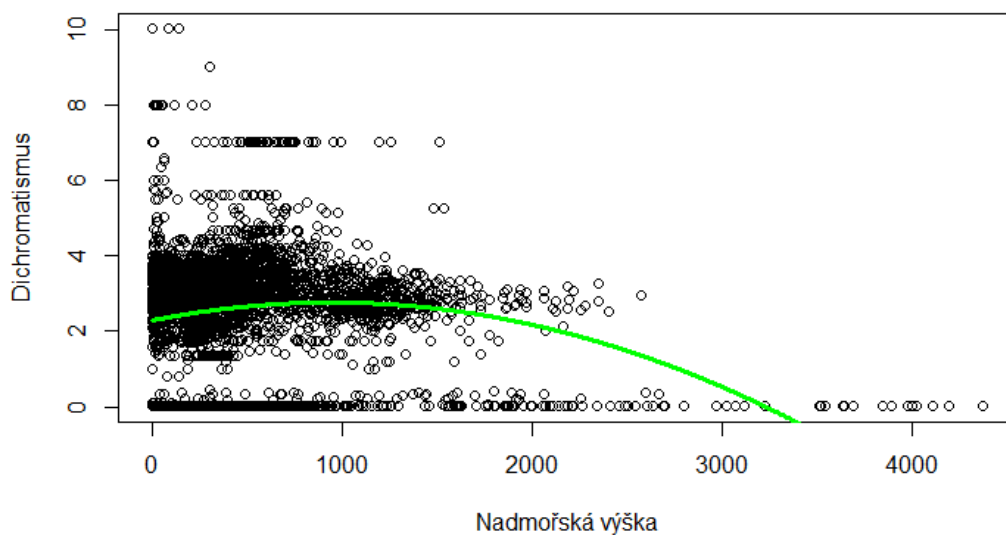
Temperát



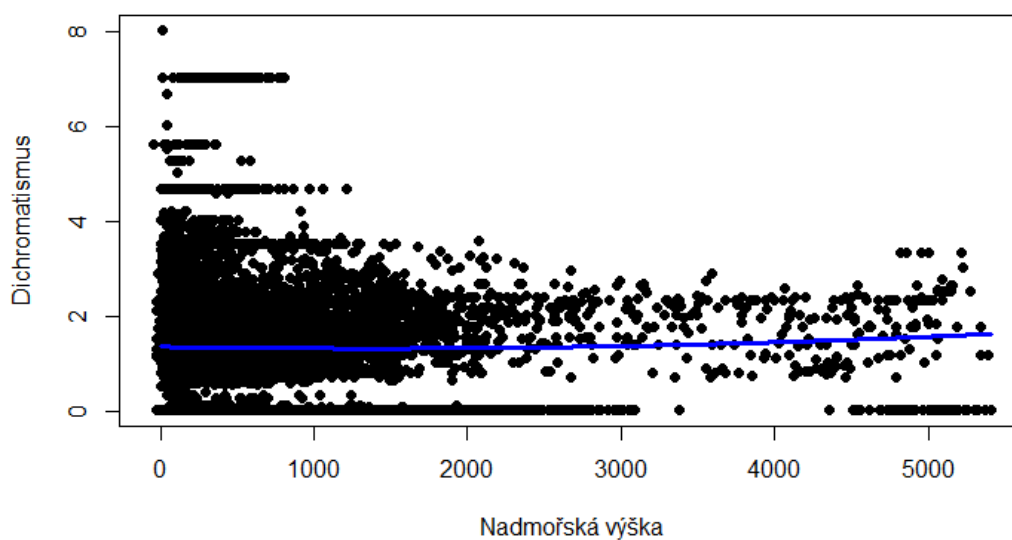
Crown Corvida

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,682	0,018	147,263	< 0,001
Nadm.výška	0,307	0,030	10,235	< 0,001
Nadm.výška ²	-0,283	0,018	-15,839	< 0,001
Pásmo (temperát)	-1,352	0,022	-60,792	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,329	0,036	-9,189	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,294	0,019	15,808	< 0,001

Tropy



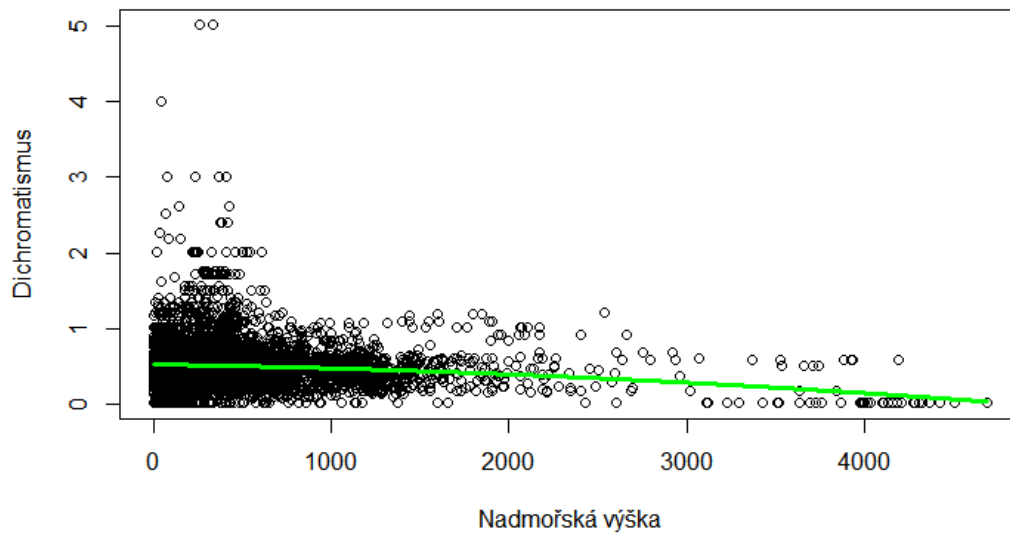
Temperát



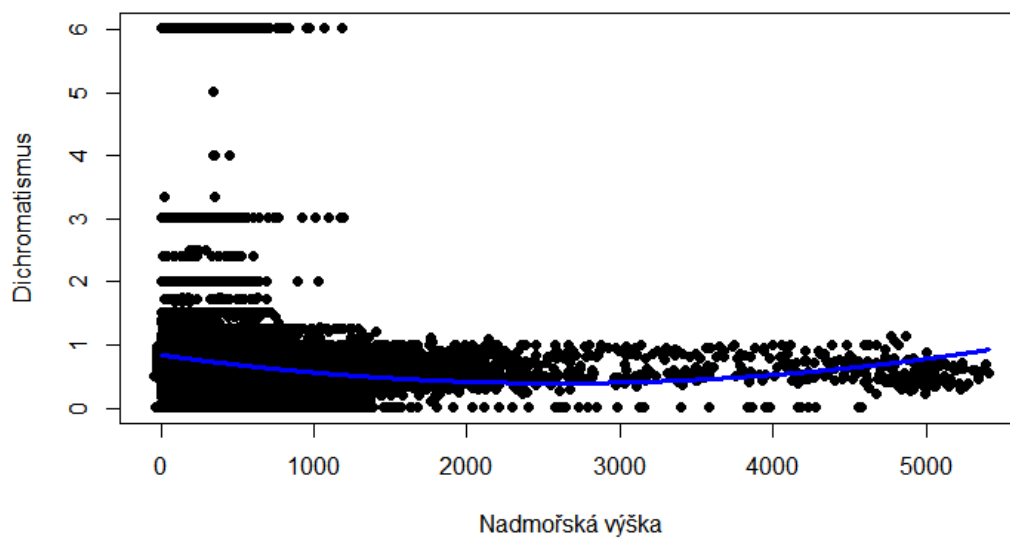
Sylvioidea

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	0,498	0,011	46,704	< 0,001
Nadm.výška	-0,039	0,019	-2,023	0,043
Nadm.výška ²	-0,008	0,008	-0,988	0,323
Pásmo (temperát)	0,178	0,013	13,585	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	-0,163	0,022	-7,283	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,044	0,009	4,170	< 0,001

Tropy



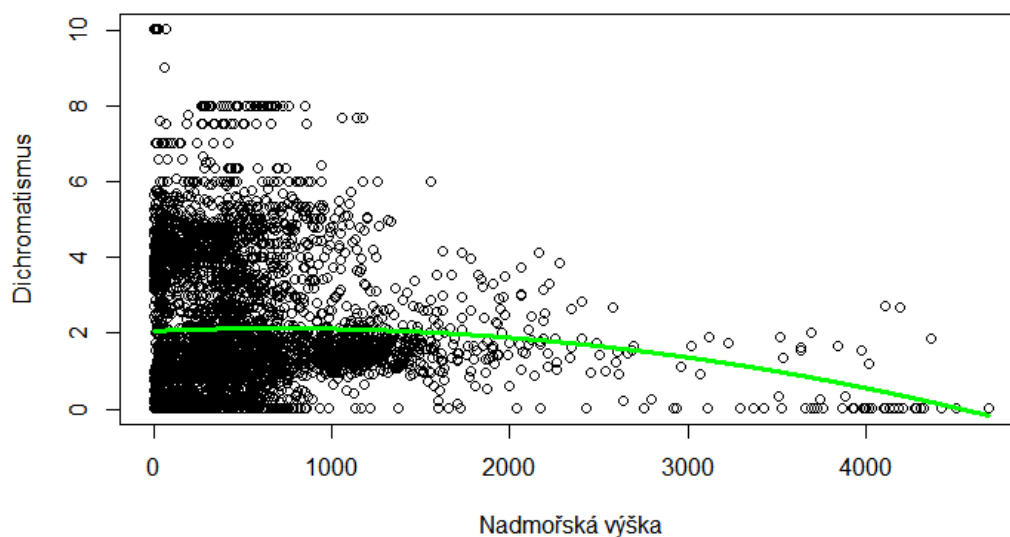
Temperát



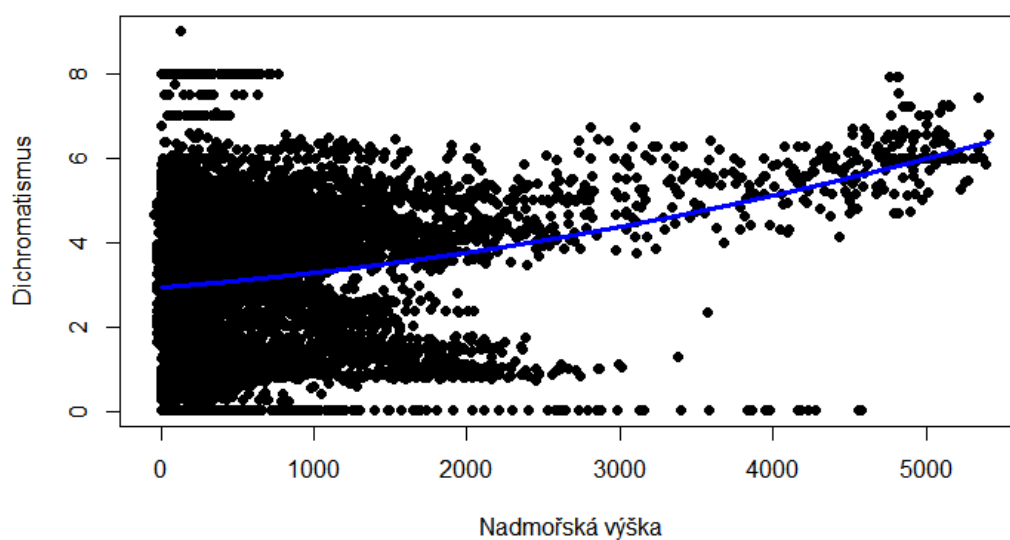
Muscicapoidea

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	2,129	0,025	85,670	< 0,001
Nadm.výška	0,025	0,042	0,588	0,557
Nadm.výška ²	-0,082	0,018	-4,488	< 0,001
Pásmo (temperát)	0,994	0,030	33,635	< 0,001
Nadm.výška*Pásmo (temp.)	0,245	0,049	5,043	< 0,001
Nadm.výška ² *Pásmo (temp.)	0,120	0,019	6,207	< 0,001

Tropy



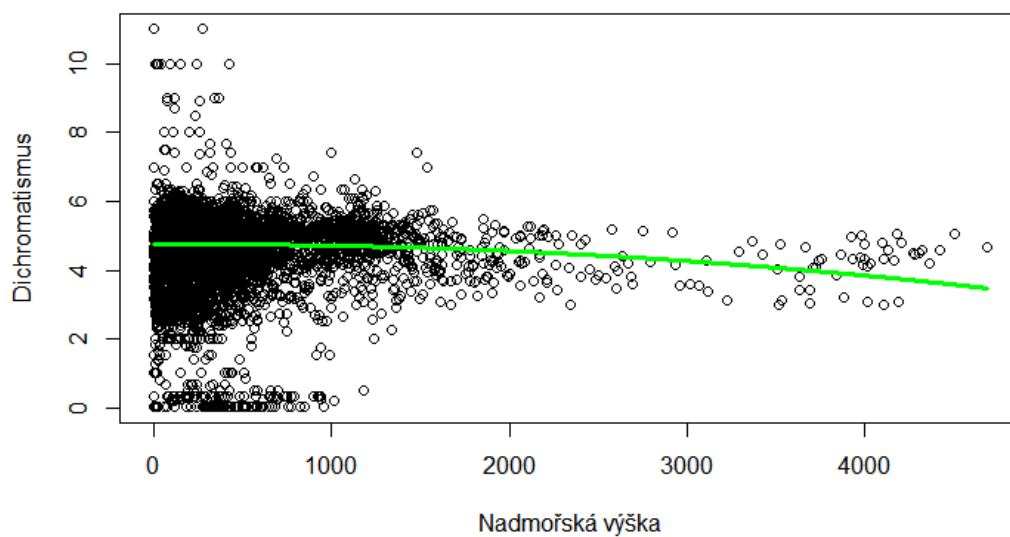
Temperát



Passeroidea

Proměnné	Odhad parametru	Střední chyba (SE)	t-hodnota	P-hodnota
Intercept	4,742	0,012	396,067	< 0,001
Nadm.výška	-0,023	0,020	-1,138	0,255
Nadm.výška ²	-0,036	0,007	-4,907	< 0,001
Pásno (temperát)	-0,648	0,015	-44,612	< 0,001
Nadm.výška*Pásno (temp.)	0,068	0,024	2,830	0,005
Nadm.výška ² *Pásno (temp.)	0,002	0,008	0,245	0,806

Tropy



Temperát

