

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Studijní program: Biologie
Studijní obor: Zoologie

Bc. Barbora Straková
Evoluce velikosti mozku u ptáků
Evolution of brain size in birds
Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Pavel Němec, PhD.

Praha, 2018

PROHLÁŠENÍ:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 8. 2018

Barbora Straková

Poděkování

Největší dík patří mému školiteli, Pavlu Němcovi, který mi s důvěrou světil tohle báječné téma a zásoboval mě i dalšími rozličnými úkoly. Jeho připomínky byly vždy podnětné a děkuji za mnoho inspirujících debat. Jen o pár níže na piedestalu stojí Zuzka Pavelková, která, nehledě na vlastní vytížení, si vždy našla čas i na mne. Dala mi spoustu skvělých rad a tipů a prošlapala mi svým výzkumem cestičku, takže jsem už nemusela tolik bloudit. Pan Dipl.Biol. Jiří Mlíkovský, CSc. mě zasvětil do tajů ptačích fosilií a svým nasazením do sběru údajů o velikosti mozku u ptáků položil základy pro můj dataset. Děkuji i všem blízkým a vzdáleným, bez jejichž podpory a zásobování pistáciemi bych se nikdy nedostala tak daleko.

Práce vznikla za podpory grantové agentury Univerzity Karlovy financováním projektu č. 1438217.

ABSTRAKT

Velikost mozku obratlovců je značně proměnlivý znak, jehož variabilita je dlouhodobě studována. Zvyšování strukturní a funkční komplexity mozku přispívá velkým dílem k evolučnímu úspěchu obratlovců a obecně se tudíž předpokládá, že zvyšování komplexity mozku v rámci evoluce obratlovců převládalo a k redukcím docházelo jen výjimečně. V této studii testujeme tento obecný předpoklad u ptáků. Protože se velké, komplexní mozky vyvinuly nezávisle u ptáků a savců, a protože relativní velikost mozku je u těchto dvou taxonů srovnatelná, naše analýza umožňuje i srovnání trendů u těchto dvou skupin endotermních obratlovců. Na rozdíl od savců, kde byl nalezen trend ke zvětšování velikosti mozku, jsem u ptáků žádný takový trend neidentifikovala. Z analýzy tak vyplývá, že evoluce velikosti mozku u ptáků je charakterizována nezávislým zvětšením v několika různých liniích, například u papoušků (Psittaciformes), šplhavců (Piciformes), zoborožců (Bucerotiformes), sov (Strigiformes), brodivých (Ciconiiformes) a u několika čeledí pěvců (Passeriformes), především u lemčíkovitých (Ptilorhynchidae) a krkavcovitých (Corvidae). I u dalších řádů je však možné najít vysoce encefalizované skupiny, například mezi neparazitickými kukačkami (rody *Centropus*, *Phaenicophaeus* a *Coua*) a z vodních ptáků (Aequornithes) čeleď Diomedeidea a rod *Pelecanus*. Mezi méně encefalizované skupiny patří jednak řády, které řadíme mezi bazální, tedy paleognátní ptáci (Struthioniformes, Dinornithiformes a Tinamiformes), kuři a kachny (Galloanserae), ale třeba i měkkozobí (Columbiformes) a svišťouni (Apodiformes). Toto mozaikovitě rozmístění vysoce encefalizovaných skupin napříč celou fylogenezí ptáků je podle mne výsledkem současně působících selekčních tlaků na rozvoj kognitivních schopností a evolučních omezení velikosti těla, které pravděpodobně souvisí se schopností aktivního letu. V tomto kontextu bychom také rádi v budoucnosti odpověděli na nabízející se otázku, jak velikost mozku a zvýšená encefalizace koreluje s neuronálními hustotami.

Klíčová slova: Velikost mozku, encefalizace, velikost těla, fylogenetická analýza, ancestrální stavy

ABSTRACT

Vertebrates show dramatic interspecific variation in the size of their brains. The complexity of brains is considered to be the key factor of evolutionary success in Vertebrates, and therefore an evolutionary trend towards increasing brain size and complexity is assumed. Large and complex brains evolved independently in birds and mammals. Birds have brains that are comparable in their relative size to the brains of mammals. However, in stark contrast to mammals, there is no general trend towards increase of brain size in birds. Relatively large brains have evolved independently in many avian lineages. Highly encephalised orders are parrots (Psittaciformes), woodpeckers and relatives (Piciformes), hornbills, hoopoe and wood hoopoes (Bucerotiformes), owls (Strigiformes), storks (Ciconiiformes) and several families of songbirds (Passeriformes), mainly bowerbirds (Ptilorhynchidae) and corvids (Corvidae). Other highly encephalized groups are non-parasitic cuckoos (genus *Centropus*, *Phaenicophaeus* and *Coua*) and family Diomeidea and genus *Pelecanus* belonging to the clade water birds. Less encephalized groups include the basal lineages such as paleognaths and fowl (Galloanserae), and also pigeons (Columbiformes) and swifts, treeswifts and hummingbirds (Apodiformes). We suggest that this mosaic evolution is result of simultaneous acting of selective pressures on cognitive enhancement and constraints on brain size, which may stem from the constraints on body size imposed by active flight. In this context, it will be most interesting to learn whether increased encephalization goes hand in hand with increased neuronal densities.

Keywords: Brain size, encephalization, body size, phylogenetic analysis, ancestral states

OBSAH

1. Úvod	13
1.1. Jak velký je mozek a co to vlastně znamená?	15
1.2. Předešlé výzkumy.....	16
1.2.1. Znakysouvisející s energetickými limity.....	17
1.2.2. Kognitivně provázané znaky	19
1.2.3. Shrnutí	20
1.3. Cíle práce	21
2. Materiál a metody	22
2.1. Data	22
2.2. Fylogenetický strom.....	22
2.3. Metody.....	23
2.3.1. Model evoluce.....	24
2.3.2. Odvození ancestrálních znaků.....	25
2.3.3. Porovnání frekvence zvětšení/zmenšení	26
2.3.4. Specifické změny pro jednotlivé větve.....	27
3. Výsledky	29
3.1. Model evoluce.....	29
3.2. Ancestrální hodnoty.....	30
3.2.1. Velikost těla.....	32
3.2.2. Velikost mozku	35
3.2.3. Encefalizace	38
3.3. Trendy podél jednotlivých větví	43
4. Diskuze	53
4.1. Evoluční trend.....	53
4.2. Vazba mezi evolucí velikosti těla a velikosti mozku.....	55
4.3. Ancestrální hodnoty.....	56
4.3.1. Velikost těla.....	57
4.3.2. Velikost mozku	59
4.3.3. Encefalizace	59
5. Závěr	68
6. Literatura	69
7. Licence	79
8. Přílohy	80

SEZNAM ZKRATEK

BoM	Hmotnost těla
BrM	Hmotnost mozku
BrV	Objem mozkovny
EI	Encefalizace
MCMC	Markov Chain Monte Carlo
ML	Maximum likelihood
OLS	Ordinary least square regression
PGLS	Phylogenetical genearal least square regression
TLE	Taxon level efect

U zkratek vycházím z anglického pojmosloví, protože mnohdy není zaveden český ekvivalent, či je jeho použití nedoporučováno.

1. ÚVOD

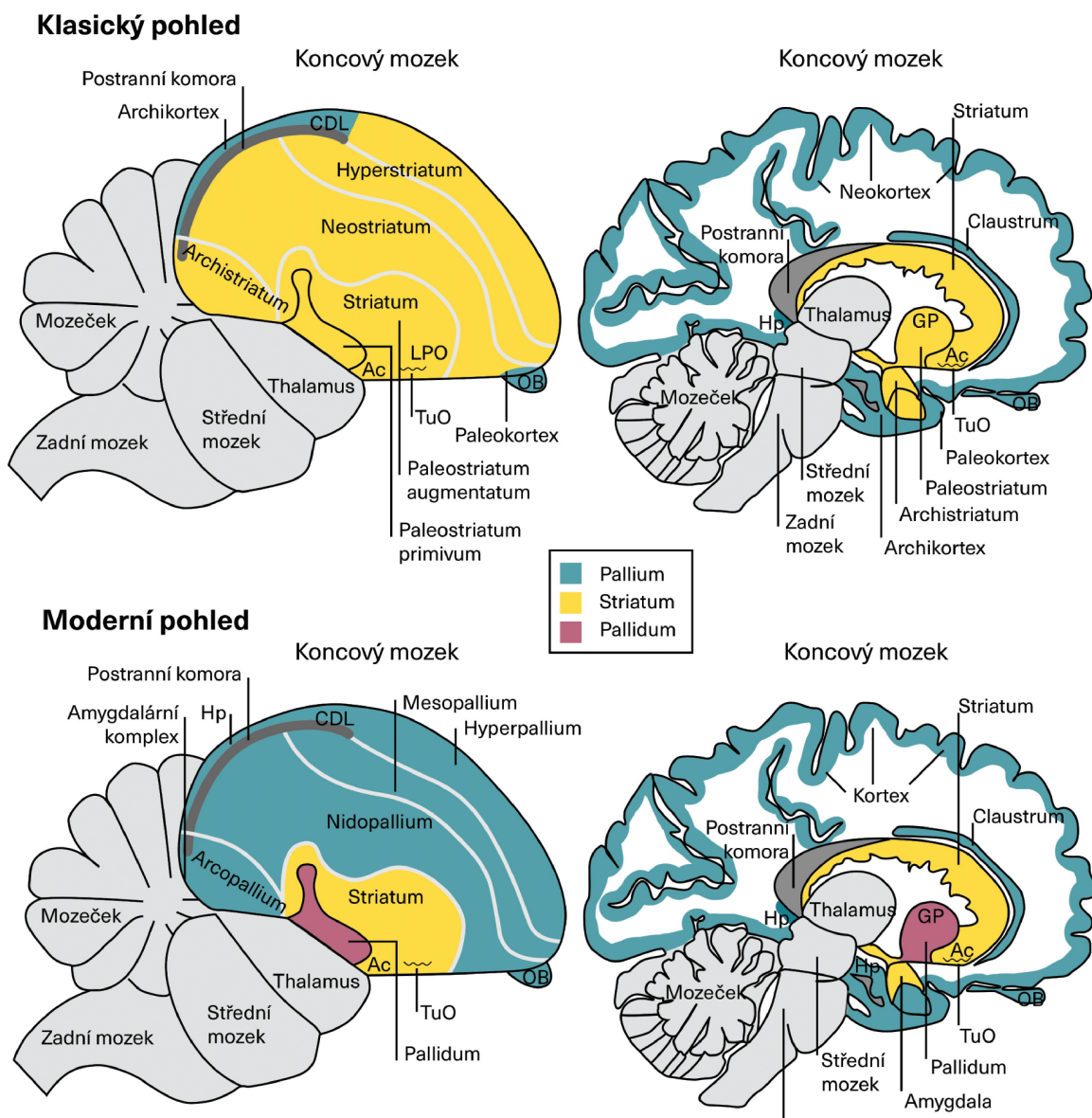
Obratlovci vykazují obrovskou variabilitu ve velikosti a komplexnosti mozku. Tradiční představa, formována již na počátku 20. století (Edinger 1908), předpokládá postupný rozvoj a zvětšování mozku během evoluce, zejména disproporční zvětšování v oblasti koncového mozku. Tato představa je samozřejmě do jisté míry zjednodušující, víme o případech sekundární redukce a velké rozvinuté mozky nacházíme i u dříve odštěpených linií, například u některých rodů žraloků (Striedter 2005; Butler & Hodos 2005). Nejkomplexnější a relativně největší mozky však nacházíme u dvou endotermních linií, u savců a ptáků, a proto je představa o zvyšování komplexity mozku u těchto dvou linií stále předpokládána a zevrubně zkoumána. U savců byl na úrovni celé třídy nalezen trend ke zvětšování (Pavelková in prep.) a i na úrovni řádu konstatuje Boddy a kolektiv (2012) stejný trend ke zvětšování u primátů (Primates), kytovců (Cetacea) či šelem (Carnivora). Trend ke zvětšování popisují i některé dříve provedené práce zabývající se většinou jednotlivými řády, například u šelem (Carnivora) – Finarelli & Flynn 2009; u kytovců (Cetacea) – Marino 1998; Tartarelli & Bisconti 2007; primátů (Primates) – Montgomery et al. 2010 a chobotnatců (Proboscidea) – Shoshani et al. 2006.

Přestože výzkum u ptáků poněkud komplikuje neúplný fosilní záznam, máme útržkovité informace o velikosti mozku bližších linií a někteří výzkumníci tak vidí v rozvoji mozku tu klíčovou událost, jež umožnila ptákům tak bohatý rozvoj na konci křídy (Slack et al. 2006). Většina výzkumného úsilí byla však věnována komparativním studiím. V minulých letech bylo odhaleno nespočet potenciálních znaků, které korelují s velikostí mozku, ať už absolutní, či relativní, vztaženou k velikosti těla. Krátce se daným znakům i problematice porovnávání budu věnovat dále.

Zájem byl také zintenzivněn na přelomu století, kdy byla přehodnocena homologie mezi jednotlivými částmi ptačího a savčího mozku (Reiner et al. 1998; Cobos et al. 2001; Reiner et al. 2004a; Jarvis et al. 2005). Představa navržená Edingerem (1908) o progresivním vývoji zároveň totiž předpokládala, že ptačí koncový mozek je z velké části homologický bazálnímu gangliím savců. Protože se v té době soudilo, že bazální ganglia jsou motorickým centrem zodpovědným za generování stereotypních odpovědí, ptáci se stali modelovými živočichy pro zkoumání instinktivního chování. Přestože omezený rozsah bazálních ganglií v ptačím koncovém mozku byl demonstrován již před téměř padesáti lety (Karten 1969), k definitivnímu uznání přítomnosti rozsáhlých oblastí pallia v koncovém mozku ptáků, tedy oblastí homologických kůře mozkové savců, došlo až v roce 2002, kdy byla i náležitě předefinována terminologie (Reiner et al. 2004a,b; Jarvis et al. 2005; Obr. 1). Detailní homologizace jednotlivých struktur/buněčných typů koncového mozku mezi ptáky, ostatními plazy a savci zůstává oblastí aktivního výzkumu (viz např. Jarvis et al. 2013; Dugas-Ford et al. 2012; Puelles 2017; Briscoe et al. 2018). Je ovšem zřejmé, že ptačí mozek se vyrovná savčímu, přes rozdílnou vnitřní architekturu. K velkému pokroku došlo rovněž na poli výzkumu ptačí kognice (přehledový článek viz Güntürkün & Bugnyar 2016). Během posledních dvou dekad se také ukázalo, že mnoho schopností, které jsme přisuzovali jen savcům, mají ve svém repertoáru ptáci také. Zde uvádím jen několik příkladů: Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) používají jednoduché nástroje (Hunt

& Gray 2004), straky (*Pica pica*) se rozpoznají v zrcadle (Prior et al. 2008) a některé druhy volavek a racků loví ryby na návnadu z chleba (Higuchi 1988; Robinson 1994; Henry & Aznar 2006; Post et al. 2009).

Přelomový význam pro rozvoj výzkumu v této oblasti mělo také uveřejnění nových, rozsáhlejších datasetů, zejména práce Dipl.Biol. Jiřího Mlíkovského, CSc (Mlíkovský 1989a; Mlíkovský 1989b; Mlíkovský 1989c; Mlíkovský 1990; Mlíkovský 2003) a Dr. Andrewa Iwaniuka (Iwaniuk & Nelson 2003; Franklin et al. 2014), ze kterých do velké míry vycházím také já ve své studii. Přebírání publikovaných dat má samozřejmě své stinné stránky a je třeba věnovat náležitou pozornost a pečlivě zhodnocovat důvěryhodnost daných zdrojů.



Obrázek 1. Srovnání původního a nového pohledu na původ struktur koncového mozku u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) (vlevo) a člověka (vpravo). Ac=nucleus accumbens; CDL=dorsální laterální oblast; GP= globus pallidus; Hp=hippocampus; OB= bulbus olfactorius; TuO=tuberculum olfactorium. Bílé linie označují laminy oddělující jednotlivé podoblasti. (upraveno podle Jarvis a kol. 2005)

1.1. JAK VELKÝ JE MOZEK A CO TO VLASTNĚ ZNAMENÁ?

Výzkum evoluce mozku je velmi vzrušující oblastí, je totiž zcela přirozené spojovat mozek a kognitivní schopnosti, což před výzkumníka rozprostírá paletu téměř nekonečných možností. V mnoha studiích je tak velikost mozku zástupnou proměnou reprezentující predispozice pro odvozenější formu inteligence. Takovýto předpoklad je samozřejmě do určité míry zjednodušující a bohužel ne zcela přesvědčivě prokázaný (Dicke & Roth 2016). Navazujícím problémem, kterému čelí většina studií zkoumajících evoluci mozku a mou nevyjímaje, je, jak pak porovnávat mozek mezi jednotlivými druhy, jelikož rozdíl ve velikosti mozku je dán především rozdílem ve velikosti těla, která vysvětluje zhruba 90 % pozorované variability ve velikosti mozku (Dicke & Roth 2016). Velikost těla navíc neovlivňuje velikost mozku jen přímou limitací rozměrů a provozními nároky těla, ale dále komplikuje výzkum mnoha souvisejícími znaky, které mohou opět zprostředkovaně různě ovlivňovat velikost mozku. Příkladem takových vlastností může být intenzita metabolismu (Martin 1981, Brown et al. 2004), tradičně mnoho znaků souvisejících s celkovou životní strategií (Blueweiss 1978) a diskutován byl například i antipredační potenciál (Pérez-Tris et al. 2004).

Ve většině korelativních studií je zavedeným postupem, jak odfiltrovat vliv velikosti těla, použití reziduálů z regresního vztahu logaritmované velikosti těla a mozku. Porovnáváme tak vlastně pozorovanou velikost mozku s předpokládanou velikostí mozku pro danou velikost těla. Získáme relativní velikost mozku, což je v některých studiích synonymem pro encefalizaci. Využití reziduálů je standardním postupem i v mnoha jiných korelačních modelech, přináší to však několik metodických problémů. Otázkou totiž je, na jaké úrovni bychom měli danou regresi provést, protože alometrických vztah je odlišný pro čeledě, řády či na úrovni celé třídy, tzv. Taxon level effect (TLE) (Gould 1975, Pagel a Harvey 1988, 1989; Nealen & Ricklefs 2001). Tato skutečnost byla samozřejmě živě diskutována a navrženo bylo mnoho možných důvodů od statistického artefaktu (Pagel & Harvey 1988), přes různé ontogenetické načasování vývoje těla a mozku (Gould 1975), až po rozdílné působení selekce na oba znaky při srovnání příbuznějších a vzdálenějších druhů (Nealen & Ricklefs 2001). Nealen a Ricklefs (2001) nacházejí u ptáků nejužší vazbu na úrovni čeledí, nicméně při analýze vycházejí ještě ze staré fylogeneze dle Sibleyho a Ahlquista (1990). Druhý aspekt, který je třeba zvážit, je závislost jednotlivých pozorování daná sdílenou fylogenetickou historií. Navržena byla celá řada metod, ale jejich optimální použití je stále diskutováno (Martin et al. 2005; Rohlf 2006; Isler et al. 2008; Revell 2010). Oba tyto aspekty, tedy použití fylogenetické korekce a zvolení taxonomické úrovně, pro kterou odvodíme regresní přímkou, se samozřejmě projeví na hodnotě reziduálů a komplikují tak srovnávání jednotlivých studií mezi sebou.

Z výše uvedených důvodů je relativní velikost mozku problematická proměnná. Navíc v některých studiích se ukazuje, že lépe s kognitivními schopnostmi koreluje absolutní velikost, spíše než velikost relativní (Deaner et al. 2007; MacLean et al. 2014).

Často diskutovaný je také charakter evoluce mozku a jeho částí. Mozek je komplexní systém navzájem propojených částí, odpovědných za různé funkce. Proto se zdá přirozené předpokládat, že při rozvoji některých částí se, vlivem vývojových omezení, budou odpovídajícím způsobem

rozvítet i ostatní oblasti (Finlay & Darlington 1995). Proti tomuto pojetí stojí představa tzv. mozaikovitě evoluce, která by umožňovala rozvoj jedné části nezávisle na ostatních. Jak naznačují recentní výzkumy, proces, jakým se mozek rozvíjí a zvětšuje, probíhá kombinovaně. I když mohou působit určitá omezení, našlo se několik případů, kdy se část mozku zvětšuje nezávisle či dokonce na úkor ostatních částí (Barton a Harvey 2000; de Winter a Oxnard 2001; Iwaniuk et al. 2004a; Montgomery et al. 2016). Je zřejmé, že pokud se část mozku zvětší na úkor jiné oblasti, takovou změnu nejsme schopni rozpoznat na úrovni celého mozku, a to opět může zkreslovat naše závěry. Máme pak tendenci podceňovat specialisty.

Zdá se však, že se blýská na lepší časy. Do nedávné doby převažovala představa, že existuje přímá úměra mezi velikostí mozku a počtem neuronů, které obsahuje. Práce Herculano-Houzel a kolegů (shrnuto v Herculano-Houzel 2014) však tuto představu přesvědčivě vyvrací. Rozvoj metody izotropní frakční homogenizace, kterou mimo jiné využívá naše laboratoř, umožnila efektivně určovat počty neuronů v jednotlivých oblastech mozku. Neuron je základní výpočetní jednotkou, a i když by bylo samozřejmě ideální znát i počty jednotlivých neuronálních spojení, je toto velký krok kupředu. Takto jemněji nastavené měřítko by mohlo být tedy mnohem lepším korelátem pro kognitivní schopnosti než absolutní či relativní velikost mozku. Zároveň se ukazuje, jak obtížné je porovnávat i velikostně si odpovídající mozky u savce a ptáka. Přestože jsou váhově rovnocenné, počty neuronů se v jednotlivých částech nápadně liší (Olkowicz et al. 2016). Zatím je však dostupných údajů o neuronálních hustotách a škálovacích pravidlech pramálo, takže na rozsáhlejší analýzu si budeme muset ještě počkat.

Ačkoli tedy není velikost mozku ideálním znakem reflektujícím kognitivní schopnosti organismu, je užitečným vodítkem a v hrubé škále se zdá, že je dobrou reprezentující proměnnou pro přítomnost selekčních tlaků na zvýšení kognitivních schopností. Velikost mozku bude nakonec vždy důležitým faktorem i pro počet neuronů, i kdyby jen z důvodu jednoduché prostorové limitace. Vzhledem k velkému počtu dostupných dat je přirozené využít tato data v rozsáhlejších studiích a ty pak případně srovnat s budoucími výzkumy pracujícími s jednotlivými oblastmi mozku či přímo s absolutními počty neuronů.

1.2. PŘEDEŠLÉ VÝZKUMY

Jak již bylo řečeno výše, největší pozornosti ve výzkumu evoluce mozku u ptáků se dostalo korelativním studiím. Intenzivní výzkum v této oblasti probíhal již v druhé polovině 20. století. V pracích z 80. a 90. let nacházíme dnes tradiční hypotézy a studovány jsou fyziologické znaky jako je například intenzita metabolismu (Mink et al. 1981; Armstrong 1983), proměnné ekologické, například potravní strategie a využití biotopů (Harvey et al. 1980; Mace et al. 1980) a behaviorální či znaky související s životní strategií, tedy například u ptáků schopnost letu (Jerison 1973), typ ontogenetického vývoje (Bennett & Harvey 1985a) a kontakt a učení specifických dovedností od rodičů (Wyles et al. 1983), s čímž souvisí často diskutovaná sociální hypotéza (Humphrey 1976). Nicméně starší komparativní studie brzy narážejí na metodické

problémy, zvláště jak zohlednit fylogenetické vztahy mezi jednotlivými druhy a velkou limitací je také omezený dataset. Záhy tedy dochází k vyčerpání možných korelací a výzkum v této oblasti ustrnul.

Na přelomu století se díky nové metodice a uveřejnění obsáhlých datasetů zájem obnovil. Moderní studie tak navazují na tradiční práce. Objevují se i nové metodické přístupy a některé z dnešních analýz, zejména po kritice Healy & Row (2007), zapojují i modelování pravděpodobného průběhu evoluce pro sledované znaky, nicméně s rozporuplným výsledkem. Pro ptáky zatím neexistuje studie podobná mé, která by sledovala obecné trendy v evoluci velikosti mozku, těla a encefalizace a využívala k tomu odvození ancestrálních stavů. Mou studii lze tak alespoň zasadit do mozaiky utvářené korelačními analýzami. Ty samozřejmě s větším či menším úspěchem vzdorují výše zmíněným metodickým problémům.

Přestože velmi často dochází k překryvu obou skupin, pokusím se níže popsat potenciální determinující proměnné ve dvou oddělených kategoriích. Mozek má totiž dvě zásadní vlastnosti, jednak je jedním z nejnákladnějších orgánů našeho těla a spolu s trávicí soustavou spotřebovávají 60 až 70 % energie (Aiello & Wheeler 1995). Druhým aspektem je samozřejmě klíčová role mozku v interakci s vnějším prostředím, kognitivní schopnosti a paměť. Jsou tedy znaky, u kterých bychom předpokládali spíše negativní vliv na velikost mozku skrze energetické limity a na druhé straně znaky, které by mohly spíše přispívat k rozvoji mozku skrze tlak na kognitivní schopnosti. Zároveň to však znamená, že pokud není přítomen tlak na kognitivní schopnosti, je redukce velikosti mozku zcela pochopitelným krokem. Je nepochybné, že se lze úspěšně vyrovnávat s nástrahami prostředí zvýšením kognitivních schopností a tedy zvětšením mozku, ale za určitých podmínek může být evolučně stabilní strategií investovat energii do jiných znaků.

1.2.1. Znaky související s energetickými limity

Limitované množství dostupné energie vyžaduje optimalizaci investic do jednotlivých znaků ovlivňujících zdatnost organismu a energetická náročnost mozku tedy nabízí představu nutnosti určitého kompromisu (Mink et al. 1981). V užším smyslu koncept známý jako „Hypotéza nákladné tkáně“ (Aiello & Wheeler 1995), který však lze vnímat nejen jako kompromis mezi nákladnými tkáněmi, jako jsou svaly, nervová či trávicí soustava, ale i dalšími energeticky náročnými znaky, například migračním chováním či investicí do rozmnožování. V první řadě byl tak zkoumán vztah intenzity metabolismu a velikosti mozku. Lze se domnívat, že celkové navýšení dostupné energie umožní rozvoj a zvětšení mozku, protože si to živočich může „dovolit“. Někteří autoři se takto snažili vysvětlit pozorovanou alometrickou závislost mezi velikostí těla a mozku, protože intenzita metabolismu a velikost těla vykazují velmi podobnou závislost s exponentem také se blížícím 0,75. Studie zkoumající tuto hypotézu našly však pramálo podpory a nezdá se, že by přímo intenzita metabolismu silně ovlivňovala velikost mozku u savců (Isler & van Schaik 2006a). Navíc, jak již bylo nastíněno výše, ukázalo se, že daný exponent 0,75 platí pro savce, u ptáků je však nižší a obecně se jeho hodnota liší podle taxonomické úrovně, na které je regresní vztah zkoumán. Nicméně, v širším měřítku měla intenzita metabolismu a rozvoj endotermie jistě zásadní roli v evoluci mnoha znaků, mozek nevyjímaje.

V rozsáhlé analýze Islera a Schaika (2006b) u ptáků, která testovala přímo hypotézu nákladné tkáně, se z testovaných orgánů (trávicí soustava, játra, pektorální svaly) jako jediná signifikantní ve všech případech ukázala negativní korelace mezi relativní velikostí mozku a velikostí pektorálních svalů. Velikost pektorálních svalů můžeme také vnímat jako zástupnou proměnnou pro lokomoci. Velikost těchto svalů je důležitá pro hodnotu maximálního zdvihu, kterého je pták schopen dosáhnout, a tak objem pektorálních svalů vztažen k rozpětí křídel je větší u druhů létajících náročnějším stylem letu. Tím by let mohl energeticky limitovat vývoj větších mozků u těchto druhů. Ruku v ruce s tímto zjištěním jde i nalezená negativní korelace mezi migračním chováním a relativní velikostí mozku (Sol et al. 2005b; Pravdusov 2007; Sol et al. 2010). Negativní korelace se dokonce zintenzivňuje se vzdáleností, na kterou daný druh migruje (Winkler et al. 2004). Let je však jedna z vlastností, u kterých někteří autoři předpokládali i vliv na rozvoj kognitivních schopností, jednak nutností lepší orientace v 3D prostoru, ale také rozvojem motorických center mozku (Jerison 1973). Tento aspekt se však nezdá jako důležitý, protože se velikost mozku signifikantně neliší mezi létajícími a nelétavými druhy (Iwaniuk et al. 2004b). Zdá se tedy, že převažuje energetická limitace ze strany letu. Let je zároveň velmi důležitou vlastností ovlivňující řadu znaků, mimo jiné i velikost těla (Pennycuick 1996).

Podobnou vlastností na rozhraní mezi energeticky náročným znakem a znakem potenciálně podporující kognitivní schopnosti je vývojový mód. Na jednu stranu je prodloužená doba vývoje u altriciálních mláďat energeticky náročná, ale kromě prostého prodloužení doby neurogeneze, a tedy možnosti rozvoje mozku se nabízí i stimulace rozvoje kognitivních schopností díky kontaktu rodičů a potomka. Kontakt s rodiči či dalšími členy skupiny je totiž podle sociální hypotézy důležitým aspektem pro rozvoj paměti a dalších schopností spojených s udržováním vztahů a vazeb ve skupině (Humphrey 1976, Reader & Lefebvre 2001). Nutno dodat, že oblíbenost této hypotézy nejspíše pramení z jejího formulování na základě výzkumů u primátů, a tudíž těsné vazbě k naší vlastní inteligenci. Analýza Iwaniuka a Nelsona (2003) ukázala, že u altriciálních druhů nacházíme relativně větší mozky než u prekociálních. Je samozřejmě diskutabilní, jakou měrou k rozvoji velikosti mozku přispívá prodloužená doba neurogeneze a do jaké míry za to zodpovídá kontakt s rodiči ve smyslu sociální hypotézy. Zdá se, že stěžejní je spíše samotná možnost prodlouženého vývoje a případné sociální vazby (péče obou rodičů či přítomnost helperů) mohou působit zprostředkovaně skrze pozitivní vliv na úspěšné vyvedení mláďat, protože umožňují získat dostatečné množství zdrojů (Dunbar & Shultz 2007; Isler & Schaik 2009; Shultz & Dunbar 2010).

Nabízí se také mnoho méně zřejmých, energeticky náročných znaků, mezi nimi například i zbarvení těla. Podíváme-li se detailněji na metabolismus barviv je evidentní, že v určité době během prenatalního vývoje mohou s mozkiem soupeřit o dostatek zdrojů, konkrétně antioxidantů. Galván & Møller (2011) našli negativní korelaci mezi zbarvením těla a relativní velikostí mozku. Je však nutno podotknout, že studie pracující pouze s jednou proměnnou tak zanedbávají jiné důležité znaky. Po jejich zakomponování do analýzy by možná dříve nalezené vztahy nemusely být dostatečně přesvědčivé.

1.2.2. Kognitivně provázané znaky

Určitý vztah mezi mozkiem a kognitivními schopnostmi je samozřejmý, přestože přesný charakter tohoto vztahu není jasný, viz výše. Obecně však předpokládáme, že velký a komplexní mozek přináší určité výhody v podobě behaviorální flexibility a schopnosti inovativně se vyrovnávat s prostředím (Lefebvre et al. 1997). Zároveň skrze svou variabilitu může prostředí sloužit jako stimul pro rozvoj velkých mozků, což lze shrnout do tzv. „cognitive buffer“ hypotézy (Sol 2009). Mezi proměnnými s předpokládaným vztahem ke kognitivním schopnostem tak patří přirozeně zejména znaky související s prostředím, tedy například jeho prediktabilita (Sayol et al. 2016) či schopnost přežívání (Sol et al. 2007) a pronikání do nových prostředí (Sol et al. 2005a; Fristoe et al. 2017). Zdá se, že neprediktabilita prostředí pozitivně koreluje s velikostí mozku, tedy ptáci s relativně většími mozky obývají více neprediktabilní prostředí, navíc ptáci s relativně velkými mozky tedy lépe přežívají a pronikají do nových prostředí (Lefebvre et al. 1997; Sol et al. 2005a; Fristoe et al. 2017). Výše také byla zmíněna tzv. „sociální hypotéza“, která předpokládá, že velké mozky se vyvinuly z nutnosti udržovat složité vztahy v rámci skupin. Zdá se však, že situace u ptáků je komplikovanější než u savců, protože ptáci mají velmi variabilní dynamiku skupin, jejich velikost, která je převážně závislá na dostupných zdrojích, se tak mění během roku (Beauchamp & Fernández-Juricic 2004). Studie Emeryho (2007) našla korelaci mezi velikostí mozku a velikostí skupin u malých a středních skupin (5 až 30 jedinců), ale vzhledem k výše zmíněné proměnlivosti je trochu obtížné s takovými závěry pracovat. Navázaná sociální charakteristika, jakou je pářicí systém má, zdá se, větší vliv. U monogamních ptáků tak byly nalezeny relativně větší mozky než u ptáků s jinými pářicími systémy (Emery 2007). To nám ovšem znovu naznačuje, že takto pojímaná socialita má velmi blízko k vývojovému módu mládat a vztah k rozvoji mozku tak může být spíše nepřímý. Obecně se zdá, že doposud populární sociální hypotéza postupně ztrácí na své přesvědčivosti i u savců (viz např. DeCasien et al 2017; Kverková et al. 2018).

Při pohledu na nižší taxonomické úrovně nacházíme mnoho specifických znaků, typických jen pro čeleď či řád. V první řadě nás tak jistě napadne zpěv u pěvců, kdy velikost vokalizačních jader pozitivně korelovala se složitostí zpěvu (Devoogd et al. 1993). Studie zpěvu u pěvců tak může být zároveň skvělou ukázkou možného mozaikovitého vývoje mozku. Další takovou vlastností je ukládání potravy u některých krkavcovitých (Corvidae) a sýkorovitých (Paridae). To je obecně náročné na epizodickou paměť a tato schopnost pozitivně koreluje nejen s objemem hipokampální formace (Krebs 1990), ale i s relativní velikostí celého mozku (Garamszegi & Eens 2004). Je také zřejmé, že tato vlastnost může být provázaná s úspěchem některých druhů v obsazování sezonních prostředí.

Velmi zajímavým znakem je hnízdní parazitismus, kdy byly u parazitických druhů identifikovány menší mozky než u neparazitických druhů (Boerner & Krüger 2008, Corfield et al. 2013). Důležité je si uvědomit, že hnízdní parazitismus je sice náročný na paměť, podobně jako ukládání potravy, a proto se zdá neintuitivní, proč by měl vést k redukci mozku. Nicméně, mnohé adaptace vedoucí k úspěšnému využívání cizích hnízd se projevují i na důležitých charakteristikách ontogenetického vývoje. Ovlivňují délku inkubační doby, velikost vejce a další

znaky, kterými se pak parazitické druhy liší od svých blízkce příbuzných (Payne 1980; O'Connor 1984; Rothstein 1990). Vzhledem k důležitosti tohoto období pro rozvoj mozku je tak možná redukce mozku pochopitelná.

Posledním velmi specifickým znakem je stavba loubí u pěvčí čeledě lemčíkovitých (Ptilonorhynchidae). Tito ptáci v rámci dvoření samičce staví různě komplexní strukturu z větví, kterou pak následně i zdobí, takzvané loubí. Tyto struktury neslouží k hnízdění, ale plní pouze namlouvací funkci a mají tak velký význam v pohlavním výběru. Schopnost stavby loubí, případně i komplexnost stavby, byla s úspěchem korelována jednak s velikostí mozku (Madden 2001) a ve studii Daye a kolektivu (2005) i s velikostí mozečku. Ptáci, kteří stavějí loubí, mají tak relativně mozky větší.

1.2.3. Shrnutí

Bohužel, přestože bylo nalezeno mnoho znaků a vlastností, které s větší či menší mírou korelují s velikostí mozku, nemůžeme se ubránit určitému zklamání. Plejáda proměnných nám naznačuje mnohé, ale může být obtížné se v jednotlivých vztazích vyznat a porovnat studie vůči sobě. Tak se před námi při bližším studiu možných znaků a zejména těch úzce spjatých s kognitivními schopnostmi vynořuje ještě jeden palčivý problém dosavadních studií, a to nemožnost rozhodnout o kauzálních vztazích jednotlivých vlastností. Je zřejmé, že například neprediktabilita prostředí může působit jako stimul pro rozvoj kognitivních schopností, zároveň se můžeme ptát, jestli by byl druh bez takových schopností vůbec schopen v neprediktabilním prostředí přežít. Nejspíše samozřejmě dochází k jisté součinnosti obou procesů. Obecně však jsou kognitivní schopnosti základní vlastností každého živočicha, a proto je kauzalita nejasná i ve vztahu k jiným znakům. Příkladem nám může být výše zmíněné migrační chování, které negativně koreluje s velikostí mozku. Bylo však samo o sobě důvodem k redukci mozku kvůli energetickému kompromisu, nebo menší mozek a tím snížené kognitivní schopnosti „přinutily“ daný druh migrovat, aby přežil? Na takové otázky umožňují odpovědět analýzy pracující s modely ukazujícími pravděpodobný průběh evoluce pro dané znaky, které jsou v poslední době naštěstí stále častěji využívané. Analýza Sola (2010) tak například dospěla k závěru, že redukce mozku následovala až po rozvoji migračního chování. Jiná recentní analýza naopak naznačila, že ptáci s velkými mozky úspěšněji kolonizují neprediktabilní prostředí, než ptáci s malými mozky (Fristoe et al. 2017). Tedy zvětšení mozku předcházelo kolonizaci neprediktabilního prostředí.

K tomu se pojí i snaha výzkumníků začlenit do analýz více potenciálních vysvětlujících faktorů, a tak systematicky rozhodovat o příspěvku daného znaku k evoluci velikosti mozku. Na základě prostudovaných analýz se zdá, že stěžejním faktorem přispívajícím k rozvoji mozku je, kromě velikosti těla, altriciální vývojový mód, tedy prodloužená doba vývoje a k tomu přispívající faktory, jako je monogamie či přítomnost helperů. Tyto znaky umožnily rozvoj mozku, k čemuž následně mohou přispívat specifické behaviorální znaky typické pro řády či čeledě. Díky rozvinutému mozku, a tedy navázaných schopností a inovativního chování, jsou pak ptáci schopni lépe interagovat s vnějším prostředím, které následně může opět stimulovat rozvoj

komplexity mozku. Je ovšem evidentní, že existují určité limitace energeticky náročnými znaky, jako je například migrační chování. Určitou měrou může samozřejmě přispívat k omezení velikosti mozku i limitace daná velikostí těla, vzhledem k úzké provázanosti těchto dvou znaků.

1.3. CÍLE PRÁCE

Cílem mé práce je metodou maximální věrohodnosti a bayesiánským přístupem nejprve prozkoumat možné trendy ve velikosti těla, velikosti mozku a encefalizace u ptáků a rozhodnout o pravděpodobném modelu evoluce. Testuji tak obecný předpoklad určitého trendu k postupnému zvětšování mozku v evoluci ptáků, jak bylo nastíněno výše. Na základě tohoto modelu pak odvodím ancestrální stavy pro předky recentních druhů, což mi umožní se detailněji podívat na průběh evoluce u jednotlivých řádů ptáků. Díky odvození ancestrálních stavů budu také schopna porovnat pozorovanou změnu ve velikosti mozku a předpokládanou změnu, tak jak bychom ji čekali dle změny ve velikosti těla. To mi umožní odhalit, nakolik je možné, aby se oba znaky vyvíjely nezávisle na sobě. Tato studie by tak měla sloužit jako celistvá analýza ukazující evoluci velikosti těla, velikosti mozku a encefalizace u ptáků jako třídy, nahlédnout průběh evoluce pro tyto znaky v celkovém měřítku a zprostředkovaně tak případně odhalit potenciálně zajímavé skupiny pro budoucí studie. Vzhledem k absenci podobné studie u ptáků není možné srovnávat s předchozími analýzami, ale nabízí alespoň zasazení do kontextu korelativních studií.

2. MATERIÁL A METODY

2.1. DATA

Údaje o velikosti mozku (BrM) a těla (BoM) pro 2409 recentních či nedávno vyhynulých druhů a 6 fosilních druhů byla z velké části převzata z literatury (Příloha 5) a pro 29 druhů z vlastních, doposud nepublikovaných dat. Údaje uvedené pro objem mozku byly před analýzou převedeny na váhu vynásobením hustotou mozkové tkáně 1.036 g/cm^3 (Stephan 1960). Vždy jsem se snažila dohledat původní zdroj dat. Při existenci více relevantních zdrojů dat jsem spočítala vážený průměr pro daný druh, stejně tak jsem postupovala v případě, kdy byly hodnoty uvedeny odděleně pro jednotlivá pohlaví. Všechny hodnoty byly před samotnou analýzou logaritmovány.

2.2. FYLOGENETICKÝ STROM

Otázka ptačí fylogeneze je stále otevřená. Nepanují pochyby o oddělení skupin Paleognathae, Galloanserae a Neoaves, nicméně vztahy mezi relativně dobře vymezenými skupinami a řády Neoaves jsou nejasné (Hackett et al. 2008; Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015). Radiace proběhla pravděpodobně ve velmi rychlém sledu na rozhraní Křída – Terciér. Toto období následovalo po velkém vymírání a uvolněné niky tak velkou měrou přispěly k náhlému rozrůznění jednotlivých řádů (Slack et al. 2006; Milner & Walsh 2009). Není tedy s podivem, že rozplést vztahy mezi těmito skupinami se stále nedaří a obecný konsenzus zatím nebyl přijat. Někteří autoři tak navrhují přijmout tvrdou polytomii na kořeni stromu Neoaves (Suh 2016).

Bohužel není dostupná fylogeneze pro všechny ptačí druhy, která by reflektovala nedávné změny a zároveň obsahovala délky větví. Fylogenetický strom, který byl použit pro analýzu, byl tedy získán jako konsenzuální strom z programu BEAST (Drummond et al. 2012) z 1000 fylogenetických stromů vygenerovaných z webové stránky www.birdtree.org, která doplňuje studii Jetze a kolektivu (Jetz et al. 2012). Počet použitých stromů jsem určila na základě rešerše jiných studií, který daný nástroj využívají a vycházela jsem i z analýzy Ruboliniho a kolektivu (2015). Stromy jsem vygenerovala jako kompletní fylogeneze pro všechny dostupné druhy a teprve poté jsem je prořezala v programu R jen pro druhy, pro které jsou dostupné údaje o velikosti mozku. Tímto způsobem jsem se vyhnula negativním délkám větví, které se opakovaně objevovaly jako artefakt metody pro počítání konsenzuálního stromu.

V minulých letech došlo k několika úpravám kalibrace kvůli časovému zařazení taxonů *Mopsitta tanta* a *Morsoravis sedilis*, tudíž se výsledná časová divergence některých skupin (konkrétně papoušků a vrubozobých) od prvotní studie liší. Birdtree je hojně využívaný nástroj, se kterým pracuje velká většina i velmi recentních studií (např. Sayol et al. 2016; Fristoe et al. 2017; Chapman et al. 2018 či Fang et al. 2018). Jedná se o jedinou dostupnou fylogenezi pro ptáky, která dosahuje až po úroveň jednotlivých druhů. Tento nástroj nabízí více možných

topologií v závislosti na vybrané páteřní fylogenezi, buď dle studie Ericsona (Ericson et al. 2006) či Hacketta (Hackett et al. 2008). Pro analýzu jsem využila pozdější fylogenezi podle Hacketta, která se více shoduje s později uveřejněnými studiemi.

Pokusila jsem se také využít nedávno aktualizované databáze timetree.org, která by měla spojovat různé hypotézy ohledně fylogenetického stromu ptáků. Její užití je však samotnými autory nedoporučováno pro stromy s velkým počtem druhů a zároveň v rámci databáze chybí přibližně 2000 druhů recentních ptáků, takže by můj dataset přišel o 496 druhů. I vzhledem k opakovaným chybám a špatnému zařazení některých taxonů jsem se nakonec rozhodla tento zdroj nevyužít.

Pro potřeby analýzy jsem daný strom rozšířila o zástupce z fosilní skupiny Deinonychosauria z čeledí Troodontidae a Dromaeosauridae, o *Archaeopteryx lithographica*, a o fosilní druh tučňáka *Parapterodactylus antarcticus*. Zařazení fosilních druhů je důležitým předpokladem pro úspěšné rozhodnutí o pravděpodobném modelu evoluce (Finarelli & Flynn 2006). Fylogenetické vztahy jsem rozhodla pomocí dostupných článků (viz Příloha 5) a délku větví jsem odvodila z databáze fossilworks.com (Paleobiology Database 2017). Dále jsem strom rozšířila o několik recentně vyhynulých druhů, konkrétně o *Porphyrio mantelli*, *Pinguinus impennis*, *Podilymbus gigas*, *Netta caryophyllacea*, *Harpagornis moorei*, *Ptaiochen pau*, *Thambetochen chauliodous*, *Gallirallus dieffenbachii*, *Porzana palmeri* a skupinu Dinornithiformes (*Anomalopteryx didiformis*, *Dinornis novaezeelandiae*, *Dinornis robustus*, *Emeus crassus*, *Euryapteryx curtus*, *Pachyornis australis*, *Pachyornis elephantopus*). Úpravy stromu jsem provedla v programu Mesquite (Madison & Madison 2018).

Vzhledem k použité fylogenezi jsem se rozhodla přidržit se názvů řádů i v případě, že došlo v rámci nových fylogenezí k přesunům, sloučením či jiným změnám. Domnívám se, že je tento postup i pro čtenáře přehlednější, než kdybych se do analýzy na základě starší fylogeneze snažila promítat recentní změny, jelikož by si pak navzájem neodpovídaly. Zároveň jsem však v souhrnných tabulkách pro lepší přehled zařadila jednotlivé řády do jedné z předpokládaných monofyletických skupin, jak je definuje Suh (2016).

2.3. METODY

Pokud známe fylogenezi skupiny a hodnoty pro zkoumané znaky u recentních druhů, je možné spočítat hodnoty daných znaků do minulosti. Pro odvození ancestrálních stavů je možné použít několik různých metod, zvolila jsem metodu maximální věrohodnosti (ML) a také bayesovskou metodu Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Třetí možná metoda maximální parsimonie ve své základní verzi nezohledňuje při odvozování ancestrálních stavů délky jednotlivých větví a při použití rozšířeného typu „weighted squared parsimony“ je princip výpočtu totožný s metodou maximální věrohodnosti, proto jsem se rozhodla ji nepoužít.

2.3.1. Model evoluce

Při použití výše zmíněných metod je v prvním kroku nutno zvolit statistický model průběhu evoluce. Jako nulový model pro evoluci spojitých znaků se běžně používá model random-walk (též Brownův pohyb). V každém kroku během evolučního času, který může být reprezentován chronologickým časem nebo genetickou distancí (Pagel 1999), dochází ke změně. Změna v daném okamžiku t je náhodná veličina s normálním rozdělením o střední hodnotě 0 a fixním rozptylem σ^2 (Pagel 1999). Předpokládáme, že změny jsou symetrické, tedy zvětšení či zmenšení znaku je v daném okamžiku stejně pravděpodobné.

Model directional random-walk umožňuje promítnout do odvozování ancestrálních stavů evoluční trend. Je tedy komplexnější verzí modelu random-walk, protože obsahuje o jeden parametr navíc reprezentující drift. Střední hodnota rozdělení změny znaku se v tomto modelu nerovná nule, ale je odvozována z dat (Pagel 1999).

Pro analýzu jsem použila program BayesTraits a data jsem analyzovala jak pomocí maximální věrohodnosti, tak i za použití MCMC metodou BayesContinuous. Analýzu jsem provedla zvlášť pro oba modely a následně jsem je porovnávala za použití statistiky Likelihood ratio. Z podstaty metody je při použití directional random-walk třeba, aby fylogenetický strom nebyl ultrametrický, tedy celkové vzdálenosti recentních druhů od kořene si nesmějí být rovny, protože takový strom nemá mezi taxony varianci podél délky stromu. Tuto podmínku jsem se pokusila zohlednit začleněním fosilií do fylogenetického stromu.

Oba modely odvozují hodnotu znaku na kořeni (parametr α), directional random-walk odvozuje i parametr beta (β) reprezentující trend. Kladné hodnoty parametru β naznačují trend ke zvětšování, záporné naopak ke zmenšování (Pagel 1999, Pagel 2006).

Likelihood ratio statistika porovnává věrohodnosti dvou modelů (L model 1 a L model 2), kde model 1 je speciálním případem modelu 2 a x jsou dostupná data, dle:

$$LR(x) = -2 \ln \frac{L_{\text{model1}}}{L_{\text{model2}}}$$

Rozdělení statistiky je při vysokém počtu pozorování asymptoticky blízké rozdělení χ^2 s počtem stupňů volnosti rovnému rozdílu počtu parametrů v daných modelech (Pagel 1999; Felsenstein 2004; Pagel & Mead 2006).

2.3.2. Odvození ancestrálních znaků

Na základě zjištěného modelu evoluce, dat a fylogenetického stromu jsem provedla odvození ancestrálních znaků metodou maximální věrohodnosti v programu R a metodou Markov Chain Monte Carlo v programu Bayes Traits. Kvůli výpočetní náročnosti metody MCMC pro tak rozsáhlý dataset, jsem ji využila pouze pro rekonstrukci klíčových bodů fylogeneze. Předpokládala jsem stejnou pravděpodobnost změny podél celého fylogenetického stromu a to, že fylogenetický strom je znám s jistotou.

Při nastavování parametrů v programu Bayes Traits jsem se řídila manuálem (Pagel & Mead 2006) a využila jsem základní nastavení „acceptance rate” mezi 20 a 40 % a apriorní rozdělení v hodnotách (-100;100). Ostatní parametry byly nastaveny takto:

Pro odvození hodnoty na kořeni	Pro vnitřní uzly stromu
Sample period:	Sample period:
1000	1000
Iterations:	Iterations:
10 100 000	4 010 000
Burn In:	Burn In:
100 000	10 000

Odvodila jsem ancestrální stavy pro hmotnost těla a hmotnost mozku. Důležitou charakteristikou je i úroveň encefalizace, která se často užívá v komparativních studiích, aby se zohlednil úzký alometrický vztah mezi velikostí těla a velikostí mozku. Úroveň encefalizace pro recentní druhy jsem určovala z regresního vztahu logaritmované hmotnosti těla a logaritmované hmotnosti mozku jako residuály, tedy poměr pozorované a očekávané hmotnosti mozku pro danou hmotnost těla. Ancestrální úroveň encefalizace jsem určovala z odvozených ancestrálních stavů velikosti mozku a velikosti těla. Domnívám, že vzhledem k vysokému adaptabilnímu potenciálu velikosti těla a tedy možnému nezávislému působení selekčních tlaků na velikost mozku a těla, je oddělené odvození obou znaků a následný výpočet encefalizace lepším postupem, než odvozovat ancestrální hodnoty encefalizace z recentních hodnot. Nicméně, při srovnání odvozených hodnot a hodnot vypočítaných z ancestrálních hodnot pro velikost těla a mozku se zdá, že oběma přístupy docházíme k takřka shodným hodnotám.

Vzhledem k tomu, že jednotlivá pozorování (= druhy) nejsou nezávislá, ale sdílí evoluční historii, bylo navrženo několik možných metod, jak se s danou nezávislostí vypořádat. Debata ohledně použití jednotlivých metod je stále aktuální (Martin et al. 2005; Rohlf 2006; Isler et al. 2008; Revell 2010). Pro lepší představu jsem provedla v programu R jak obecnou lineární regresi (OLS), tak lineární regresi s korekcí na fylogenezi (PGLS). Metoda PGLS však není zcela nezávislá na počtu pozorování (Isler et al. 2008) a může být zkreslena směrem k nižšímu sklonu nevhodnější přímky (Martin et al. 2005). Domnívám se také, že při použití fylogenetické metody pro rekonstrukci znaků postrádá smysl aplikovat jinou metodu, kterou by se případný

efekt mohl do určité míry zastřít. Vzhledem k tomu, že cílem je predikovat velikost mozku pro danou velikost těla, spíše než poznat daný regresní vztah sám osobě, rozhodla jsem se, že dále budu pracovat pouze s OLS regresí. Ta ze své podstaty umožňuje nejlepší odhad.

Jako Přílohu 1 přikládám srovnání obou regresí, nicméně podotýkám, že hlavní změna nastala v hodnotě interceptu.

Odvozená regresní přímka při použití OLS měla tvar:

$$\text{BrM} = -0.82974 + 0.55538 \times \text{BoM} ; R^2 = 0.8746$$

Očekávaná hmotnost mozku pro danou velikost těla je:

$$\text{BrM}_{\text{očekávaná}} = 0.148 \times \text{BoM}^{0.555}$$

A encefalizace tedy odpovídá:

$$\text{EI} = \text{BrM}_{\text{pozorovaná}} / \text{BrM}_{\text{očekávaná}}$$

Ancestrální znaky jsem odvozovala z logaritmovaných dat, což je standardní postup v podobných studiích provedených u savců (Safi et al. 2005; Montgomery et al. 2010). Toto nám umožní odvození pro hodnoty znaků pohybující se na velké škále. Zacházíme se změnou v poměru k celkové velikosti těla/mozku a zohledňujeme tedy, že stejná změna má různý význam pro různě velké druhy. V takovém případě však zároveň předpokládáme, že evoluce pro dané znaky má exponenciální charakter, což je však v souladu s navrženým mechanismem rozvoje velikosti mozku, kdy dochází k prodloužení délky neurogeneze a exponenciálnímu zvýšení počtu prekursorových buněk (Williams a Herrup 1988; Finlay & Darlington 1995).

2.3.3. Porovnání frekvence zvětšení/zmenšení

Na základě získaných ancestrálních hodnot a odpovídajících intervalů spolehlivosti jsem mohla porovnat tyto hodnoty se znaky recentních druhů. Spočítala jsem tak frekvenci zvětšení/zmenšení velikosti mozku, těla a encefalizace vzhledem k předkovi všech ptáků (Aves) a pak vzhledem k předkovi daného řádu. Jako signifikantní zvětšení/zmenšení znaku jsem brala změnu, která byla větší než hranice intervalu spolehlivosti pro danou odvozenou hodnotu.

Pro hodnoty odvozené metodou MCMC a následné porovnání jsem použila bodový odhad. Případné použité intervalů je sice korektnější, protože u bodového odhadu přehlízíme možné odvozené hodnoty, které se velmi liší, ale jsou jen o málo méně pravděpodobné, ale zároveň jsou obvykle tak široké, že prakticky nedovolují o evoluci daného znaku říci téměř nic (Schulter et al. 1997).

2.3.4. Specifické změny pro jednotlivé větve

Na základě rekonstruovaných hodnot metodou ML bylo možné mapovat změnu podél průběhu jednotlivých linií. Dané změny jsem počítala jako rozdíl mezi hodnotami nodu potomka a nodu předka tedy:

$$\log \text{BoM}_{\text{změna}} = \log \text{BoM}_{\text{potomek}} - \log \text{BoM}_{\text{předek}}$$

a analogicky jsem postupovala ve výpočtu změny ve velikosti mozku. Následně je možné porovnat pozorované změny ve velikosti mozku s předpokládanými změnami ve velikosti mozku:

$$\text{BrM}_{\text{residuální změna}} = \text{BrM}_{\text{pozorovaná změna}} - \text{BrM}_{\text{očekávaná změna}}$$

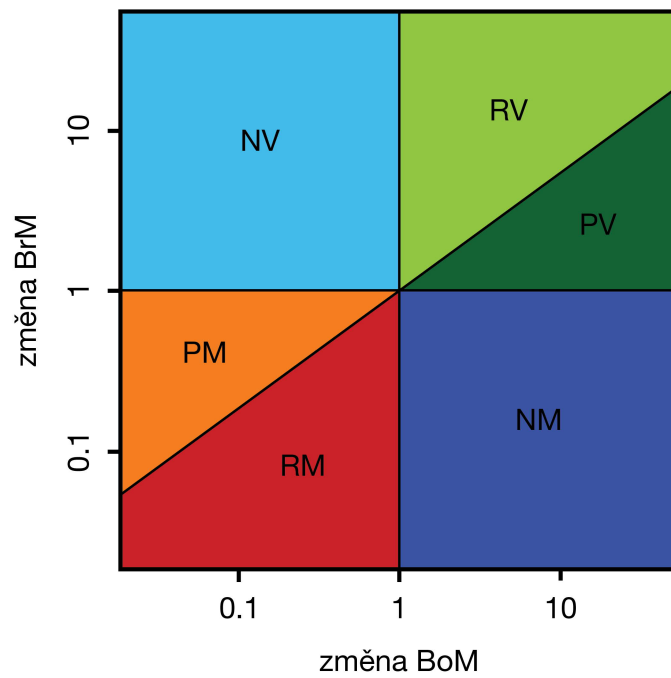
Přičemž:

$$\text{BrM}_{\text{očekávaná změna}} = 0.555 \times \text{BoM}_{\text{změna}}$$

Pro výpočet změn napříč celým stromem jsem využila skript upravený pro můj model evoluce, který byl dříve využit v obdobném výzkumu u savců (Pavelková in prep.).

Při tomto porovnávání jsem vycházela ze článku Smaerse a kolektivu (2012), kteří takto identifikovali 6 různých trendů v evoluci velikosti mozku a těla (Obr. 2). Vyneseme-li proti sobě změny ve velikosti těla a změny ve velikosti mozku, můžeme zkoumat, zdali se velikost mozku mění proporciálně vzhledem ke změně ve velikosti těla, tedy podle alometrie, či se od této závislosti nějak odchyluje. Při zvětšení velikosti těla se může velikost mozku zvětšit více oproti předpokládané změně vyplývající ze změny ve velikosti těla, dochází ke „zrychlenému zvětšení mozku, RV” (světle zelený kvadrant). Změna ve velikosti mozku ovšem může být i menší, než bychom předpokládali a v takovém případě se jedná o „zpomalené zvětšení mozku, PV” (tmavě zelený kvadrant). Ve třetím případě může dojít k oddělení obou znaků, mozek se zvětšuje, přestože se velikost těla zmenšuje, takový případ nazývám „nezávislé zvětšení mozku, NV” (světle modrý kvadrant). Analogicky můžeme rozpoznat podobné trendy při zmenšení těla, tedy mozek se zmenší méně, než bychom předpokládali vzhledem ke změně ve velikosti těla, dochází ke „zpomalené zmenšení, PM” (oranžový kvadrant). Mозek se může zmenšit více, dochází ke „zrychlenému zmenšení, RM” (červený kvadrant), či se může zmenšit, přestože dochází ke zvětšení ve velikosti těla, tedy dochází k „nezávislému zmenšení, NM” (modrý kvadrant).

Je zřejmé, že k vyšší encefalizaci lze dojít třemi různými cestami, buď se mozek zvětšuje více, než by odpovídalo zvětšení těla (světle zelený kvadrant), či se mozek zmenší méně, než by odpovídalo změně ve velikosti těla, (oranžový kvadrant) anebo se zvětší nezávisle na velikosti těla (světle modrý kvadrant). K postihnutí těchto trendů v mém datasetu jsem pro jednotlivé kvadranty provedla lineární regresi, které bylo určeno, aby procházela nulou a tuto srovnala s původní alometrickou závislostí. Analýza na úrovni jednotlivých řádů byla provedena pro řády, u kterých byly k dispozici hodnoty zkoumaných znaků alespoň pro 5 druhů.



Obrázek 2. Schematické znázornění šesti možných scénářů evoluce velikosti těla a mozku (upraveno podle Smaers et al. 2012).

3. VÝSLEDKY

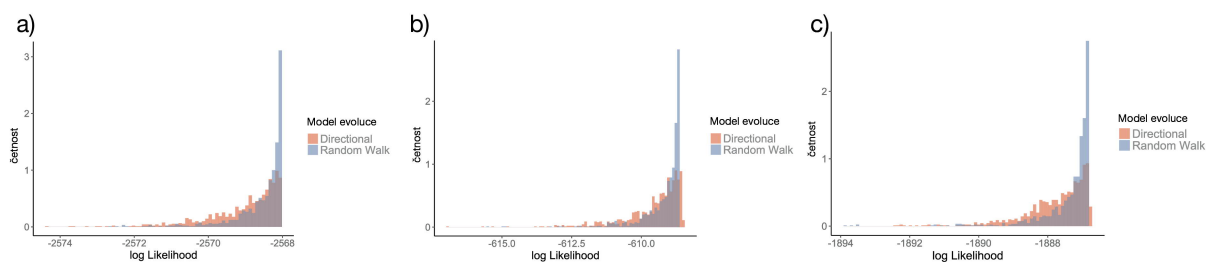
3.1. MODEL EVOLUCE

Na základě porovnání věrohodností obou modelů statistikou Likelihood ratio (Tab. 1) a porovnání posteriorního rozdělení věrohodností (Obr. 3) lze usoudit, že v evoluci mozku, těla a encefalizace nebyl u třídy ptáků (*Aves*) přítomen trend. Nejvyšší hodnota věrohodnosti byla nalezena u možného trendu ve velikosti mozku, ale ani v tomto případě není zdaleka signifikantní ($p=0.57$). Věrohodnosti obou modelů se liší jen nepatrně a není tedy důvod volit složitější model. K odvození ancestrálních hodnot jsem tak využila model random-walk. Pravděpodobnost zvětšení či zmenšení byla v každém okamžiku fylogeneze stejná a nemůžeme tedy mluvit o tendenci ke zvětšování či zmenšování jakéhokoliv z těchto znaků.

Tabulka 1: Porovnání modelů random-walk a directional random-walk.

Hmotnost těla			Hmotnost mozku			Encefalizace		
	Lh	β		Lh	β		Lh	β
Random-walk	-2563,6449	–	Random-walk	-654,0081	–	Random-walk	-1908,3356	–
Directional	-2563,6448	-0.0002	Directional	-653,8442	0.00335	Directional	-1908,3969	0.00345
LH-ratio:	0,0002		LH-ratio:	0,3277		LH-ratio:	0,12	
počet stupňů volnosti	1		počet stupňů volnosti	1		počet stupňů volnosti	1	
p-hodnota	0,99		p-hodnota	0,57		p-hodnota	0,73	

Lh, maximální věrohodnost pro daný model; **Lh-ratio**, poměr věrohodností daných modelů; **parameter β** , evoluční trend v modelu Directional random-walk.



Obrázek 3: Histogramy posteriorního rozdělení věrohodnosti pro model random-walk a directional random-walk pro a) velikost těla, b) velikost mozku a c) encefalizaci.

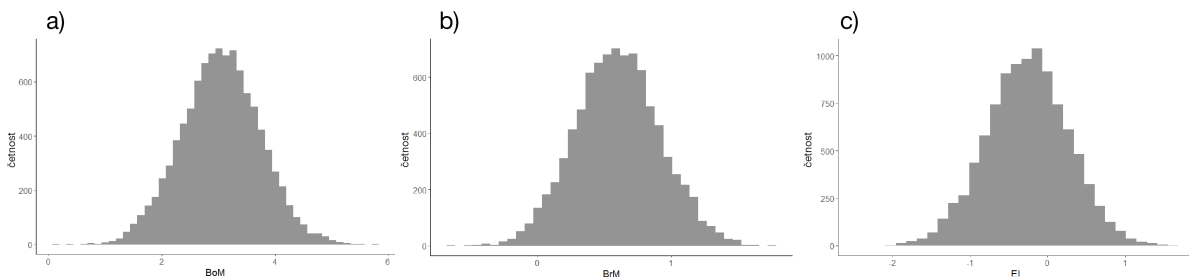
3.2. ANCESTRÁLNÍ HODNOTY

Mezi metodou ML a MCMC panovala vysoká shoda (Tab. 2). Jako bodový odhad pro hodnoty odvozené MCMC jsem využila průměr. Po zaokrouhlení na dvě desetinná místa byly odvozené hodnoty v mnoha případech doslova totožné a vzhledem k tomu budu dále prezentovat srovnání s hodnotami odvozenými metodou ML.

Předek všech ptáků (*Aves*) podle mé analýzy vážil 1097,5 g (konfidenční interval 759 - 1586,9 g) s mozkem o hmotnosti 4,0 g (konfidenční interval 3,37 - 4,71 g) a relativně malou encefalizací -0,26 (konfidenční interval -0,24 - -0,28).

Hodnoty odvozené metodou MCMC se lišily velmi nepatrně, pro hmotnost těla to bylo o 25,5 g více a v případě hmotnosti mozku dospěly obě metody ke shodným 4,0 g. Podle mé analýzy byl předek linie ptáků velikosti zhruba krkavce, nicméně s mozkem skoro čtyřikrát menším. Patřil tedy spíše ke středně velkým ptákům, nepatrně větší než *Archaeopteryx litographica*.

Pro zohlednění potenciálního vlivu zařazení skupiny *Deinychosauria* jsem odvodila metodou ML ancestrální hodnoty jak bez celé této skupiny, tak při nezahrnutí pouze taxonu *Tsagaan mangas*, který leží zcela mimo rozmezí recentních hodnot. V obou případech však odvozené hodnoty stále spadají do konfidenčních intervalů odvozených z kompletního stromu. Konkrétně je odvozená hodnota velikosti těla u stromu bez skupiny *Deinychosauria* 975,6 g a mozku 4,7 g, po vyjmutí taxonu *Tsagaan mangas* je odvozená váha těla 1056,8 g a mozku 4,09 g.



Obrázek 4. Aposteriorní rozdělení odvozené ancestrální hodnoty na kořeni stromu. Histogramy zobrazují rozdělení hodnot na kořeni stromu odvozených metodou MCMC pro a) velikost těla, b) velikost mozku a c) encefalizaci. Pro určení bodového odhadu jsem využila průměr.

Tabulka 2. Odvozené ancestrální stavy předků jednotlivých skupin metodou ML a MCMC.

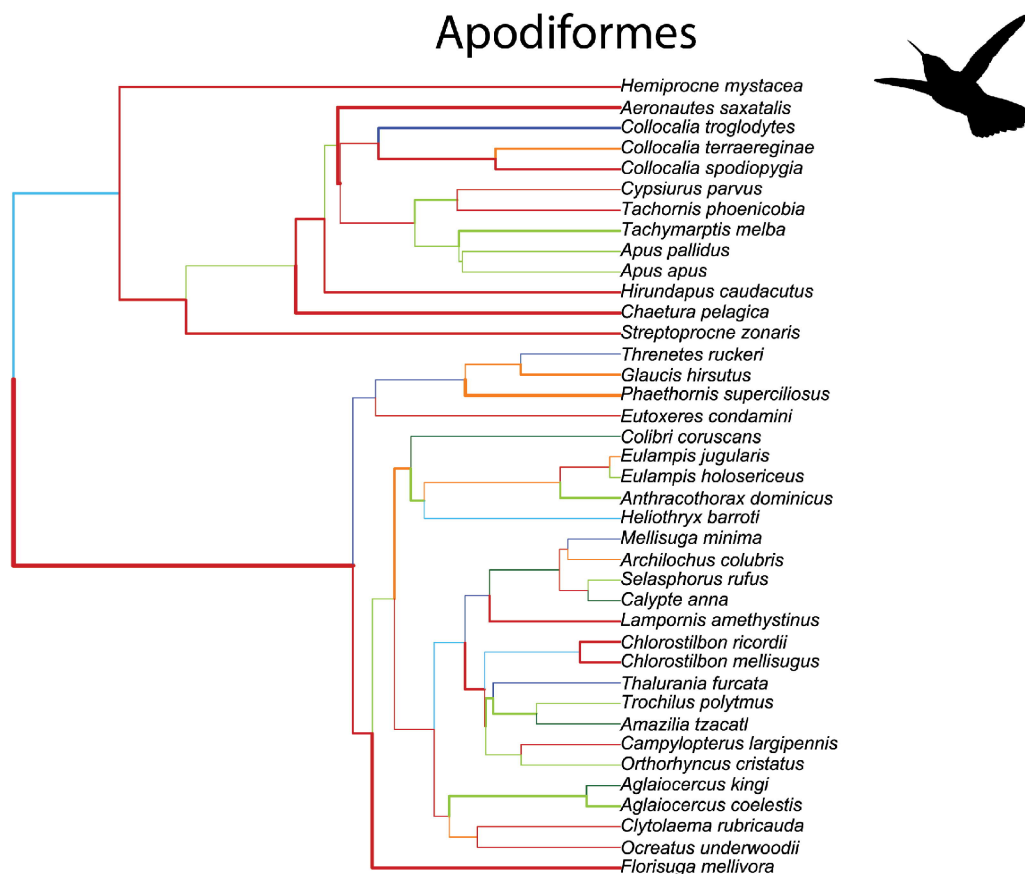
Skupina	MCMC		Likelihood				Encefalizace	
	BoM (g)	BrM (g)	BoM (g)	Interval spolehlivosti	BrM (g)	Interval spolehlivosti	EI	Interval spolehlivosti
AVES	1 112,71	3,96	1 097,47	758,99 – 1 586,89	3,98	3,37 – 4,71	-0,26	-0,28 – -0,24
STRUTHIOFORMES	9 849,37	13,18	9 582,54	6 606,93 – 13 853,58	13,36	11,71 – 15,24	-0,26	-0,29 – -0,22
DINORNITHIFORMES	76 123,46	32,31	70 123,46	56 756,72 – 86 638,19	32,31	29,35 – 35,56	-0,35	-0,36 – -0,34
TINAMIFORMES	1 692,82	4,89	1 701,86	1 402,68 – 2 064,87	4,84	4,43 – 5,28	-0,28	-0,29 – -0,27
GALLIFORMES	891,10	4,26	954,8	824,91 – 1 105,14	4,1	3,84 – 4,38	-0,21	-0,22 – -0,21
ANSERIFORMES	1 165,45	5,43	1 197,75	959,39 – 1 495,32	5,38	4,87 – 5,95	-0,15	-0,16 – -0,14
GRUIFORMES	418,02	3,52	416,15	365,94 – 473,25	3,5	3,30 – 3,71	-0,08	-0,09 – -0,08
OTIDIFORMES	1 685,05	6,1	1 752,41	1 518,80 – 2 021,95	6,01	5,63 – 6,41	-0,19	-0,2 – -0,19
CUCULIFORMES	341,22	3,3	335,48	334,41 – 336,55	3,3	3,29 – 3,3	-0,05	-0,05 – -0,05
MUSOPHAGIFORMES	444,26	3,96	464,71	434,57 – 496,93	4,01	3,89 – 4,13	-0,05	-0,05 – -0,05
GAVIIFORMES	1 697,71	6,78	1 735,72	1 270,37 – 2 371,54	6,92	6,01 – 7,97	-0,13	-0,14 – -0,12
SPHENISCIFORMES	3 137,42	12,82	3 176,71	2 294,59 – 4 397,94	13,1	11,3 – 15,18	0,00	-0,01 – 0,02
PROCELLARIIFORMES	420,77	4,04	433,23	363,1 – 516,89	4,05	3,74 – 4,39	-0,03	-0,03 – -0,02
CICONIIFORMES	2 867,6	15,83	2 989,17	2 841,60 – 3 144,41	16,05	15,68 – 16,42	0,1	0,1 – 0,11
PELECANIFORMES	1 002,41	6,93	1 031,74	906,31 – 1 174,53	6,96	6,57 – 7,39	0,00	-0,01 – 0
SULIFORMES	979,58	6,53	1 022,20	855,97 – 1 220,71	6,67	6,15 – 7,23	-0,02	-0,03 – -0,01
PTEROCLIDIFORMES	326,27	2,67	312,88	243,03 – 402,79	2,6	2,32 – 2,92	-0,14	-0,15 – -0,13
PHOENICOPTERIFORMES	1 587,74	7,50	1 576,61	1 219,41 – 2 038,46	7,58	6,74 – 8,51	-0,07	-0,08 – -0,06
PODICIPEDIFORMES	460,61	2,98	483,18	399,52 – 584,36	2,93	2,69 – 3,2	-0,19	-0,2 – -0,19
COLUMBIFORMES	171,09	1,63	176,49	142,79 – 218,14	1,64	1,49 – 1,8	-0,2	-0,21 – -0,19
PHAETHONTIFORMES	405,63	3,41	674,91	518,63 – 878,27	3,96	3,52 – 4,47	-0,14	-0,16 – -0,13
CAPRIMULGIFORMES	190,30	2,33	190,21	182,77 – 197,95	1,55	1,35 – 1,78	-0,25	-0,2 – -0,3
APODIFORMES	54,26	0,96	50,94	39,59 – 65,54	0,97	0,86 – 1,09	-0,13	-0,14 – -0,12
CHARADRIIFORMES	196,56	2,11	195,52	159,97 – 238,97	2,16	1,98 – 2,37	-0,11	-0,12 – -0,1
EURYPYGIFORMES	356,25	3,70	356,25	226,07 – 561,38	3,7	3,01 – 4,54	-0,02	-0,04 – 0
TROGONIFORMES	100,8	1,82	99,65	85,52 – 116,12	1,82	1,7 – 1,95	-0,02	-0,03 – -0,01
BUCEROTIFORMES	183,8	3,11	184,75	136,53 – 250,01	3,19	2,78 – 3,66	0,08	0,06 – 0,09
CORACIIFORMES	66,10	1,44	67,84	61,15 – 75,27	1,47	1,4 – 1,54	-0,02	-0,02 – -0,02
PICIFORMES	68,97	1,47	69,89	54,74 – 89,23	1,49	1,33 – 1,67	-0,02	-0,03 – -0,01
STRIGIFORMES	252,18	4,36	244,97	178,18 – 336,78	4,28	3,7 – 4,94	0,13	0,12 – 0,15
CATHARTIFORMES	2 559,16	14,00	2 624,41	2 199,83 – 3 130,93	14,27	13,17 – 15,46	0,09	0,08 – 0,09
ACCIPITRIFORMES	786,95	6,77	781,03	778,84 – 783,23	6,7	6,69 – 6,7	0,05	0,05 – 0,05
COLLIFORMES	75,06	1,47	78,72	63,41 – 97,72	1,46	1,33 – 1,62	-0,06	-0,07 – -0,05
CARIAMIFORMES	1 197,44	8,53	1 143,62	850 – 1 538,66	8,56	7,48 – 9,79	0,06	0,05 – 0,08
FALCONIFORMES	272,13	3,88	263,38	204,61 – 339,02	3,87	3,46 – 4,34	0,07	0,06 – 0,08
PSITTACIFORMES	256,9	5,18	265,94	209,15 – 338,14	5,22	4,68 – 5,82	0,2	0,19 – 0,21
PASSERIFORMES	86,83	2,03	90,27	72,19 – 112,89	2,03	1,84 – 2,25	0,05	0,04 – 0,06
OSCINES	67,45	1,83	68,93	56,68 – 83,84	1,82	1,66 – 1,98	0,07	0,06 – 0,08
SUBOSCINES	46,26	1,27	46,35	37,6 – 57,13	1,28	1,16 – 1,4	0,01	0 – 0,02

Všechny hodnoty byly zpětným umocněním přepočítány na gramy. Ve sloupci „MCMC“ se jedná o bodové odhady získané metodou Markov Chain Monte Carlo, sloupec Likelihood obsahuje hodnoty odvozené metodou Maximum likelihood, včetně intervalů spolehlivosti. Sloupec „Encefalizace“ obsahuje dopočítanou encefalizaci z odvozených ancestrálních hodnot pro velikost mozku a velikost těla.

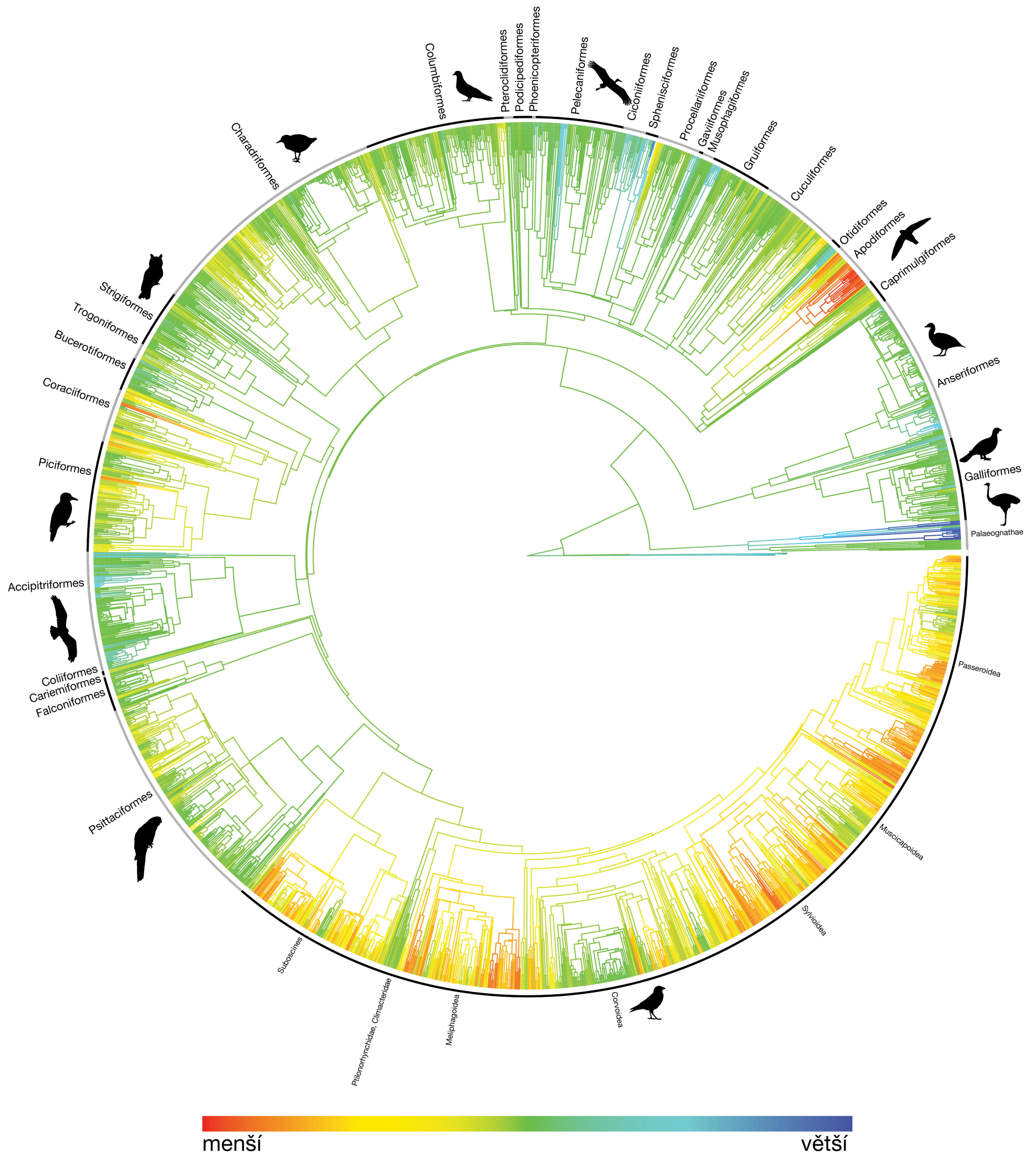
3.2.1. Velikost těla

U všech druhově početných řádů z mého datasetu, tedy u pěvců (Passeriformes), dlouhokřídlých (Charadriiformes), papoušků (Psittaciformes), šplhavců (Piciformes), kukaček (Cuculiformes) a měkkozobých (Columbiformes) naprosto převažovalo zmenšování hmotnosti těla nad zvětšováním oproti předku všech ptáků (Obr. 6, Tab. 3). Nejnápadnější zmenšení velikosti těla je v linii lelků (Caprimulgiformes) a svišťounů (Apodiformes) vedoucí ke kolibříkům (Trochilidae) (Obr. 5). Celkový poměr zvětšení ke zmenšení byl 218:1984. Můžeme nicméně identifikovat i několik řádů, kde došlo k výraznějšímu zvětšení hmotnosti těla vůči předkovi všech ptáků, konkrétně u brodivých (Ciconiiformes), tučňáků (Spheniciformes) a samozřejmě u paleognátních ptáků (Struthioniformes, Dinornithiformes) kromě tinam (Tinamiformes).

Pokud porovnáваме změnu velikosti těla vzhledem ke společnému předku řádu, situace již není tak přehledná. Mnohem častěji došlo k opětovnému zvětšení velikosti těla a celkový poměr zvětšení ke zmenšení je tak 530:1508. Významně však zmenšování hmotnosti těla pokračovalo u řádů pěvců (Passeriformes), měkkozobých (Columbiformes), trogonů (Trogoniformes) a opět v linii vedoucí k lelům (Caprimulgiformes) a svišťounům (Apodiformes).



Obrázek 5. Fylogenetický strom řádu svišťounů (Apodiformes). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.



Obrázek 6. Zobrazení průběhu evoluce pro velikost těla metodou ML z logaritmovaných dat.

Tabulka 3. Počty signifikantních změn ve velikosti těla vůči společnému předkovi ptáků a poslednímu společnému předkovi řádu

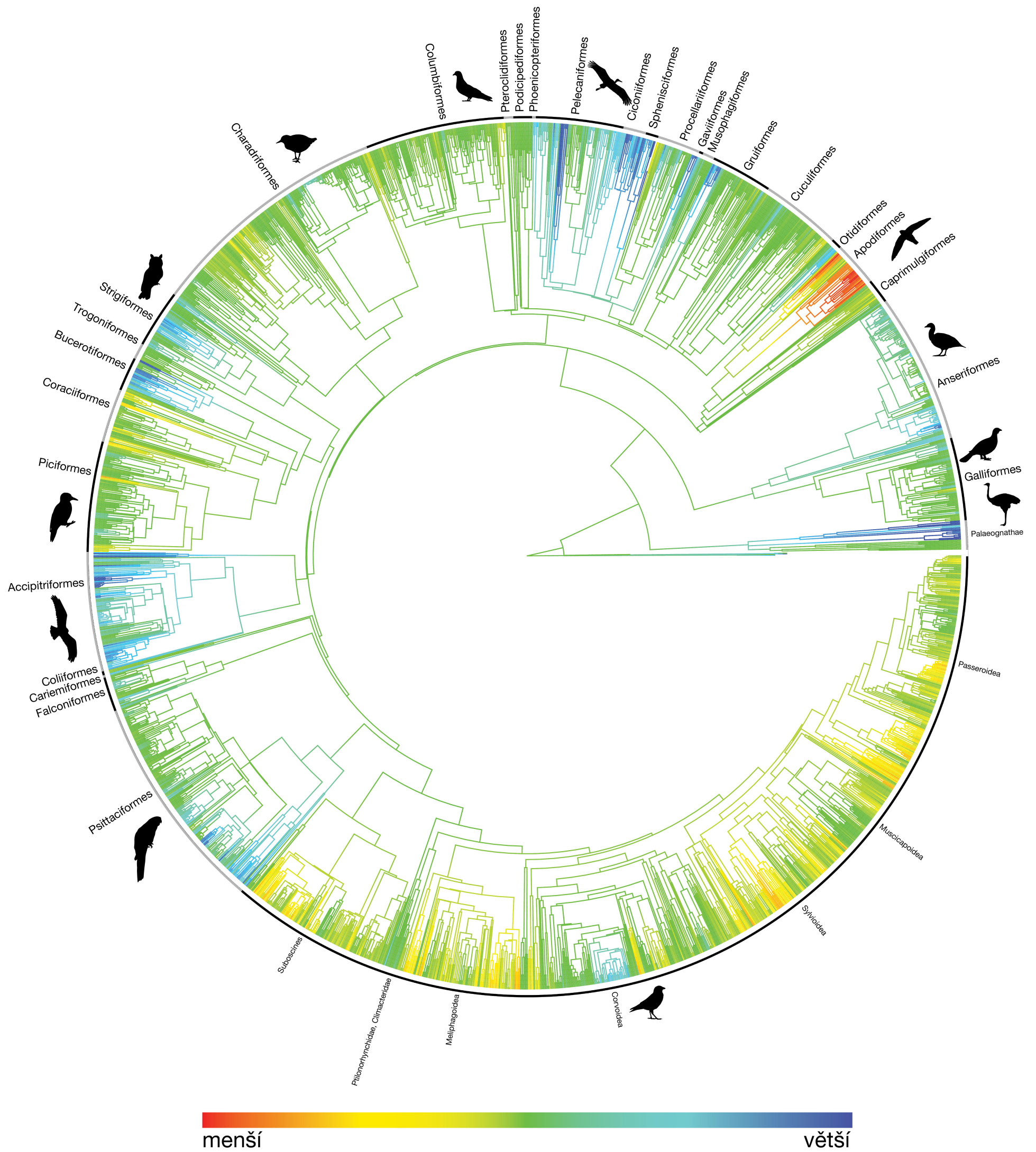
skupina	Řád	vůči předkovi všech ptáků (Aves)				vůči společnému předkovi řádu			
		BoM zvětšení		BoM zmenšení		BoM zvětšení		BoM zmenšení	
		počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta
Paleognathae	STRUTHIONIFORMES (9)	8	89 %	–	–	7	78 %	2	22 %
	DINORNITHIFORMES (8)	8	100 %	–	–	2	25 %	3	38 %
	TINAMIFORMES (9)	–	–	9	100 %	–	–	9	100 %
Galloanserae	GALLIFORMES (74)	17	23 %	38	51 %	27	37 %	39	53 %
	ANSERIFORMES (132)	40	30 %	42	32 %	43	33 %	42	32 %
Strisores	CAPRIMULGIFORMES (20)	–	–	20	100 %	3	15 %	17	85 %
	APODIFORMES (40)	–	–	40	100 %	4	10 %	34	85 %
Otidimorphae	OTIDIFORMES (9)	6	67 %	2	22 %	5	56 %	2	22 %
	CUCULIFORMES (73)	–	–	72	99 %	8	11 %	65	89 %
	MUSOPHAGIFORMES (11)	–	–	10	91 %	2	18 %	9	82 %
Aequornithes	GAVIIFORMES (3)	3	100 %	–	–	2	67 %	–	–
	SPHENISCIFORMES (12)	11	92 %	–	–	7	58 %	1	8 %
	PROCELLARIIFORMES (39)	7	18 %	27	69 %	17	44 %	20	51 %
	CICONIIFORMES (16)	13	81 %	–	–	9	56 %	7	44 %
	PELECANIFORMES (60)	21	35 %	22	36.7 %	27	45 %	28	47 %
	SULIFORMES (21)	9	43 %	3	14 %	14	67 %	3	14 %
	EURYPYGIFORMES (2)	–	–	1	50 %	1	50 %	1	50 %
	PHAETHONTIFORMES (2)	–	–	2	100 %	–	–	–	–
Mirandornithes	PHOENICOPTERIFORMES (3)	2	67 %	–	–	1	33 %	–	–
	PODICIPEDIFORMES (13)	2	15 %	9	69 %	5	39 %	6	46 %
Columbimorphae	PTEROCLIDIFORMES (7)	–	–	7	100 %	1	14 %	3	43 %
	COLUMBIFORMES (124)	3	2 %	121	98 %	3	2 %	121	98 %
	GRUIFORMES (53)	11	21 %	34	64 %	11	21 %	35	66 %
	CHARADRIIFORMES (215)	2	1 %	193	90 %	1	0.5 %	105	49 %
Afroaves	COLIIFORMES (3)	–	–	3	100 %	0	–	3	100 %
	TROGONIFORMES (13)	–	–	13	100 %	3	23 %	6	46 %
	BUCEROTIFORMES (31)	9	29 %	13	42 %	22	71 %	4	13 %
	CORACIIFORMES (39)	–	–	39	100 %	17	44 %	–	–
	PICIFORMES (107)	–	–	107	100 %	41	38 %	39	36 %
	STRIGIFORMES (52)	3	6 %	40	77 %	25	48 %	16	31 %
	CATHARTIFORMES (5)	5	100 %	–	–	3	60 %	2	40 %
	ACCIPITRIFORMES (101)	36	36 %	37	37 %	64	64 %	37	37 %
Australaves	CARIAMIFORMES (2)	–	–	–	–	–	–	–	–
	FALCONIFORMES (31)	1	3 %	26	84 %	14	45 %	12	39 %
	PSITTACIFORMES (195)	1	0.5 %	183	94 %	39	20 %	126	65 %
	PASSERIFORMES (875)	–	–	871	99 %	102	12 %	711	81 %
	CELKOVĚ:	218	9 %	1984	82 %	530	22 %	1508	63 %

Čísla v závorkách označují počet druhů v daném řádu v rámci mého datasetu. Čísla ve sloupci zvětšení BoM/zmenšení BoM označují absolutní počet druhů, u kterých došlo k signifikantní změně vůči předkovi, tedy o více než byl daný interval spolehlivosti. Absolutní počty změn byly pro lepší uchopení přepočítány také jako procentuální zastoupení. Suma počtu zvětšení a zmenšení nemusí odpovídat počtu druhů, pokud v rámci skupiny došlo ke změně menší, než je interval spolehlivosti pro odvozenou hodnotu.

3.2.2. Velikost mozku

V případě evoluce hmotnosti mozku převažovalo zmenšení hmotnosti nad zvětšením v poměru 1522: 632. Velikost mozku tak do jisté míry samozřejmě sleduje evoluci hmotnosti těla (Tab. 4, Obr. 7). Výraznější tendence ke zmenšování hmotnosti mozku byly u řádu pěvců (Passeriformes), měkkozobých (Columbiformes), kukaček (Cuculiformes) a linii vedoucí ke srostloprstým (Coraciiformes) a šplhavicům (Piciformes). Největší zmenšení je opět v linii vedoucí k lelkům (Caprimulgiformes) a svištounům (Apodiformes). Ke zvětšování naopak docházelo převážně u vodních skupin, jako jsou terejovití (Suliformes), brodiví (Ciconiiformes), veslonoží (Pelecaniformes), tučňáci (Sphenisciformes) a potáplice (Gaviiformes) a pak samozřejmě v liniích paleognátních ptáků. Dále došlo ke zvětšení v linii Afroaves, tedy u dravců (Accipitriformes), sov (Strigiformes) a zoborožců (Bucerotiformes).

Podíváme-li se na změny ve srovnání s předkem řádu, výraznější tendence ke zmenšení hmotnosti mozku pokračuje u pěvců (Passeriformes), kukaček (Cuculiformes) a svištounů (Apodiformes). V linii vedoucí ke srostloprstým (Coraciiformes), zoborožcům (Bucerotiformes) a šplhavicům (Piciformes) již tato tendence není tak silná a v mnoha případech došlo k opětovnému zvětšení hmotnosti mozku. Celkový poměr je tak již spíše vyrovnaný, 797: 1369 zvětšení ke zmenšení hmotnosti mozku vůči společnému předkovi řádu.



Obrázek 7. Zobrazení průběhu evoluce pro velikost mozku metodou ML z logaritmovaných dat.

Tabulka 4. Počty změn ve velikosti mozku vůči společnému předkovi ptáků (Aves) a poslednímu společnému předkovi řádu.

skupina	Řád	vůči předkovi všech ptáků (Aves)				vůči společnému předkovi řádu			
		BrM zvětšení		BrM zmenšení		BrM zvětšení		BrM zmenšení	
		počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta
Paleognathae	STRUTHIONIFORMES (9)	9	100 %	–	–	7	78 %	2	22 %
	DINORNITHIFORMES (8)	8	100 %	–	–	2	25 %	4	50 %
	TINAMIFORMES (9)	–	–	7	78 %	–	–	9	100 %
Galloanserae	GALLIFORMES (74)	20	27 %	37	50 %	21	28 %	44	60 %
	ANSERIFORMES (132)	89	67 %	11	8 %	58	44 %	50	38 %
Strisores	CAPRIMULGIFORMES (20)	1	5 %	18	90 %	3	15 %	13	65 %
	APODIFORMES (40)	–	–	40	100 %	5	13 %	35	88 %
Otidimorphae	OTIDIFORMES (9)	6	67 %	–	–	5	56 %	3	33 %
	CUCULIFORMES (73)	7	10 %	58	80 %	16	22 %	57	78 %
	MUSOPHAGIFORMES (11)	2	18 %	4	36 %	3	27 %	8	73 %
Aequornithes	GAVIIFORMES (3)	3	100 %	–	–	1	33 %	1	33 %
	SPHENISCIFORMES (12)	12	100 %	–	–	8	66.7 %	1	8.3 %
	PROCELLARIIFORMES (39)	19	49 %	17	44 %	21	54 %	17	44 %
	CICONIIFORMES (16)	16	100 %	–	–	8	50 %	7	44 %
	PELECANIFORMES (60)	46	77 %	5	8 %	30	50 %	26	43 %
	SULIFORMES (21)	20	95 %	–	–	13	62 %	8	38 %
	EURYPYGIFORMES (2)	2	100 %	–	–	2	100 %	–	–
	PHAETHONTIFORMES (2)	1	50 %	–	–	1	50 %	1	50 %
Mirandornithes	PHOENICOPTERIFORMES (3)	3	100 %	–	–	2	67 %	–	–
	PODICIPEDIFORMES (13)	1	8 %	8	62 %	6	46 %	7	54 %
Columbimorphae	PTEROCLIDIFORMES (7)	–	–	7	100 %	0	–	6	86 %
	COLUMBIFORMES (124)	3	2 %	117	94 %	45	36 %	52	42 %
	GRUIFORMES (53)	18	34 %	–	–	21	40 %	–	–
	CHARADRIIFORMES (215)	33	15 %	159	74 %	87	41 %	103	48 %
Afroaves	COLIIFORMES (3)	–	–	3	100 %	0	0 %	3	100 %
	TROGONIFORMES (13)	–	–	13	100 %	3	23 %	5	39 %
	BUCEROTIFORMES (31)	21	68 %	5	16 %	24	77 %	4	13 %
	CORACIIFORMES (39)	–	–	36	92 %	15	39 %	22	56 %
	PICIFORMES (107)	14	13 %	85	79 %	63	59 %	31	29 %
	STRIGIFORMES (52)	33	64 %	8	15 %	33	64 %	9	17 %
	CATHARTIFORMES (5)	5	100 %	–	–	3	60 %	2	40 %
	ACCIPITRIFORMES (101)	88	87 %	4	4 %	71	70 %	30	30 %
Australaves	CARIAMIFORMES (2)	2	100 %	–	–	1	50 %	–	–
	FALCONIFORMES (31)	14	45 %	10	32 %	14	45 %	10	32 %
	PSITTACIFORMES (195)	89	46 %	73	37 %	66	34 %	106	54 %
	PASSERIFORMES (875)	47	5 %	797	91 %	139	16 %	699	80 %
	CELKOVĚ:	632	26 %	1522	63 %	797	33 %	1375	57 %

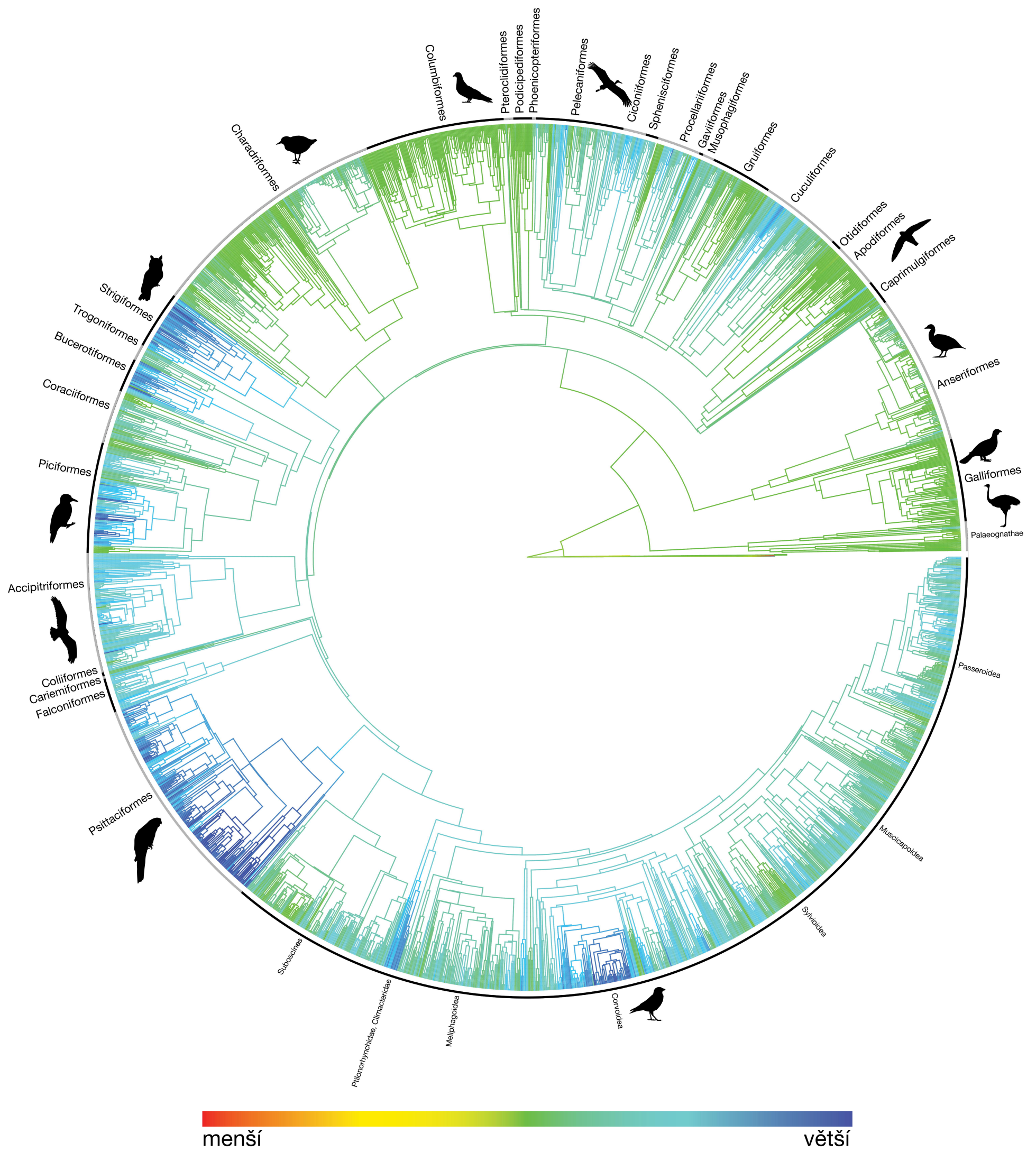
Čísla v závorkách označují počet druhů v daném řádu v rámci mého datasetu. Čísla ve sloupci zvětšení BrM/zmenšení BrM označují absolutní počet druhů, u kterých došlo k signifikantní změně vůči předkovi, tedy o více než byl daný interval spolehlivosti. Absolutní počty změn byly pro lepší uchopení přepočítány také jako procentuální zastoupení. Suma počtu zvětšení a zmenšení nemusí odpovídat počtu druhů, pokud v rámci skupiny došlo ke změně menší, než je interval spolehlivosti pro odvozenou hodnotu.

3.2.3. Encefalizace

V rámci evoluce encefalizace došlo v naprosté většině k navýšení úrovně encefalizace oproti předkovi všech ptáků, celkově u 93 % druhů z mého datasetu (Obr. 8, Tab. 5). Jedinou výjimkou jsou ptáci moa (*Dinornithiformes*) ze skupiny paleognátních ptáků a také stepokuři (*Pteroclidiformes*).

Při srovnání s předkem řádu nás možná překvapí situace u vrubozobých (*Anseriformes*), kde dochází k dalšímu navýšení encefalizace, druhou takovou skupinou jsou kukačky (*Cuculiformes*). Velmi výraznou tendenci ke zvětšení encefalizace vidíme také u sov (*Strigiformes*), papoušků (*Psittaciformes*), zoborožců (*Bucerotiformes*) a poněkud překvapivě také u turaků (*Musophagiformes*). Naopak skupiny, u kterých pokračuje spíše snižování encefalizace, jsou stepokuři (*Pteroclidiformes*) a snižování encefalizace se také objevuje v linii svištounů (*Apodiformes*). Celkově je však frekvence téměř vyrovnaná 1195: 1073 zvětšení ke zmenšení. Přehled průměrných recentních hodnot encefalizace pro jednotlivé řády zobrazuje Obrázek 9.

Tradičně diskutovanými, vysoce encefalizovanými řády jsou papoušci (*Psittaciformes*) a sovy (*Strigiformes*), dravci (*Accipitriformes*), zoborožci (*Bucerotiformes*) a šplhavci (*Piciformes*) s výjimkou medozvěstek (*Indicatoridae*). Posledním, překvapivým řádem s vysokou encefalizací jsou brodiví (*Ciconiiformes*). Mezi ostatními řády nacházíme často skupiny, které se vyznačují vysokou encefalizací, netypickou pro jejich nejbližší příbuzné. Jednou z nich jsou například kukačky rodu *Centropus*, *Phaenicophaeus* a *Coua* a ze skupiny vodních ptáků (*Aequornithes*) rod *Pelecanus* a čeleď *Diomedidae* z trubkonosých (*Procellariiformes*) (Obr. 11). Pěvci jsou velmi variabilním řádem a mezi encefalizovanými čeleděmi vynikají dvě, jednak krkavcovití (*Corvidae*), a jednak lemčíkovití (*Ptilonorhynchidae*) (Obr. 10). Při pohledu na fylogenezi (Obr. 8) je možné konstatovat, že vysoká míra encefalizace se vyvinula u několika linií nezávisle na sobě a evoluce tohoto znaku má tak mozaikovitý charakter, spíše než postupný, stále se rozvíjející vývoj.



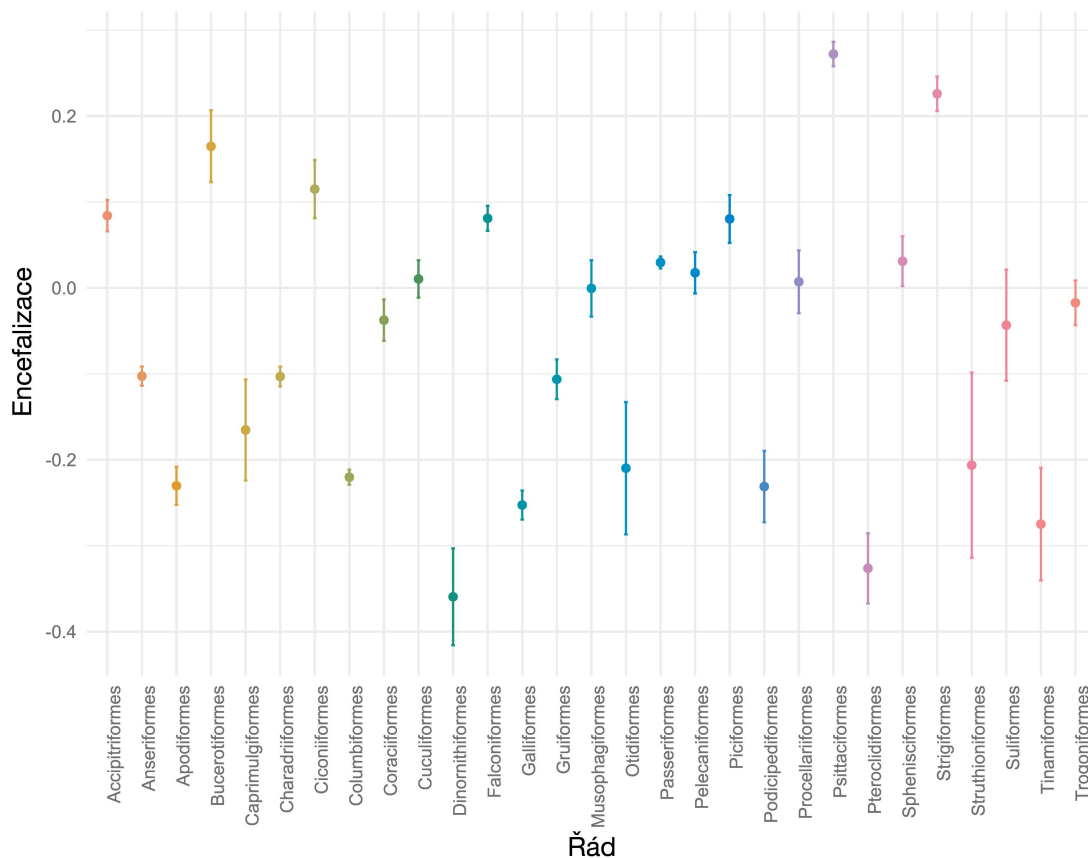
Obrázek 8. Zobrazení průběhu evoluce pro encefalizaci metodou ML z logaritmovaných dat.

Tabulka 5. Počty změn v hodnotě encefalizace vůči společnému předkovi ptáků a poslednímu společnému předkovi řádu.

skupina	Řád	vůči předkovi všech ptáků (Aves)				vůči společnému předkovi řádu			
		EI zvětšení		EI zmenšení		EI zvětšení		EI zmenšení	
		počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta	počet druhů	procenta
Paleognatha	STRUTHIONIFORMES (9)	4	44 %	4	44 %	2	22 %	1	11 %
	DINORNITHIFORMES (8)	1	13 %	7	84 %	1	13 %	1	13 %
	TINAMIFORMES (9)	–	–	–	–	5	56 %	3	33 %
Galloanserae	GALLIFORMES (74)	32	43 %	26	35 %	23	31 %	47	64 %
	ANSERIFORMES (132)	129	98 %	–	–	97	74 %	21	16 %
Strisores	CAPRIMULGIFORMES (20)	15	75 %	3	15 %	11	55 %	2	10 %
	APODIFORMES (40)	26	65 %	6	15 %	2	5 %	35	88 %
Otidimorphae	OTIDIFORMES (9)	6	67 %	1	11 %	4	44 %	5	56 %
	CUCULIFORMES (73)	73	100 %	–	–	55	75 %	18	25 %
	MUSOPHAGIFORMES (11)	11	100 %	–	–	10	91 %	1	9 %
Aequornithes	GAVIIFORMES (3)	3	100 %	–	–	–	–	3	100 %
	SPHENISCIFORMES (12)	12	100 %	–	–	7	58 %	2	17 %
	PROCELLARIIFORMES (39)	39	100 %	–	–	23	59 %	16	41 %
	CICONIIFORMES (16)	16	100 %	–	–	10	63 %	5	31 %
	PELECANIFORMES (60)	60	100 %	–	–	34	57 %	25	42 %
	SULIFORMES (21)	17	81 %	1	5 %	12	57 %	9	43 %
	EURYPYGIFORMES (2)	2	100 %	–	–	2	100 %	–	–
Mirandornithes	PHOENICOPTERIFORMES (3)	3	100 %	–	–	2	67 %	–	–
	PODICIPEDIFORMES (13)	7	54 %	2	15 %	4	31 %	9	69 %
Columbimorphae	PTEROCLIDIFORMES (7)	–	–	7	100 %	–	–	7	100 %
	COLUMBIFORMES (124)	80	65 %	13	11 %	36	29 %	79	64 %
	GRUIFORMES (53)	50	94 %	–	–	21	40 %	32	60 %
	CHARADRIIFORMES (215)	201	94 %	6	2.8 %	111	52 %	81	38 %
Afroaves	COLIIFORMES (3)	3	100 %	–	–	3	100 %	–	–
	TROGONIFORMES (13)	13	100 %	–	–	6	46 %	6	46 %
	BUCEROTIFORMES (31)	31	100 %	–	–	26	84 %	5	16 %
	CORACIIFORMES (39)	39	100 %	–	–	21	54 %	18	46 %
	PICIFORMES (107)	105	98 %	1	1 %	79	74 %	22	21 %
	STRIGIFORMES (52)	52	100 %	–	–	48	92 %	4	8 %
	CATHARTIFORMES (5)	5	100 %	–	–	2	40 %	2	40 %
	ACCIPITRIFORMES (101)	100	99 %	1	1 %	70	69 %	31	31 %
Australaves	CARIAMIFORMES (2)	2	100 %	–	–	1	50 %	1	50 %
	FALCONIFORMES (31)	31	100 %	–	–	17	55 %	10	32 %
	PSITTACIFORMES (195)	195	100 %	–	–	139	71 %	46	24 %
	PASSERIFORMES (875)	874	99.9 %	1	0.1 %	302	35 %	514	59 %
	CELKOVĚ:	2239	93 %	79	3 %	1187	49 %	1062	44 %

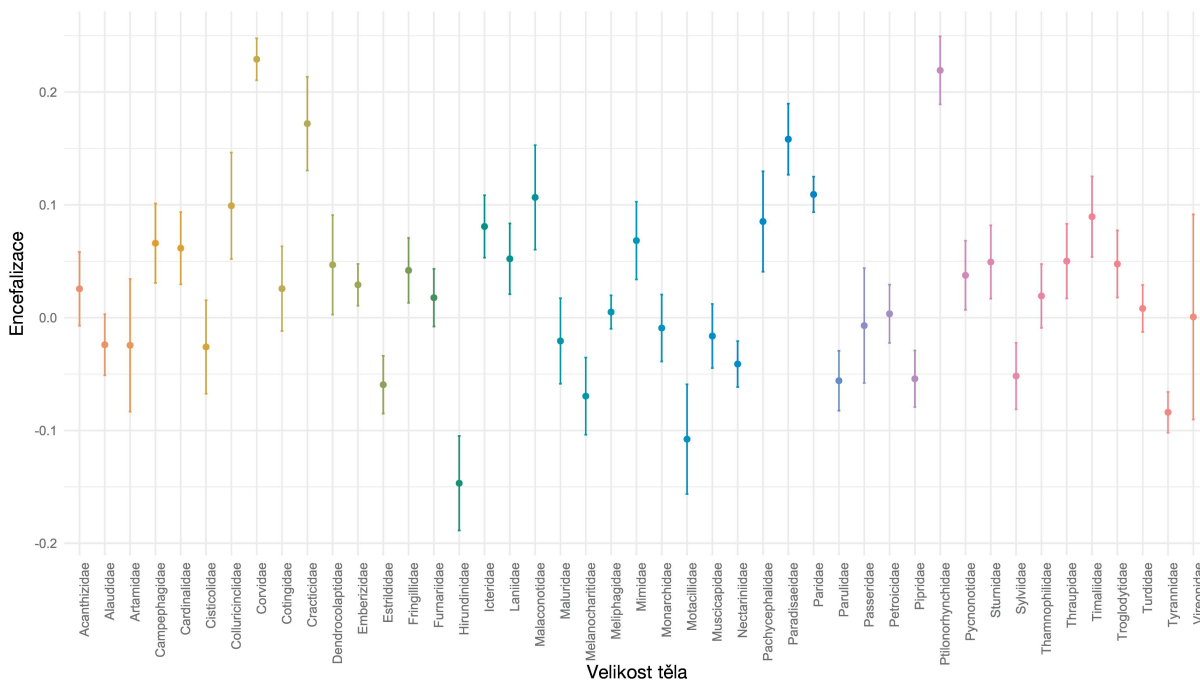
Čísla v závorkách označují počet druhů v daném řádu v rámci mého datasetu. Čísla ve sloupci zvětšení EI/zmenšení EI označují absolutní počet druhů, u kterých došlo k signifikantní změně vůči předkovi, tedy o více než byl daný interval spolehlivosti. Absolutní počty změn byly pro lepší uchopení přepočítány také jako procentuální zastoupení. Suma počtu zvětšení a zmenšení nemusí odpovídat počtu druhů, pokud v rámci skupiny došlo ke změně menší, než je interval spolehlivosti pro odvozenou hodnotu.

Průměrná encefalizace pro jednotlivé řády

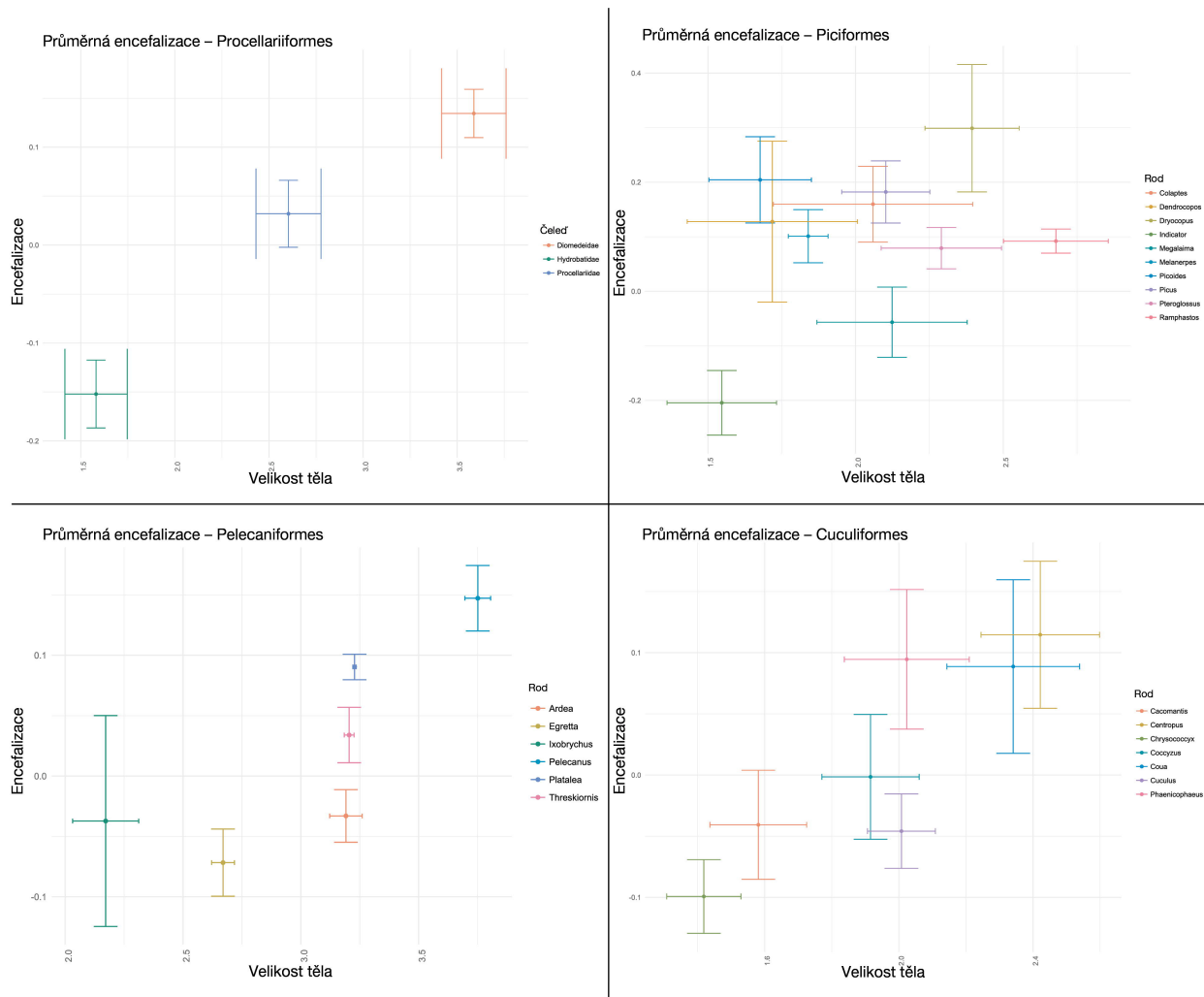


Obrázek 9. Zobrazení průměrné hodnoty encefalizace pro jednotlivé řády. Hodnoty jsou zobrazeny spolu s intervaly spolehlivosti.

Průměrná encefalizace – Passeriformes



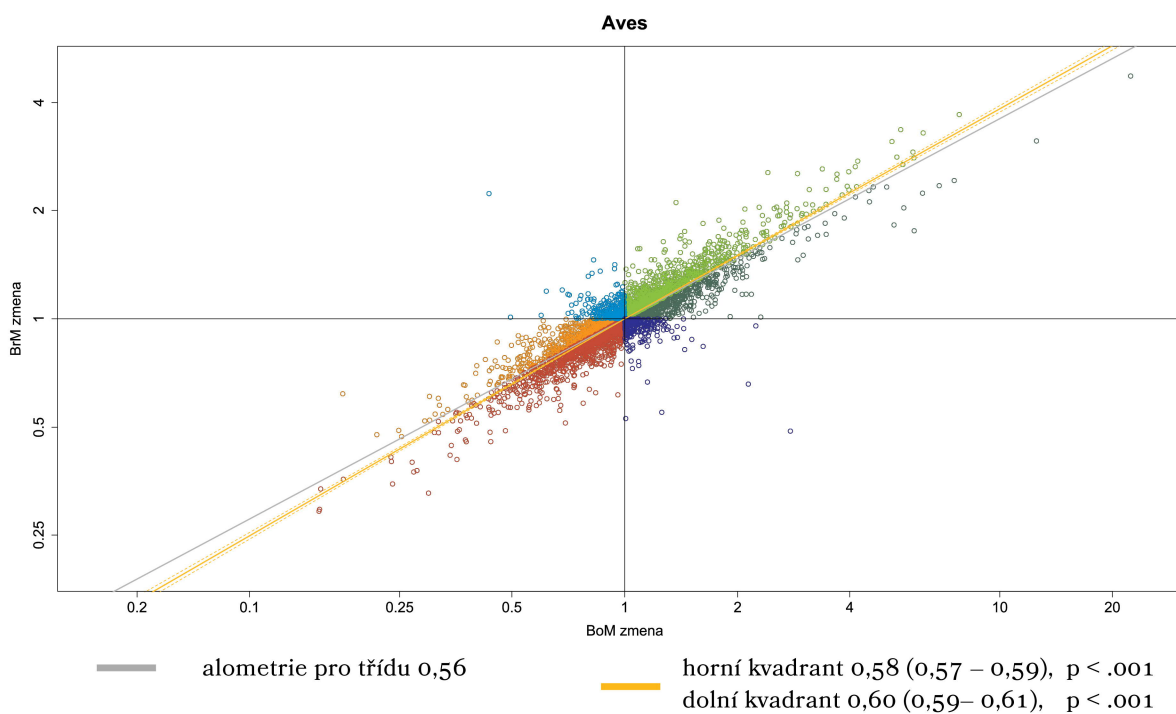
Obrázek 10. Zobrazení průměrné hodnoty encefalizace pro čeledě v rámci řádu pěvci (Passeriformes). Hodnoty jsou zobrazeny spolu s intervaly spolehlivosti.



Obrázek 11. Zobrazení průměrné hodnoty encefalizace a velikosti těla v rámci jednotlivých řádů. Hodnoty jsou zobrazeny spolu s intervaly spolehlivosti.

3.3. TRENDY PODÉL JEDNOTLIVÝCH VĚTVÍ

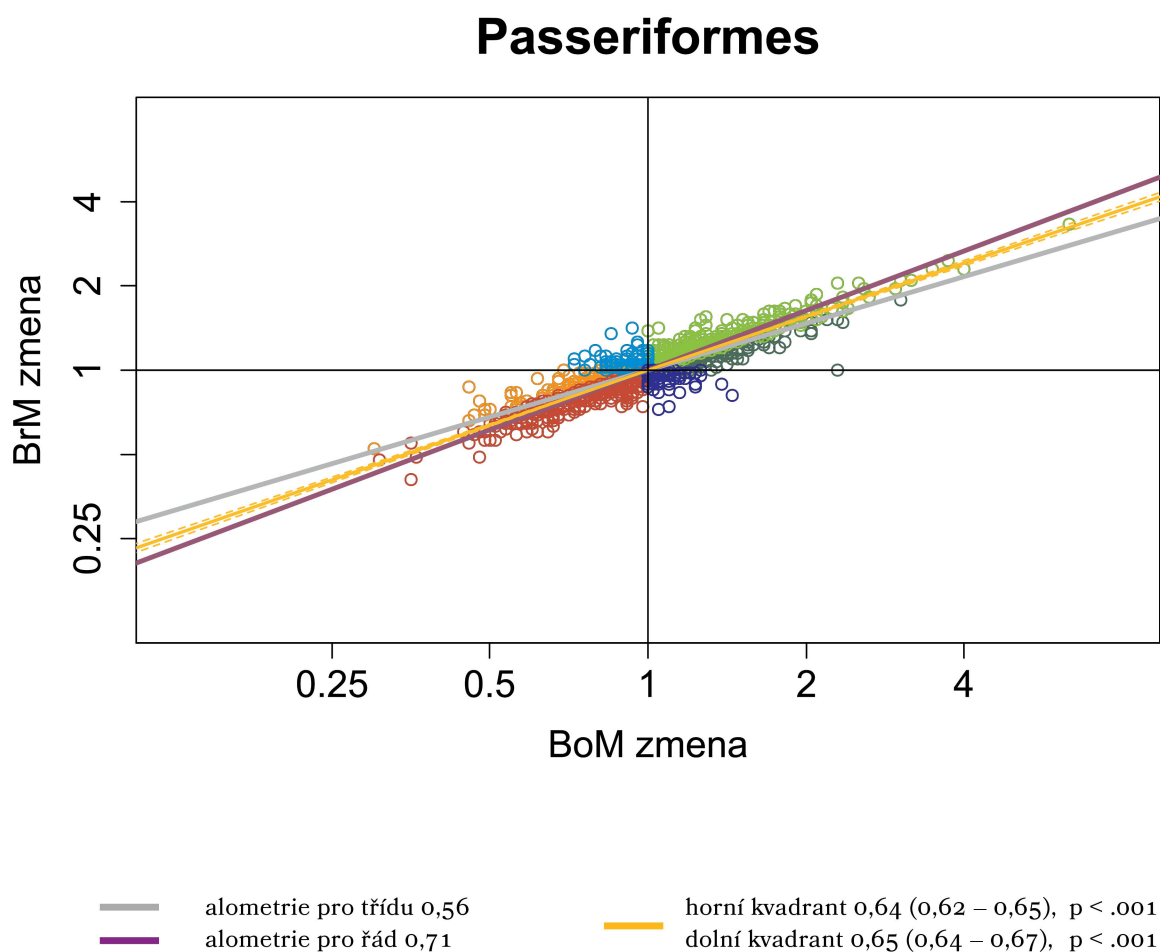
Úzká vazba velikosti těla a velikosti mozku se samozřejmě promítá do evoluce obou znaků. Zajímalo mě tedy, do jaké míry spolu oba znaky sdílejí evoluci a zda se v některých případech od sebe neodchylují. V evoluci lze zaznamenat šest různých scénářů, zaprvé se mozek může zvětšit více/méně, než by odpovídalo alometrii při zvětšování těla, nebo se zmenšuje více/méně než by odpovídalo alometrii při zmenšování těla, či se oba znaky vyvíjejí nezávisle na sobě a mozek se zmenšuje při zvětšování těla, či naopak zvětšuje při zmenšování těla. Má analýza ukázala, že se různou měrou na evoluci obou znaků u ptáků mohou podílet všechny výše zmíněné scénáře. Z celkových 4830 změn podél fylogeneze ve 28 % případů došlo ke „zrychlenému zmenšení“, u 26 % došlo ke „zrychlenému zvětšení“, u 17 % ke „zpomalenému zmenšení“, u 16 % ke „zpomalenému zvětšení“, u 7 % k „nezávislému zvětšení“ a u 6 % k „nezávislému zmenšení“. Vynesla jsem tak vůči sobě změny těla a mozku na všech větvích v rámci fylogeneze (Obr. 12). Z tohoto obrázku si můžeme všimnout, že závislost změn se odchyluje od předpokládaného alometrického vztahu, který je reprezentován šedou linií. Regresní přímky změn naznačují, že se hmotnost mozku při zvětšování hmotnosti těla zvyšuje více, než bychom předpokládali a naopak, při redukci hmotnosti těla se mozek zmenšuje více, než by odpovídalo alometrickému vztahu.



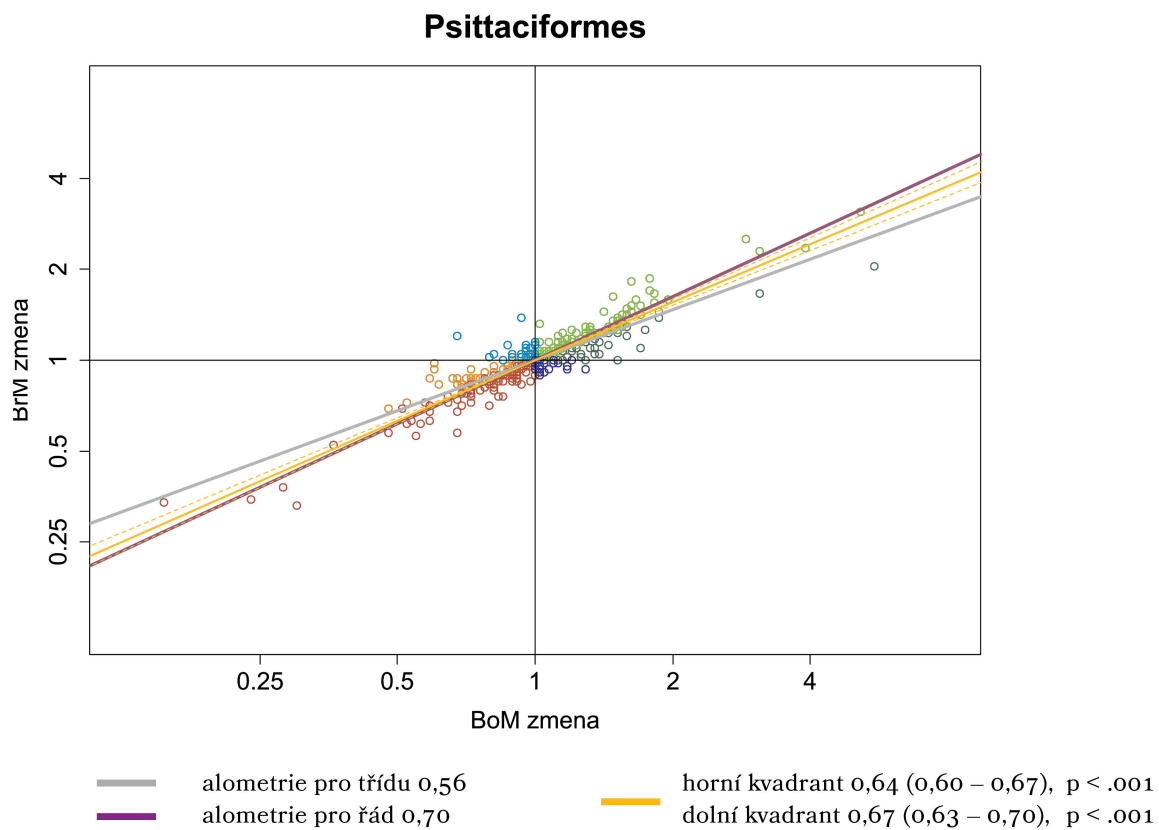
Obrázek 12. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci celé třídy ptáků. Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafovaně). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Zdá se tedy, že provázanost obou znaků je větší, než předpovídá vypočítaný alometrický vztah. Je tedy nasnadě prozkoumat, zdali daný trend platí u jednotlivých řádů, či je způsobem jen několika skupinami. Vzhledem k výše zmíněnému problému s různou závislostí mezi velikostí těla a mozku na různých taxonomických úrovních, rozhodla jsem se pro lepší srovnání zobrazit i alometrickou přímkou pro daný řád (v obrázcích znázorněna jako fialová přímka; Příloha 2).

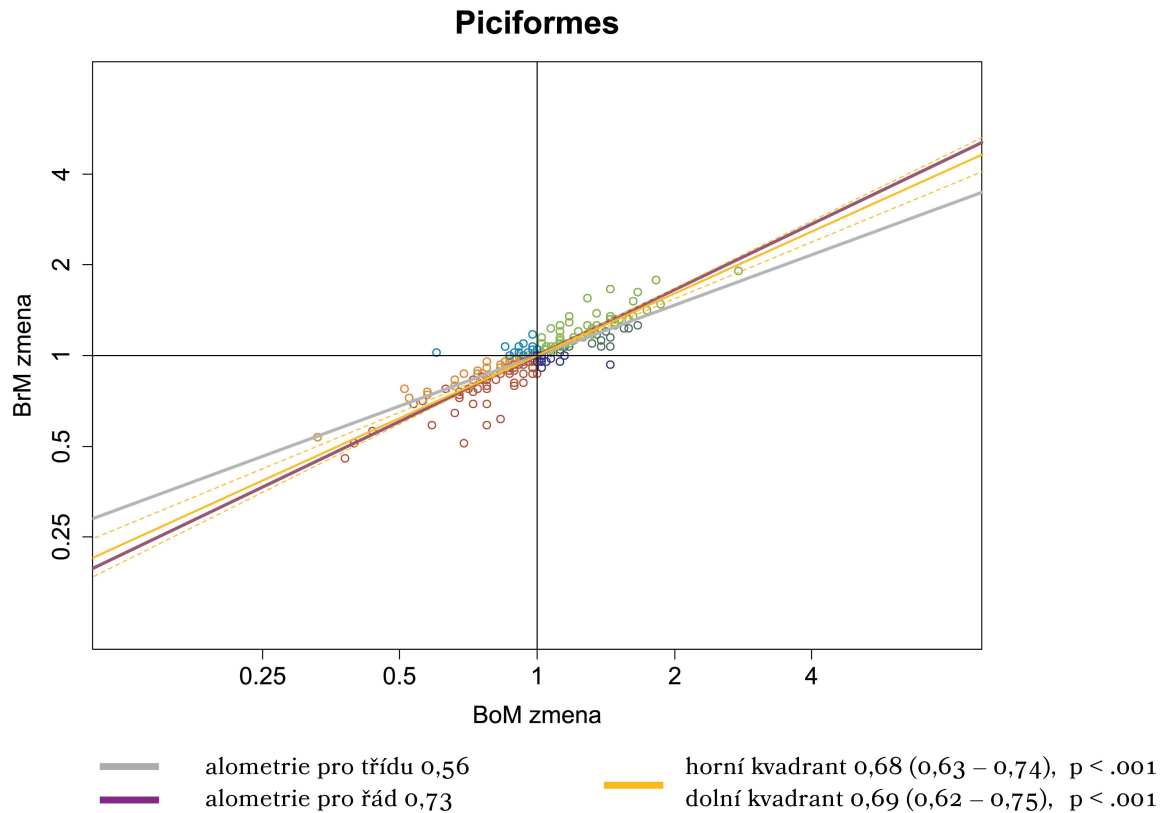
Při pohledu na úroveň řádu nacházíme podobný trend u papoušků (Psittaciformes), pěvců (Passeriformes), šplhaviců (Piciformes), svištounů (Apodiformes), v horním kvadrantu u veslonohých (Pelecaniformes), v horním kvadrantu u zoborožců (Bucerotiformes) a dolním kvadrantu u trubkonosých (Procellariiformes) (Obr. 13 – 19). U těchto řádů se tedy mozek zvětšuje více při zvětšování těla, než by odpovídalo alometrii, a naopak zmenšuje více při zmenšování těla. U vrubozobých (Anseriformes) a dravců (Accipitriformes) nacházíme zcela opačnou závislost, mozek se při zmenšování těla zmenšuje méně, než by odpovídalo alometrii, a při zvětšování těla se zvětšuje méně (Obr. 20 a 21). Zároveň však tyto odchylky od alometrie můžeme vysvětlit různou závislostí na úrovni řádů, změny tedy sledují alometrii odvozenou pro řád. Pouze u pěvců (Passeriformes) prochází regresní přímka změn mezi oběma alometriemi. Obecně však lze viditelné odchylení od předpokládané alometrie odvozené pro celou třídu vysvětlit vlivem velmi početných skupin, u kterých je z nějakého důvodu závislost obou znaků výrazně jiná.



Obrázek 13. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu pěvců (Passeriformes).

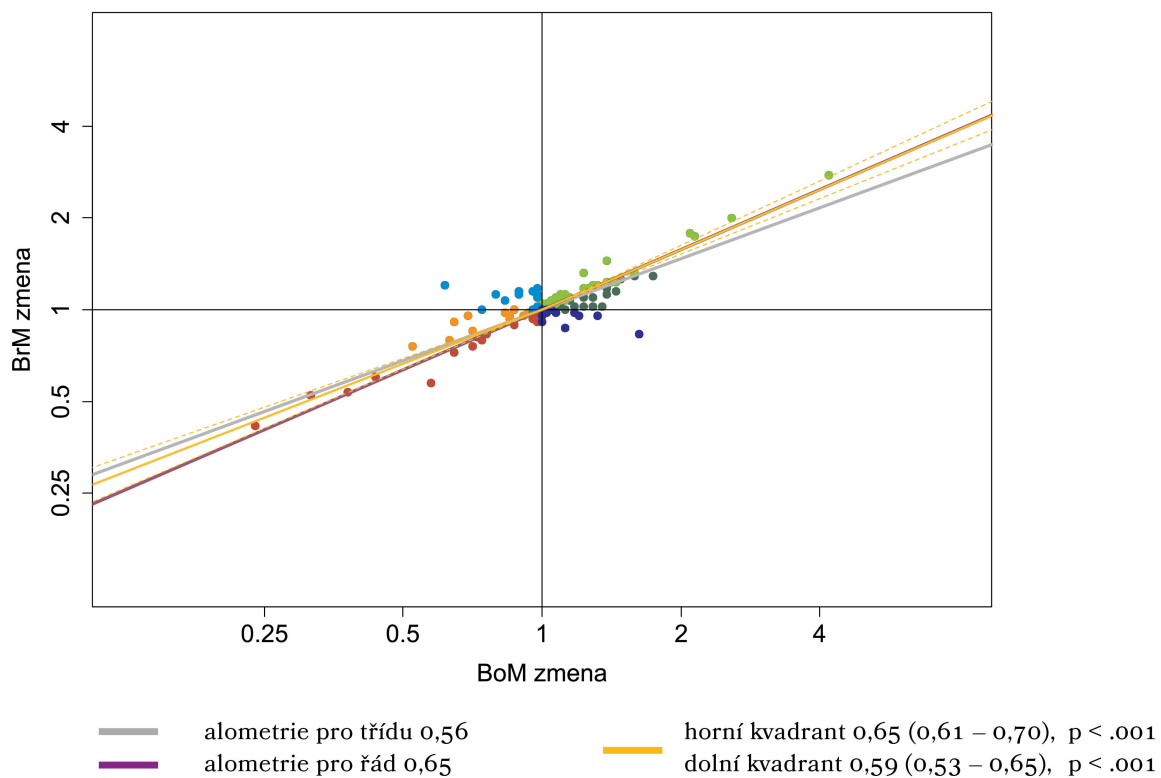


Obrázek 14. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu papušci (Psittaciformes).



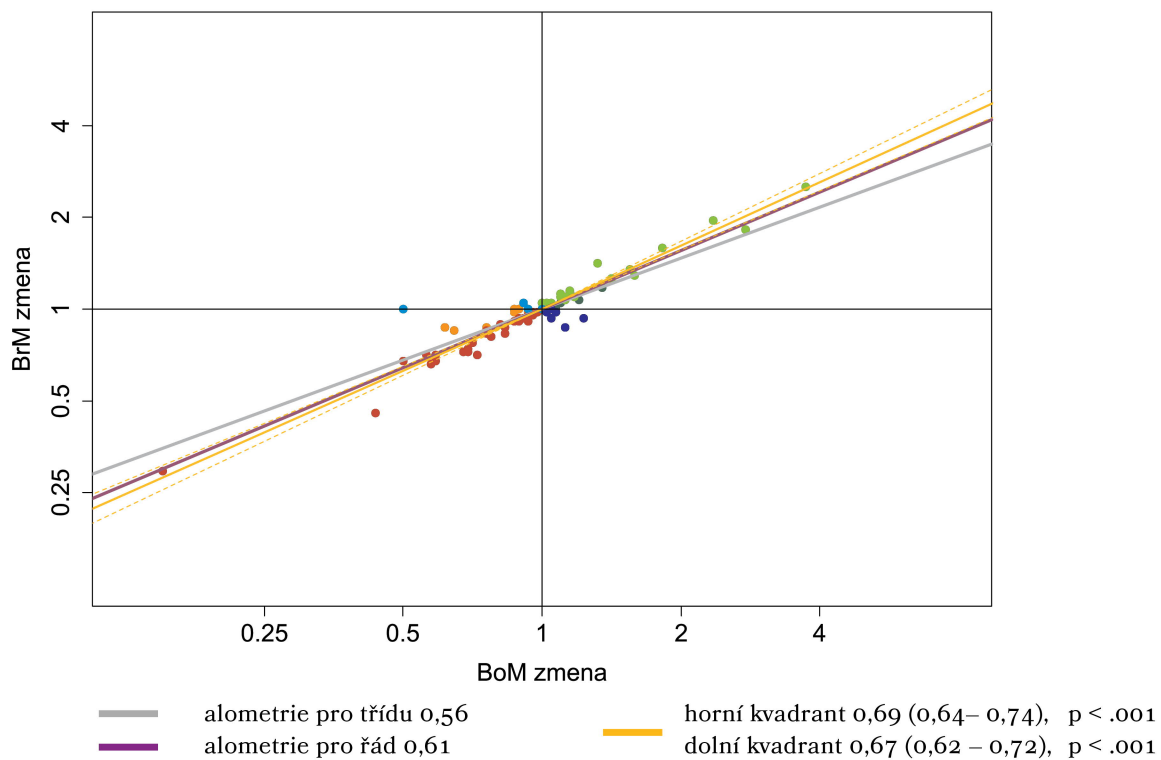
Obrázek 15. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu šplhavci (Piciformes).

Pelecaniformes



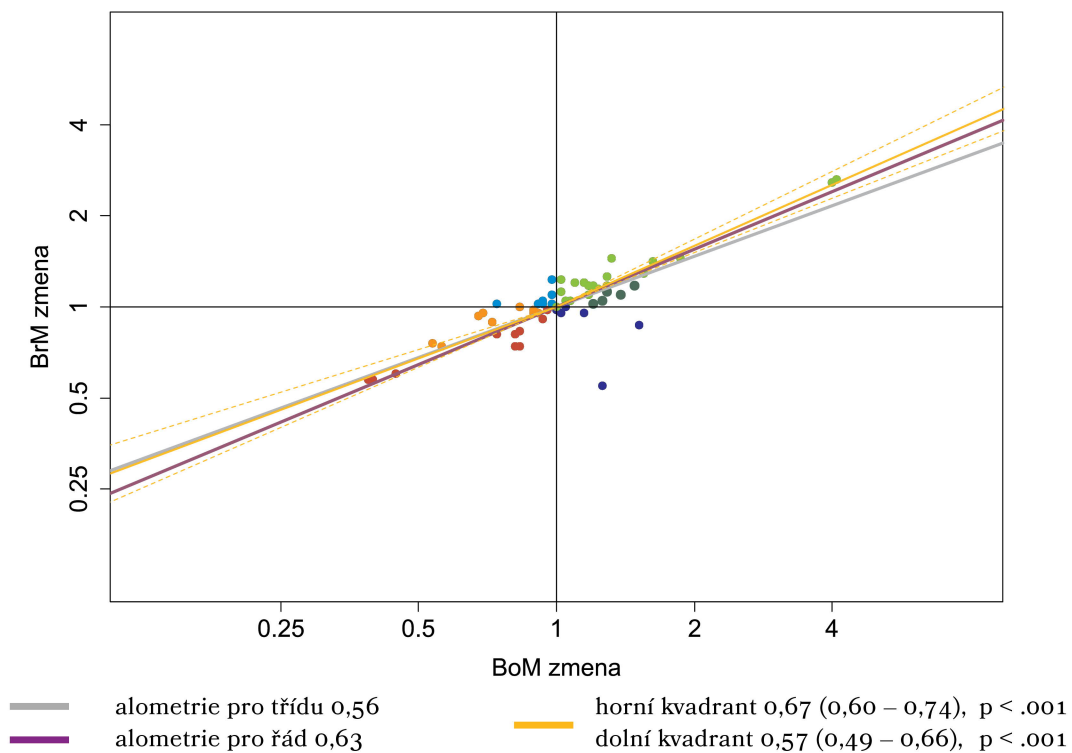
Obrázek 16. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu veslonoží (Pelecaniformes).

Apodiformes



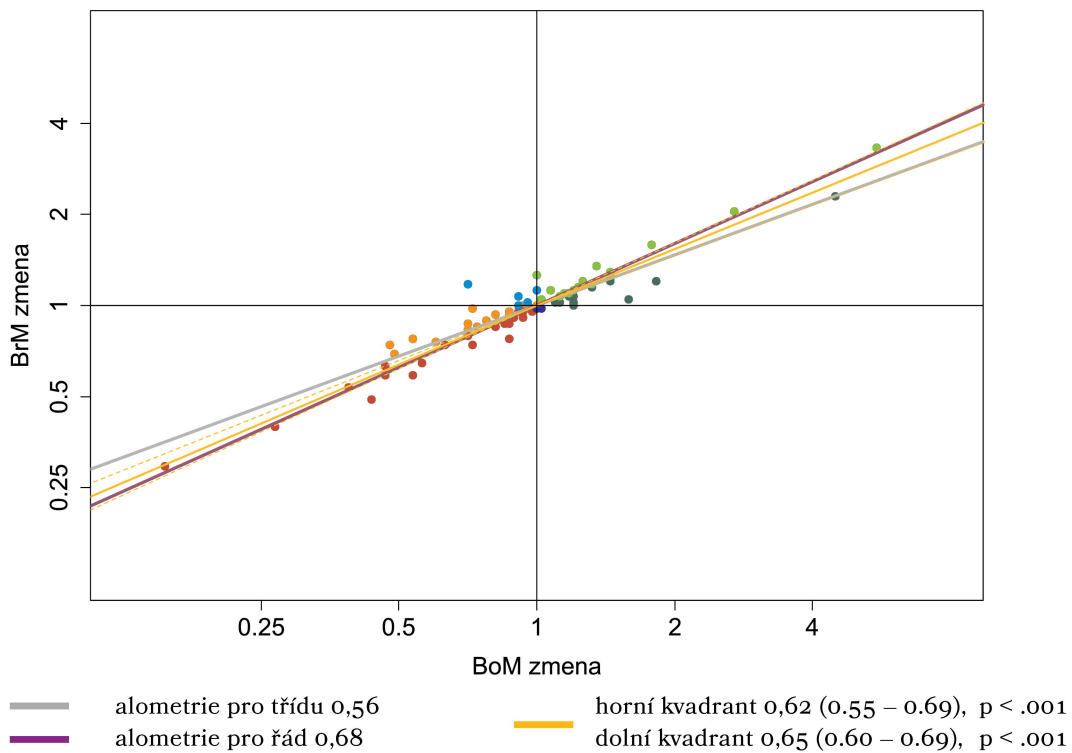
Obrázek 17. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu svišťouni (Apodiformes).

Bucerotiformes



Obrázek 18. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu zoborožci (Bucerotiformes).

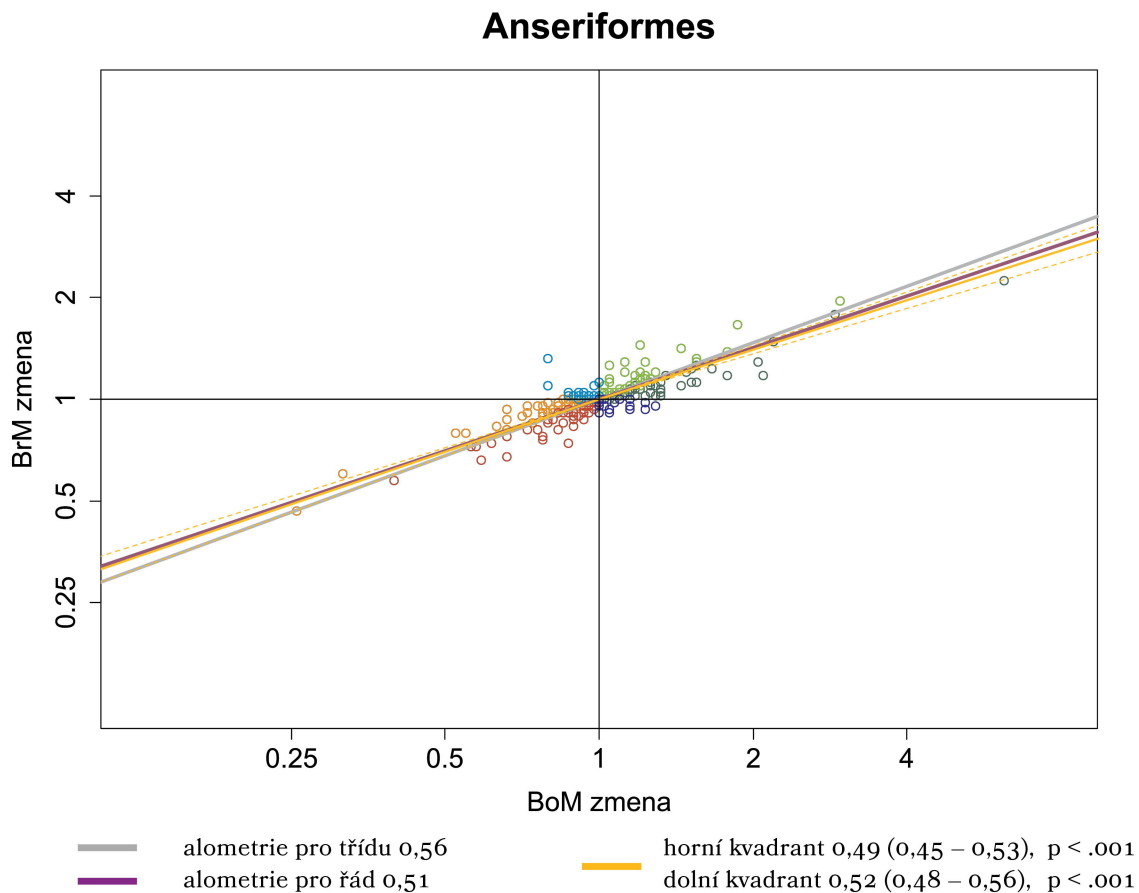
Procellariiformes



Obrázek 19. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu trubkonosí (Procellariiformes).

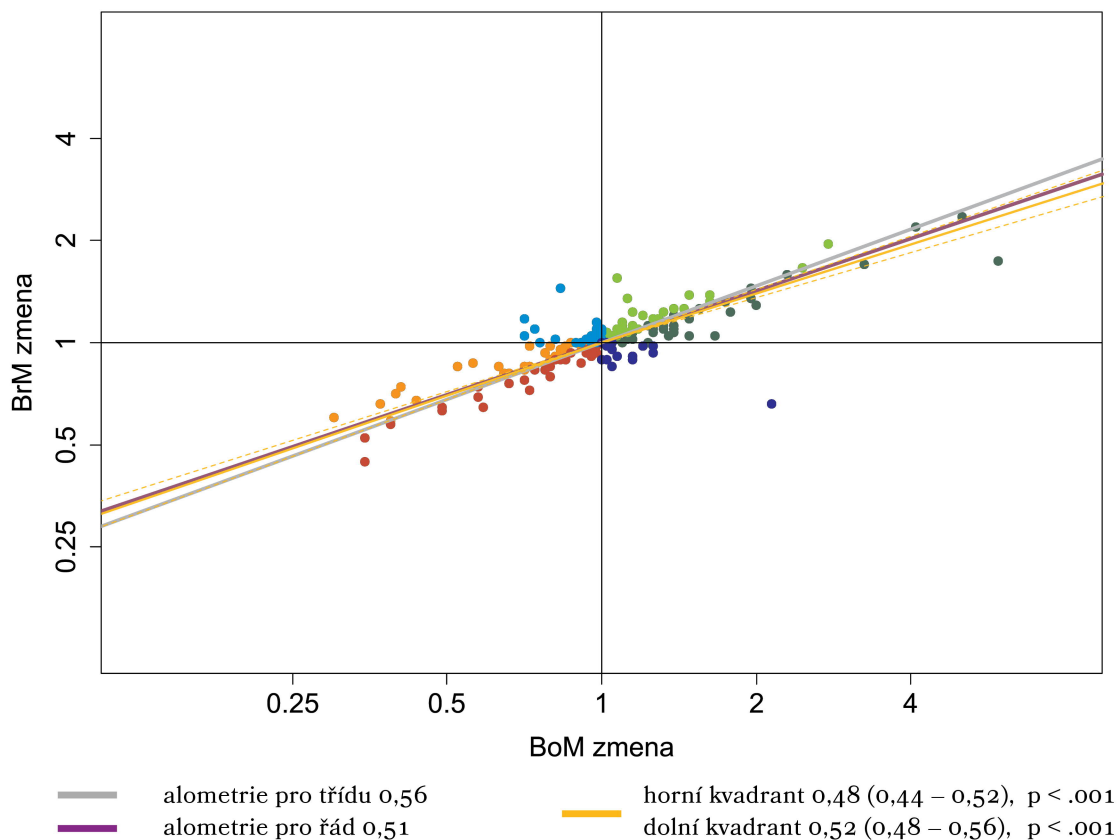
◀ **Obrázky 13 – 19.** Řády, u nichž se změny ve velikosti mozku vůči změnám ve velikosti těla odchylují od předpokladu ve směru většího sklonu přímky. Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, fialová linie reprezentuje alometrický vztah odvozený jen na úrovni řádu, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafovaně). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Nelze ovšem říci, že by ve všech případech byla regresní přímka odvozená pro řád lepším prediktorem než přímka odvozená pro celou třídu. Například u kukačkovitých (Cuculiformes) a dlouhokřídlých (Charadriiformes) odpovídají změny ve velikosti předpokladu z alometrie pro celou třídu, spíše než alometrii odvozené pro řád (Obr. 22 a 23). U hrabavých (Galliformes), měkkozobých (Columbiformes), brodivých (Ciconiiformes), srostloprstých (Coraciiformes) a sokolovitých (Falconiformes) jsou obě regresní přímky, tedy pro řád i pro třídu, téměř shodné a změny ve velikosti těla a mozku tomu také odpovídají (Obr. 24 – 28). Analýzy na úrovni řádu jsem provedla tam, kde byly k dispozici údaje alespoň pro 5 druhů. Jako přílohu 3 a 4 připojuji soubor grafů zobrazující změny ve velikosti mozku a těla pro jednotlivé řády a soubor fylogenetických stromů s vnesenými změnami na jednotlivé větve. Mějme na paměti, že se jedná spíše o ilustrativní zobrazení. Jediné intervaly spolehlivosti, ke kterým je přihlíženo, jsou ty pro regresní přímky u jednotlivých kvadrantů, reprezentující rozdílné evoluční scénáře.



Obrázek 20. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu vrubozobí (Anseriformes).

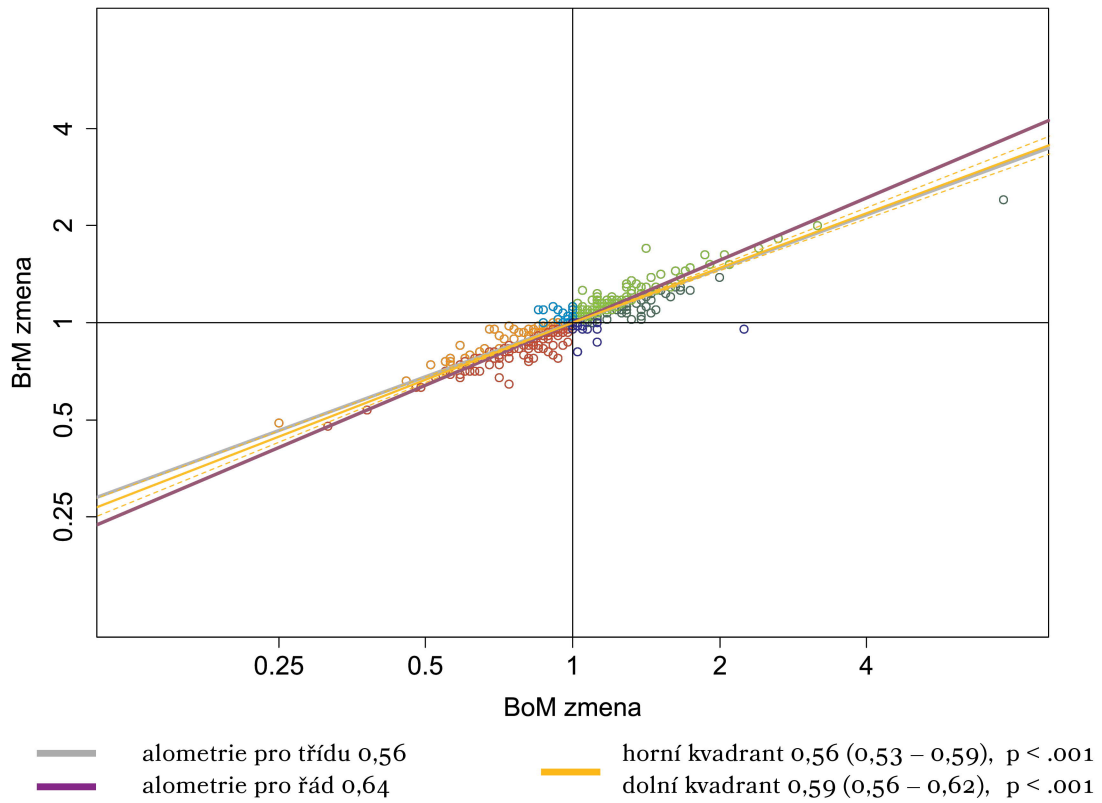
Accipitriformes



Obrázek 21. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu dravci (Accipitriformes).

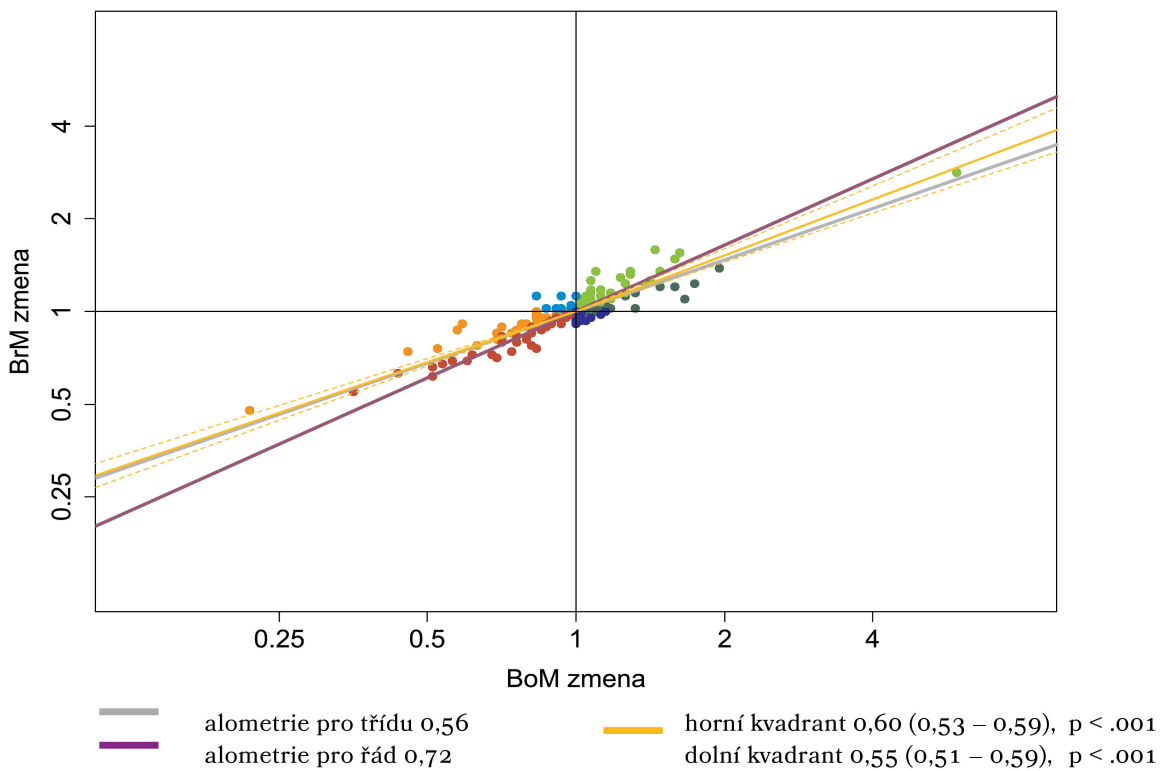
◀ Obrázky 20 a 21. Řády, u nichž se změny ve velikosti mozku vůči změnám ve velikosti těla odchylojí od předpokladu ve směru nižšího sklonu přímky. Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, fialová linie reprezentuje alometrický vztah odvozený jen na úrovni řádu, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafované). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV”; „zpomalené zvětšení mozku, PV”; „nezávislé zvětšení mozku, NV”; „zpomalené zmenšení, PM”; „zrychlené zmenšení, RM” a „nezávislému zmenšení, NM”.

Charadriiformes



Obrázek 22. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu dlouhokřídlí (Charadriiformes).

Cuculiformes

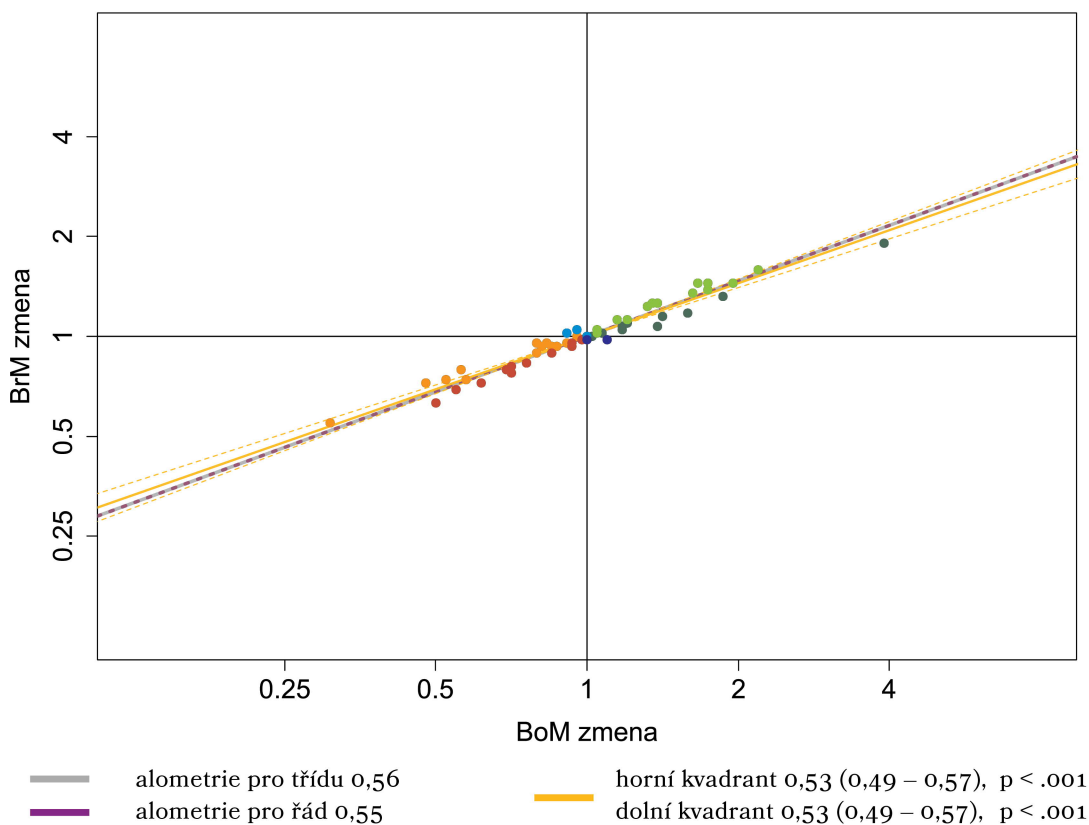


Obrázek 23. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu kukačkovití (Cuculiformes).

◀ **Obrázky 22 a 23.** Řády, u nichž se změny ve velikosti mozku vůči změnám ve velikosti těla sledují alometrií odvozenou na úrovni celé třídy, nikoliv alometrií odvozenou pro řád. Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, fialová linie reprezentuje alometrický vztah odvozený jen na úrovni řádu, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafovaně). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV”; „zpomalené zvětšení mozku, PV”; „nezávislé zvětšení mozku, NV”; „zpomalené zmenšení, PM”; „zrychlené zmenšení, RM” a „nezávislému zmenšení, NM”.

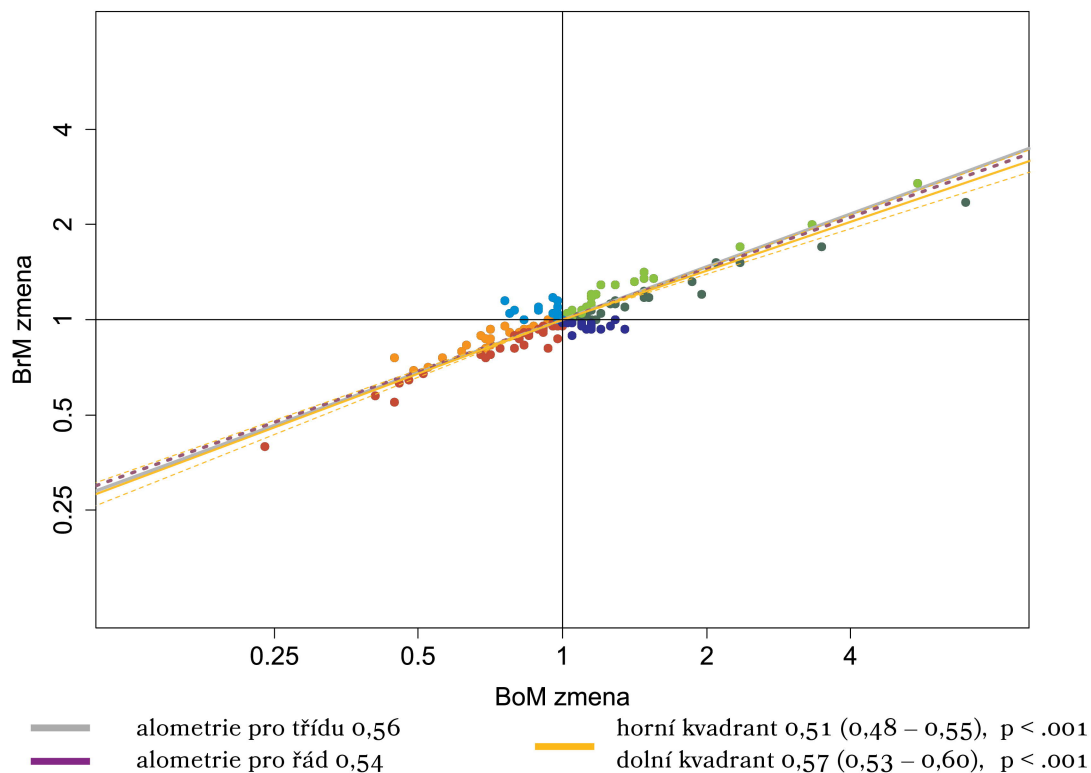
▼ **Obrázky 24 – 28.** Řády, u nichž se změny ve velikosti mozku vůči změnám ve velikosti těla sledují alometrií odvozenou na úrovni celé třídy, nikoliv alometrií odvozenou pro řád. Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, fialová linie reprezentuje alometrický vztah odvozený jen na úrovni řádu, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafovaně). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV”; „zpomalené zvětšení mozku, PV”; „nezávislé zvětšení mozku, NV”; „zpomalené zmenšení, PM”; „zrychlené zmenšení, RM” a „nezávislému zmenšení, NM”.

Falconiformes



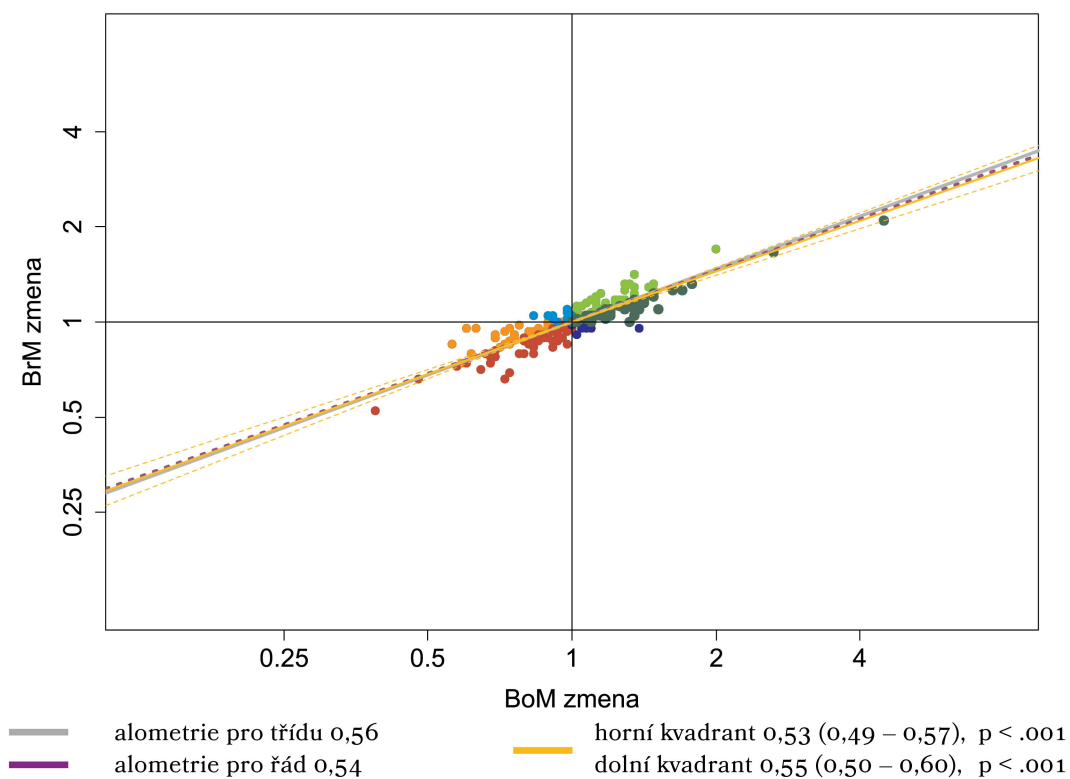
Obrázek 24. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu sokolovití (Falconiformes).

Galliformes



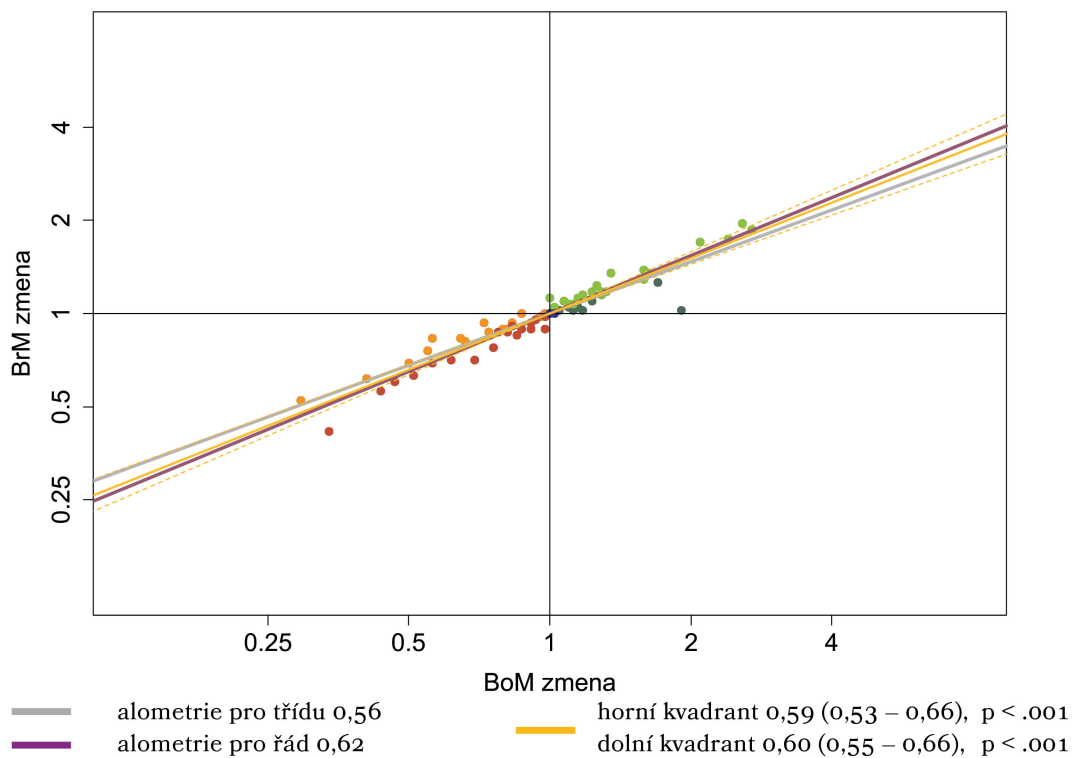
Obrázek 25. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu hrabaví (Galliformes).

Columbiformes



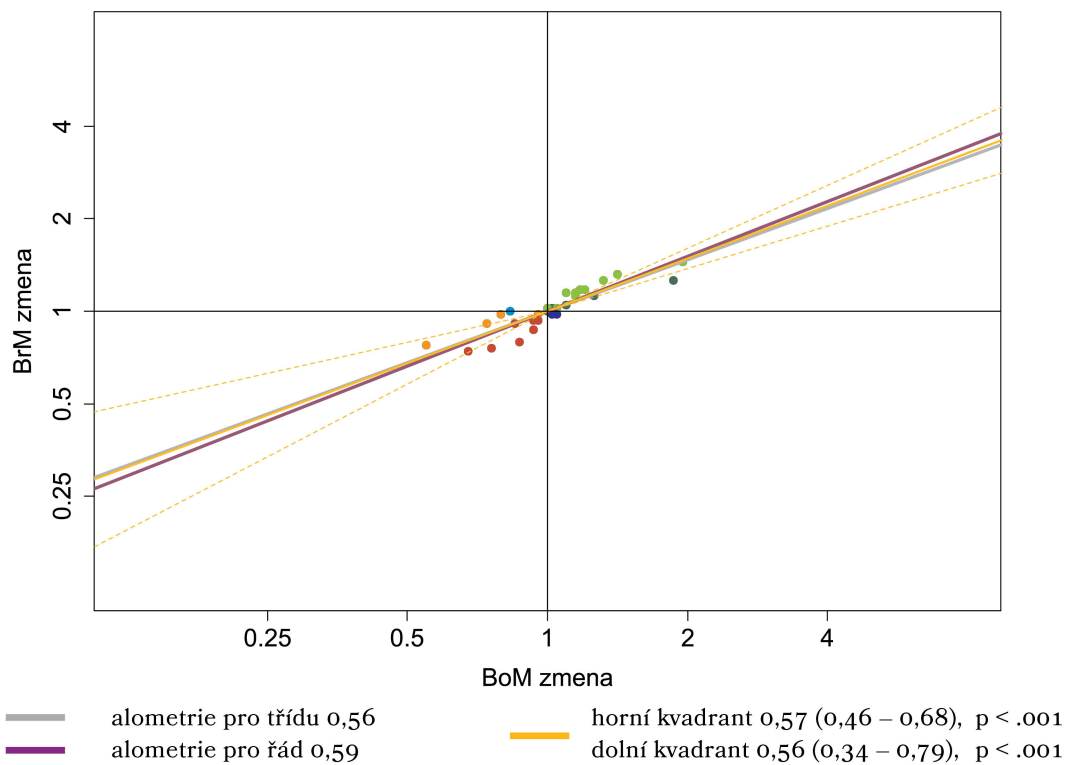
Obrázek 26. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu měkkozobí (Columbiformes).

Coraciiformes



Obrázek 27. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu srostloprstí (Coraciiformes).

Ciconiiformes



Obrázek 28. Srovnání změn ve velikosti mozku a těla v rámci řádu brodiví (Ciconiiform).

4. DISKUZE

4.1. EVOLUČNÍ TREND

Naše analýza neodhalila žádný trend v evoluci sledovaných znaků. Všechny odvozené ancestrální hodnoty byly proto odhadnuty na základě evolučního modelu random-walk, kdy zvětšení či zmenšení je v každém okamžiku stejně pravděpodobné. Toto zjištění je v kontrastu s nalezenými trendy u savců a naznačuje, že by tak evoluce encefalizace mohla probíhat v každé třídě endotermních obratlovců jiným mechanismem.

Trend ke zvětšování velikosti těla nalezený u savců jako celé skupiny (Pavelková in prep.) i mnoha řádů (Boddy et al. 2012), je u savců v souladu s některými názory předpokládající tendenci ke zvětšování těla během fylogenetického času, známou jako Copeho pravidlo (Cope 1887). Dle tohoto pravidla linie většinou pocházejí z malého předka a v čase dochází k navyšování tělesné hmotnosti a bylo často diskutováno v souvislosti s pozorovaným pravým zešikmením rozdělení logaritmované velikosti těla u různých tříd (Maurer 1998; Kozłowski & Gawelczyk 2002; Clauset & Erwin 2008). Copeho pravidlo bylo intenzivně zkoumáno u mnoha skupin, u fosilních i recentních druhů a na různých fylogenetických škálách (doporučuji nahlédnout tabulku 1. v článku Moena 2006) a recentně velmi zevrubně v pracích Martina (2017a; 2017b; 2018). Ani této oblasti výzkumu se však nevyhýbají metodické problémy. Jedním z nich je opět fylogenetická škála, na které dané druhy porováváme. Například u ptáků byl nalezen trend ke zmenšení těla, pokud byli srovnáváni v rámci dinosaurů (Benson et al. 2014; Lee et al. 2014), což není příliš překvapivé, uvědomíme-li si, že i ne tak vzdálené skupiny dinosaurů dosahují mnohem větších tělesných velikostí. Otázkou ovšem je, zdali nám takový závěr říká něco o samotné třídě ptáci. A samozřejmě záleží také na metodice samotného porovnávání. Je totiž opět problematické nezohlednit závislost jednotlivých druhů kvůli sdílené historii. To se ukázalo při studiu pouze druhohorních druhů ptáků ve studii Honeho a kolektivu (2008), kdy našli trend ke zvětšování těla prostým vnesením údajů o velikosti těla proti času. To je samozřejmě zavádějící a reanalýza jejich datasetu tento trend nepotvrdila (Butler & Goswami 2008). Je dobré si také uvědomit, že analyzovat pouze fosilní skupinu může být problematické, protože fosilní záznam je neúplný a existuje potenciální vychýlení. Proces fosilizace může probíhat různě v závislosti na velikosti zvířete a typu horniny. Může docházet ke snadnějšímu uchování organismů v určitém velikostním rozmezí a tím tedy upřednostnit zachování spíše velkých, či naopak malých zvířat (Allison & Bottjer 2010; Hawkins et al. 2018). Možné vysvětlení Copeho pravidla bylo naznačeno již Stanleyim (1973), který ho označil za případ tzv. pravidla nespécializovaného předka. Předek linie je tedy spíše malého vzrůstu a vzhledem k existenci limitu minimální velikosti lze předpokládat rozvoj diverzity spíše ve směru zvětšení velikosti těla. Kingsolver & Pfennig (2004) naopak argumentují specifickým působením selekce, která upřednostňuje organismy s větší velikostí těla a Brown & Sibly (2006) pracují s metabolickou teorií, a tedy poměrem mezi velikostí těla, dostupnou energií a fitness daného druhu. Všeobecná platnost Copeho pravidla je však stále diskutována (Gould 1997; Raia 2013) a je zdůrazňována

potřeba pečlivého zvážení metodiky, nejen jakými metodami bude výzkum realizován, ale i na jaké fylogenetické škále se budeme pohybovat (Alroy 2000). Přesto pozornost, jakou si vysloužila evoluce velikosti těla, jen podtrhuje, o jak klíčový znak se jedná.

Potenciální trend ve velikosti těla je velmi důležitý při zkoumání evoluce mozku, protože velikost těla vysvětluje až 90 % variability ve velikosti mozku (Dicke & Roth 2016), pro můj dataset je to 87 %. Tudíž je velmi pravděpodobné, že by se případný trend v evoluci velikosti těla promítl i do evoluce velikosti mozku. Studie Smaerse a kolektivu (2012) naznačuje, že právě selekce na velikost těla by mohla být nejdůležitějším faktorem v evoluci velikosti mozku u savců.

Přestože nelze vyloučit i nezávislou evoluci velikosti mozku, je takové oddělení obou znaků na širší fylogenetické škále nepravděpodobné. Ani v případě velikosti mozku jsem tedy analogicky žádný trend nenalezla. Lze předpokládat, že se evoluce mozku u ptáků, potažmo encefalizace, liší od evoluce encefalizace u savců. Bohužel testování potenciálního trendu u ptáků nebylo prozatím studováno, výzkum se soustředil na oblast komparativních studií a nelze tedy srovnávat s jinými pracemi. Absence podobných analýz může být vysvětlena problémy vyplývajícími z nedostatečného fosilního záznamu pro ptáky. Testování modelu evoluce metodou, kterou jsem využila já, je podmíněno stromem s nenulovou variabilitou podél délky větví, je tedy třeba, aby daný fylogenetický strom nebyl ultrametrický. Tato podmínka je tak často řešena zařazením fosilií do fylogenetického stromu (Finarelli & Flynn 2006). U ptáků je však situace komplikovaná, protože fosilií je poskrovnu a fosilií pro které bychom navíc uměli určit znaky potřebné pro mou analýzu, je ještě méně. Jedním z důvodů nekompletního fosilního záznamu je specifická stavba ptačích kostí, které jsou pneumatizovány a tedy maximálně odlehčeny. Takové kosti fosilizují obtížněji než třeba kosti savců. Situaci také komplikuje fakt, že pro mou analýzu je třeba získat údaje jak o velikosti těla, tak o velikosti mozku. Vzhledem k absenci zubů, které mohou být u savců použity k odhadu velikosti těla, je u ptáků odhad velikosti těla závislý na využití dlouhých kostí a známých alometrických vztahů mezi kostmi a velikostí těla (Brassey 2016). Je zřejmé, že se tak značně omezuje možnost získat takové údaje, protože šance, že nalezneme neponičenou mozkovnu vhodnou pro odhad objemu mozku a zároveň kompletní dlouhou kost pro odhad velikosti těla, je dosti malá. Konzultovala jsem s dvěma odborníky, s Dipl.Biol. Jiří Mlíkovským, CSc. a Dr. Daniel T. Ksepkou dostupné fosilní záznamy a bohužel se zdá, že údaje o dalších druzích buď nejsou, nebo nebyly dosud uveřejněny. Do budoucna by tak jediným dalším řešením mohlo být kontaktování konkrétních muzeí a získání těchto dat z neuveřejněných sbírek, pokud taková ovšem existují.

Tato skutečnost může trochu komplikovat interpretaci mých výsledků, protože lze namítnout, že variabilita reflektující vývoj vzhledem k recentním druhům není na stromě dostatečně zastoupena a je tedy možné, že při použití více fosilních druhů by bylo možné odhalit určitý trend v některých ze studovaných znaků. Medián velikosti těla je u ptáků pouhých 37 g (Blackburn & Gaston), což by naopak naznačovalo trend spíše ke zmenšování těla. Polovina recentních druhů je z řádu pěvců, kteří jsou většinou spíše malého vzrůstu, a takový scénář se tedy nabízí. Případný trend pak lze vysvětlit nutným kompromisem mezi velikostí těla a schopností letu. Je ovšem ale možné, že se tento trend objevil až u jednotlivých řádů a nelze tak o něm rozhodnout na úrovni celé třídy.

4.2. VAZBA MEZI EVOLUCÍ VELIKOSTI TĚLA A VELIKOSTI MOZKU

Při studiu evoluce mozku by bylo krátkozraké přehlížet evoluci velikosti těla. Oba znaky jsou velmi úzce provázané a je tedy pravděpodobné, že selekce na velikost těla se nutně projeví v evoluci velikosti mozku. Jen v minimu případů se zdá, že dochází k úplnému oddělení obou znaků, v mé analýze se jednalo o 13 % všech změn, ke kterým došlo napříč fylogenezí ptáků.

Během vývoje jsou neurogeneze a růst mozku ukončeny dříve, než je ukončen růst těla, tudíž prodloužení či zkrácení doby růstu těla se samozřejmě podepíše na změně relativní velikosti mozku (Striedter 2005). Zdá se tedy, že by relativně velké mozky mohli mít živočichové, jež prošli zmenšením těla, a naopak zvětšení těla by mohlo vést ke zmenšení relativní velikosti mozku. Je nasnadě se pak ptát, jak často dochází k těmto případům a případně který scénář převažuje. U ptáků by případem, kdy redukce ve velikosti těla vedla ke zvýšení encefalizace, mohla být situace u kiwiů (*Apterygidae*), kteří jsou mnohem menší než nejbližší příbuzní a také více encefalizovaní (Aswell & Scofield 2008). Naopak právě jejich nejbližší příbuzní, ptáci moa (*Dinornithiformes*), by mohli být exemplárním případem gigantismu, který vedl k redukci relativní velikosti mozku (Aswell & Scofield 2008). Z mé analýzy ovšem vyplývá, že během evoluce velikosti mozku spíše převažoval scénář, kdy se mozek zvětšoval více, než by odpovídalo změně ve velikosti těla. Ke zvýšení encefalizace během zvětšování velikosti těla došlo u celých 26 % větví napříč celou fylogenezí a jen v 17 % případů se mozek zmenšoval méně, než bychom čekali dle změny ve velikosti těla. To je v souladu i s některými dřívějšími předpoklady, kdy právě zvětšování velikosti těla mělo hrát zásadní roli v nejencefalizovanějších liniích (Stanley 1973; Alroy 1998). Vzhledem k energetickým nákladům mozku si však lze jen těžko představit nepoměrné zvětšení mozku bez tlaku, který by zároveň upřednostňoval také výhody, které velký mozek přináší.

Druhým zajímavým zjištěním je různá vazba mezi evolucí velikosti mozku a těla u různých řádů (Obr. 13 – 28). To, že se alometrie liší na různých taxonomických úrovních (TLE) je dlouze studovaný problém, vysvětlovaný z různých úhlů (Gould 1975; Bennet & Harvey 1985b; Pagel & Harvey 1988; Nealen & Ricklefs 2001). Nebylo tedy takovým překvapením nalézt podobnou odchylku při studiu změn ve velikosti mozku a těla. Nicméně překvapivé je, že alometrie odvozená na úrovni řádu, není vždy lepším prediktorem změn, než alometrie pro celou třídu. Zatímco u papoušků (*Psittaciformes*), pěvců (*Passeriformes*), šplhavců (*Piciformes*), svišťounů (*Apodiformes*), vrubozobých (*Anseriformes*) a dravců (*Accipitriformes*) je alometrie odvozená na úrovni řádu lepším prediktorem evolučních změn, u kukačkovitých (*Cuculiformes*) a dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) tuto závislost lépe reprezentuje alometrie odvozená pro celou třídu. U mnoha řádů pak takové dělení ztrácí smysl a obě alometrie jsou takřka totožné. Velmi zajímavý je řád veslonohých (*Pelecaniformes*), kdy při zvětšování těla změny sledují alometrii odvozenou pro daný řád a mozek se zvětšuje více, než bychom očekávali dle alometrie pro třídu, nicméně při zmenšování se změny spíše přiklánějí k alometrii třídy, tedy zachovávají si větší mozek, než by odpovídalo závislosti na úrovni řádu. Zachování velkého mozku by tak mohlo být právě výsledkem tlaku na potřebné uchování si určité úrovně kognitivních schopností.

Nelze snadno odpovědět na otázku, proč u některých řádů je evoluce obou znaků odlišná od předpokladu a u jiných sleduje odvozenou alometrickou závislost. Z pohledu na jednotlivé skupiny by se mohlo zdát, že u mladších linií, jako jsou pěvci (Passeriformes), papoušci (Psittaciformes), šplhavci (Piciformes) nacházíme právě užší vazbu mezi velikostí těla a mozku a tato odchylka od předpokládané alometrie by mohla mít souvislost se stářím skupiny a různým působením selekce v různých fázích historického vývoje skupiny (Gould 1975). Nicméně další řády, u kterých jsem identifikovala stejný trend, jako jsou vrubozobí (Anseriformes) či svišťouni (Apodiformes), patří spíše k bazálním liniím. Lze tedy uvažovat o existenci určité vlastnosti, kterou by dané řády sdílely a jež by souvisela s pozorovaným trendem. Jedná se však o řády i velmi odlišné, což naznačuje spíše případnou součinnost více znaků. Jedním z nich by mohl být například vývojový mód, jehož důležitost ve vztahu k velikosti mozku byla ukázána u řady studií (Bennett & Harvey 1985a; Starck & Ricklefs 1998; Iwaniuk & Nelson 2003). V případě vrubozobých (Anseriformes) by pak mohla hrát svou roli specificky načasovaná neurogeneze a tím tedy kompenzace prekociálního vývojového módu (Charvet a Striedter 2011). Jedná se však o spekulace a je na místě si přiznat, že odpověď v současné chvíli neznáme.

Pokud si odmyslíme alometrii pro třídu a zaměříme se na specifické alometrie odvozené pro řád, u kukačkovitých (Cuculiformes), dlouhokřídlých (Charadriiformes), ale i u pěvců (Passeriformes) se při zmenšování těla mozek zmenšuje pomaleji, než bychom čekali na úrovni řádu a mohl by se tam tedy uplatňovat stejný princip upřednostnění zachování velkého mozku kvůli potřebě udržení určité úrovně kognice.

Užší vazba mezi změnou velikosti těla a mozku u některých skupin také naznačuje, jak problematické je použití reziduálů při porovnávání na úrovni třídy, protože u takových skupin by měla změna ve velikosti těla větší celkový vliv na encefalizaci než u jiných a větší zástupci těchto skupin by tak zákonitě patřili k encefalizovanějším, naopak zmenšení těla by pak v porovnání na úrovni třídy vedlo ke snížení encefalizace.

Problémem samozřejmě zůstává i komplexní vztah velikosti těla, mozku a dalších vlastností. Evoluce obou znaků je komplikovanější, protože kromě poněkud přímočarého vztahu, kdy velikost těla udává, jak velký mozek může daný živočich mít, navíc ovlivňuje nespočet dalších znaků, které mohou dále s evolucí mozku souviset nepřímě. Mezi nimi například intenzitu metabolismu (Martin 1981, Brown et al. 2004), generační dobu, a tedy zprostředkovaně i mutační rychlost (Martin & Palumbi 1993), délku ontogeneze ale i populační charakteristiky (Damuth 1982, Woodward et al. 2005; White et al. 2007).

4.3. ANCESTRÁLNÍ HODNOTY

Na základě modelu evoluce jsem odvodila ancestrální stavy pro velikost těla a mozku a z těchto hodnot jsem určila i hodnotu encefalizace pro dané předky. Následně jsem odvozené ancestrální stavy porovnávala na dvou úrovních, jednak vůči společnému předkovi všech ptáků, jednak vůči společnému předkovi řádu. Počítala jsem tak počet druhů, u kterých došlo ke zvětšení či zmenšení ve velikosti těla, mozku a encefalizace. Vůči společnému předkovi ptáků byly změny samozřejmě markantnější než při porovnání na úrovni řádu.

4.3.1. Velikost těla

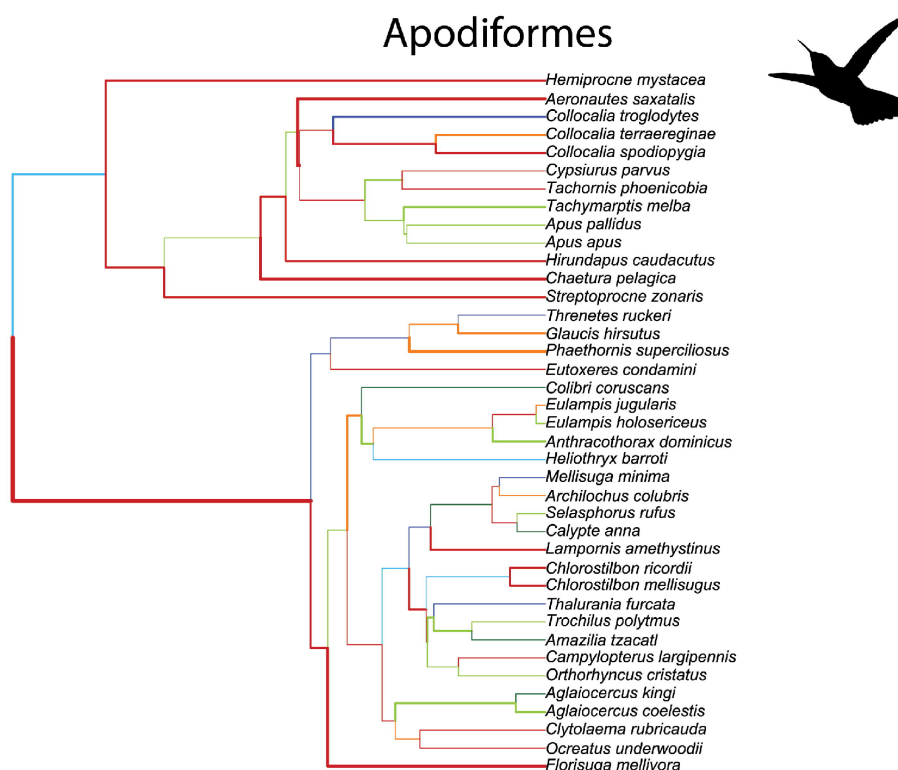
U ptáků je evoluce těla specifická existencí nejen limitní hranice minimální velikosti těla (McNab 1983) jako u savců, ale velikost těla je do velké míry limitována i shora, což souvisí se schopností aktivního letu (Ellington 1991). Přesto je celková variabilita u recentních druhů značně široká od nejmenšího druhu, zástupce kolibříků kalypky nejmenší (*Mellisuga helenae*), s 1,6 g až po pštrosa dvouprstého (*Struthio camelus*) s váhou přes 100 kg. Největší doposud známý létající pták byl miocenní *Argentavis* s váhou okolo 70 kg (Chatterjee et al. 2007). Námi odvozený předek ptáků s váhou 1097 g by patřil spíše mezi větší ptáky. Zařazení fosilní skupiny Deinychosauria se na odvozených hodnotách promítlo mírně vyšším odhadem velikosti těla, protože se jedná o druhy s velkými hmotnostmi těla. Odvozená hmotnost těla předka po vyjmutí této skupiny byla 979 g, což však stále spadá do konfidenčních intervalů hodnoty odvozené s použitím celého stromu. Zařazení fosilií kromě metodické nutnosti ospravedlňuje také to, že vývoj specificky ptačího mozku zřejmě probíhal již v dinosauřích liniích vedoucích k ptákům a u mnoha zástupců můžeme nalézt i vyšší encefalizaci než u populárního *Archeopteryx* (Balanoff et al. 2013). Z tohoto a mnoha dalších důvodů by bylo zavádějící nahlížet na *Archeopteryx* jako na přechodný článek mezi dinosaury a pravými ptáky a nezohlednit i předcházející blízké skupiny (Balanoff et al. 2013).

Porovnáme-li velikost těla vůči předkovi všech ptáků, tak naprosto převažuje zmenšování těla nad zvětšování. U 82 % druhů došlo ke zmenšení těla a jen u 9 % došlo ke zvětšení. Při porovnání v rámci řádů pokračovalo zmenšování těla, i když ne s takovou převahou, ke zmenšení těla došlo u 63 % druhů, u 22 % došlo ke zvětšení těla. Je třeba si uvědomit, že tato čísla jsou do velké míry ovlivněna velmi početným řádem pěvců (Passeriformes), který tvoří téměř polovinu mého datasetu a většina jeho druhů patří ke spíše drobným ptákům. Mezi řády, u kterých došlo ke zvětšení těla, patří ptáci moa (Dinornithiformes) a ostatní běžci (Struthioniformes), u tinam (Tinamiformes) však ve všech případech došlo ke zmenšení těla. Analýzu u paleognátních ptáků však komplikuje nedořešená fylogeneze, jejich monofylum je sice dobře podpořeno (Slack et al. 2007), ale v posledních letech byla zpochybnována monofylie běžců (Ratite). Zdá se, že tinamy (Tinamiformes) nejsou sesterské všem ostatním paleognátním ptákům, ale spíše vnitřní skupinou, sesterskou ptákům moa (Phillips et al. 2009). V této skupině tak došlo ke ztrátě letu nejméně dvakrát. Do budoucna bude nutné přezkoumat, jak se toho projevilo na evoluci velikosti těla, protože ztráta schopnosti letu je jistě klíčovou změnou, která může umožnit zvětšení těla. Navíc, evoluce velikosti těla je u nejméně dvou paleognátních linií, konkrétně Dinornithiformes a Aepyornithiformes, ale například i u kiwiů (Apterygidae) ovlivněna specifickým působením selekce na ostrovech, v případě dvou prvních skupin tedy zejména mechanismem ostrovního gigantismu.

Druhou podobnou skupinou, u které dochází ke zvětšení těla oproti předkovi ptáků a dále mírně pokračuje i na úrovni řádu, jsou tučňáci (Sphenisciformes). U tučňáků se kromě ztráty schopnosti letu nejspíše projevilo i vztah mezi velikostí těla a schopností termoregulace (Herreid & Kessel 1967; McNab 1970), tedy podobný mechanismus, jenž byl zkoumán i u dalších vodních ptáků (de Vries & van Eerden 1995). Dalšími skupinami, u kterých došlo ke zvětšení

těla, jsou brodiví (Ciconiiformes), potáplice (Gaviiformes) a kondoři (Cathartiformes). Na úrovni řádu, pak zvětšování těla pokračovalo u pštrosů (Struthioniformes) a tendence ke zvětšování se objevuje u zoborožců (Bucerotiformes).

Sklon ke zmenšování těla oproti předkovi ptáků je velmi zřetelný, k největšímu zmenšení těla došlo v linii svišťounů (Apodiformes) konkrétně u kolibříků (Trochilidae), což může mít úzkou souvislost se specifickým stylem letu, který je patrně vynucen nektarivorií (Obr. 29). Nápadné je také to, že mnoho řádů s průměrně menší velikostí těla, jako jsou pěvci (Passeriformes), měkkozobí (Columbiformes) či krátkokřídlí (Charadriiformes), patří mezi řády k druhově nejbohatším. Byla tak diskutována role velikosti těla a speciace (Maurer 1998). Nutno však podotknout, že v tomto směru byla samozřejmě studována i role velikosti mozku (Wyles et al. 1983, Sol & Price 2008).



Obrázek 29. Fylogenetický strom pro řád svišťounů (Apodiformes) s vynesnými změnami ve velikosti těla a mozku. Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

4.3.2. Velikost mozku

Evoluce velikosti mozku do určité míry samozřejmě kopíruje velikost těla, takže opět nápadné zvětšení mozku nacházíme u paleognátních linií u pštrosů (Struthioniformes) a ptáků moa (Dinornithiformes). Dále došlo ke zvětšení mozku v linii vodních ptáků, tedy u brodivých (Ciconiiformes), tučňáků (Sphenisciformes), terejovitých (Suliformes), veslonohých (Pelecaniformes) a pak u dravců (Accipitriformes), sov (Strigiformes) a zoborožců (Bucerotiformes). Zmenšení velikosti mozku analogicky nacházíme v řádu pěvců (Passeriformes), kukaček (Cuculiformes), měkkozobých (Columbiformes) a šplhavců (Piciformes). Jak ovšem naznačuje porovnání poměrů mezi počtem zvětšením a zmenšením velikosti mozku 632:1522 a velikosti těla 218:1984, došlo k určitému oddělení znaků, protože zvětšení velikosti mozku převažuje nad zvětšeními ve velikosti těla. Absolutní velikost mozku se zdá být v některých případech lepším prediktorem kognitivních schopností, například u primátů (Deaner et al. 2007; MacLean et al. 2014), přesto byla a je největší pozornost věnována velikosti mozku vztahené k velikosti těla. Proto budu většinu aspektů diskutovat níže v kapitole 4.3.3. *Encefalizace*. Nicméně, absolutní velikost mozku nemá jen možnou souvislost s kognitivními schopnostmi, ale má vliv na neuronální hustoty čistě z hlediska prostorové limitace a může mít i překvapivě zajímavé mechanické implikace. Například u typického způsobu získávání potravy u datlovitých (Picidae) odolává větší mozek lépe otřesům a velikost tedy tlumí negativní působení nárazů (Gibson 2006; Winkler & Winkler 2015). Gibson (2006) navíc ukazuje, že je mozek datlů specificky natočen vůči směru úderu a tím se jeho odolnost ještě zvětšuje.

4.3.3. Encefalizace

Z odvozených ancestrálních hodnot vyplývá, že u celých 93 % procent došlo k navýšení encefalizace oproti předkovi všech ptáků (Aves). Není se příliš čemu divit, encefalizace námi odvozeného předka je velmi nízká a podobnou úroveň encefalizace nalezneme jen u paleognátních druhů. Při porovnání na úrovni řádů je již poměr zvýšení/snížení encefalizace téměř vyrovnaný, jen mírně převažuje zvýšení 1187: 1062.

Evoluce encefalizace je vlastně výsledkem evoluce velikosti těla a mozku. Centrem zájmu je samozřejmě zvýšená encefalizace, tedy druhy a celé skupiny, které mají větší velikost mozku, než by odpovídalo jejich velikosti těla. Ke zvýšení encefalizace vedou tři různé scénáře. Buď se v evoluci mozek zvětší více, než by odpovídalo změně vyplývající ze zvětšení těla, nebo se naopak zmenší méně, než by odpovídalo změně vyplývající ze zmenšení těla či dojde k oddělení a nezávislé evoluci obou znaků. Těmto procesům odpovídají světle zelený, oranžový a světle modrý kvadrant (Obr. 2, s. 16). První dva scénáře mají svá možná odůvodnění, zatímco se při zvětšování velikosti těla díky uvolnění určitých energetických omezení může uplatnit i selekce na vyšší kognitivní schopnosti, při zmenšování těla může hrát roli naopak potřeba si zachovat určitou úroveň kognitivních schopností, a tedy i větší mozek. Tabulka 6 ukazuje porovnání evoluce pro velikost těla a velikost mozku vzhledem k předkovi řádu. Ukazuje tak procentuální zastoupení změn ve velikosti těla a procento změn u velikosti mozku. Samozřejmě se jedná o velmi hrubý ukazatel, tabulka zobrazuje pouze procentuální počet změn, ale neříká nic

o jejich charakteru a dané skupiny druhů, u kterých došlo ke zvětšení/zmenšení těla a mozku, se nemusí 100 % překrývat. Neodlišíme také případy, kdy došlo k nezávislé evoluci a změně jen jednoho ze znaků. U 21 řádů došlo ke zvětšení mozku u většího podílu druhů než ke zvětšení těla a u 16 řádů došlo ke zmenšení mozku u menšího podílu druhů, než došlo ke zmenšení těla.

Tabulka 6. Porovnání zastoupení změn ve velikosti těla a mozku u jednotlivých řádů

Skupina	Řád	vůči společnému předku řádu			
		BoM+	BrM+	BoM-	BrM-
Paleognatha	STRUTHIFORMES (9)	78 %	78 %	22 %	22 %
	DINORNITHIFORMES (8)	25 %	25 %	38 %	50 %
	TINAMIFORMES (9)	–	–	100 %	100 %
Galloanserae	GALLIFORMES (74)	37 %	28 %	53 %	60 %
	ANSERIFORMES (132)	33 %	44 %	32 %	38 %
Otidimorphae	OTIDIFORMES (9)	56 %	56 %	22 %	33 %
	CUCULIFORMES (73)	11 %	22 %	89 %	78 %
	MUSOPHAGIFORMES (11)	18 %	27 %	82 %	73 %
Aequornithes	GAVIIFORMES (3)	67 %	33 %	–	33 %
	SPHENISCIFORMES (12)	58 %	67 %	8 %	8 %
	PROCELLARIIFORMES (39)	44 %	54 %	51 %	44 %
	CICONIIFORMES (16)	56 %	50 %	44 %	44 %
	PELECANIFORMES (60)	45 %	50 %	47 %	43 %
	SULIFORMES (21)	67 %	62 %	14 %	38 %
	EURYPYGIFORMES (2)	50 %	100 %	50 %	–
Mirandornithes	PHAETHONTIFORMES (2)	–	50 %	–	50 %
	PHOENICOPTERIFORMES (3)	33 %	67 %	–	–
Columbimorphae	PODICIPEDIFORMES (13)	39 %	46 %	46 %	54 %
	PTEROCLIDIFORMES (7)	14 %	–	43 %	86 %
	COLUMBIFORMES (124)	2 %	36 %	98 %	42 %
	GRUIFORMES (53)	21 %	40 %	66 %	–
Strisores	CHARADRIIFORMES (215)	0.5 %	41 %	49 %	48 %
	CAPRIMULGIFORMES (20)	15 %	15 %	85 %	65 %
	APODIFORMES (40)	10 %	13 %	85 %	88 %
Afroaves	COLIIFORMES (3)	–	–	100 %	100 %
	TROGONIFORMES (13)	23 %	23 %	46 %	39 %
	BUCEROTIFORMES (31)	71 %	77 %	13 %	13 %
	CORACIIFORMES (39)	44 %	39 %	–	56 %
	PICIFORMES (107)	38 %	59 %	36 %	29 %
	STRIGIFORMES (52)	48 %	64 %	31 %	17 %
	CATHARTIFORMES (5)	60 %	60 %	40 %	40 %
Australaves	ACCIPITRIFORMES (101)	63 %	70 %	37 %	30 %
	CARIAMIFORMES (2)	–	50 %	–	–
	FALCONIFORMES (31)	45 %	45 %	39 %	32 %
	PSITTACIFORMES (195)	20 %	34 %	65 %	54 %
	PASSERIFORMES (875)	12 %	16 %	81 %	80 %

Procentuální počet změn ve velikosti mozku a těla vůči poslednímu společnému předku řádu. První dva sloupce označují zvětšení těla (BoM+) a mozku (BrM+), druhé dva sloupce zmenšení těla (BoM-) a mozku (BrM-). Žlutě označené buňky znamenají, že došlo ke zvětšení mozku u více druhů, než u kterých došlo ke zvětšení těla a modře označené buňky označují případy, kdy došlo ke zmenšení mozku u méně druhů, než ke zmenšení těla.

Na základě analýzy změn ve velikosti těla a mozku se nezdá, že by některý z možných scénářů vedoucích k vyšší encefalizaci v evoluci výrazně převládl, nicméně převažující změnou v rámci fylogeneze bylo nepoměrné zvětšení mozku při zvětšení těla. Mnoho skupin s vyšší encefalizací tak patří v rámci svého řádu k větším zástupcům a prošly často druhotným zvětšením těla. Mezi pěvci se jedná zejména o krkavcovité (Corvidae) a lemčíkovité (Ptilorhynchidae) (Obr. 10). Průměr váhy pro pěvčí druhy z mého datasetu je 59,52 g, průměr pro krkavcovité je 298,94 g, lemčíkovité 151,6 g. V 63 případech ze 70 u krkavcovitých a v 9 případech z 10 u lemčíkovitých došlo ke zvětšení těla vůči společnému předkovi všech pěvců a ve všech případech u obou čeledí došlo k navýšení velikosti těla oproti předkovi zpěvných 67,4 g (Oscines). U obou těchto čeledí byla samozřejmě již evoluce mozku zkoumána komparativními studiemi. Zkoumáno u nich nebylo jen inovativní chování (Lefebvre et al. 1997), ale například i sociální hypotéza. Nicméně, jak již bylo nastíněno výše, pro sociální hypotézu nebylo u ptáků nalezeno podpory (Emery et al. 2007; Fedorova et al. 2017). A důležitějším sociálním aspektem může být pářicí systém (Emery et al. 2007), který však úzce souvisí s vývojovým modelem mláďat a k rozvoji velikosti mozku může přispívat spíše přes tento vztah. Pozice druhu na škále od altriciality po prekocialitu je zcela zásadním faktorem, a altriciální vývoj díky prodloužené době neurogeneze, vede ke zvětšení mozku (Bennett & Harvey 1985a; Starck & Ricklefs 1998; Iwaniuk & Nelson 2003). Jedinou výjimkou je řád vrubozobých (Anseriformes), u kterých je prekociální vývoj kompenzován odlišným načasováním neurogeneze (Charvet & Striedter 2011) a vrubozobí tak vyvinuli nezávislý mechanismus, jak dosáhnout relativně většího mozku. To ostatně potvrzuje i naše analýza (Tab. 5), kde právě u vrubozobých dochází k navyšování encefalizace vedle jiných, tradičně známých encefalizovaných řádů jako jsou sovy (Strigiformes) či papoušci (Psittaciformes). Nicméně, průměr EI pro celý řád z mého datasetu je -0,1 a vrubozobí tak spíše „dohání“ altriciální řády.

U krkavcovitých a například síkorovitých (Paridae) byla také zaznamenána schopnost ukládání potravy, což vyžaduje dobrou orientační schopnost a paměť. Garamszegi & Eens (2004) našli pozitivní korelaci nejen s velikostí hipokampální formace zodpovědné za dlouhodobou paměť (Colombo & Broadbent 2000), ale také s relativní velikostí celého mozku. Tato schopnost může být přirozeně užitečná zvláště pro ptáky žijících v proměnlivých sezónních prostředích. Vztah variability prostředí a relativní velikosti mozku byla ukázána v analýze Sayola a kolektivu (2016), kdy ptáci obývající proměnlivé prostředí mají relativně větší mozky.

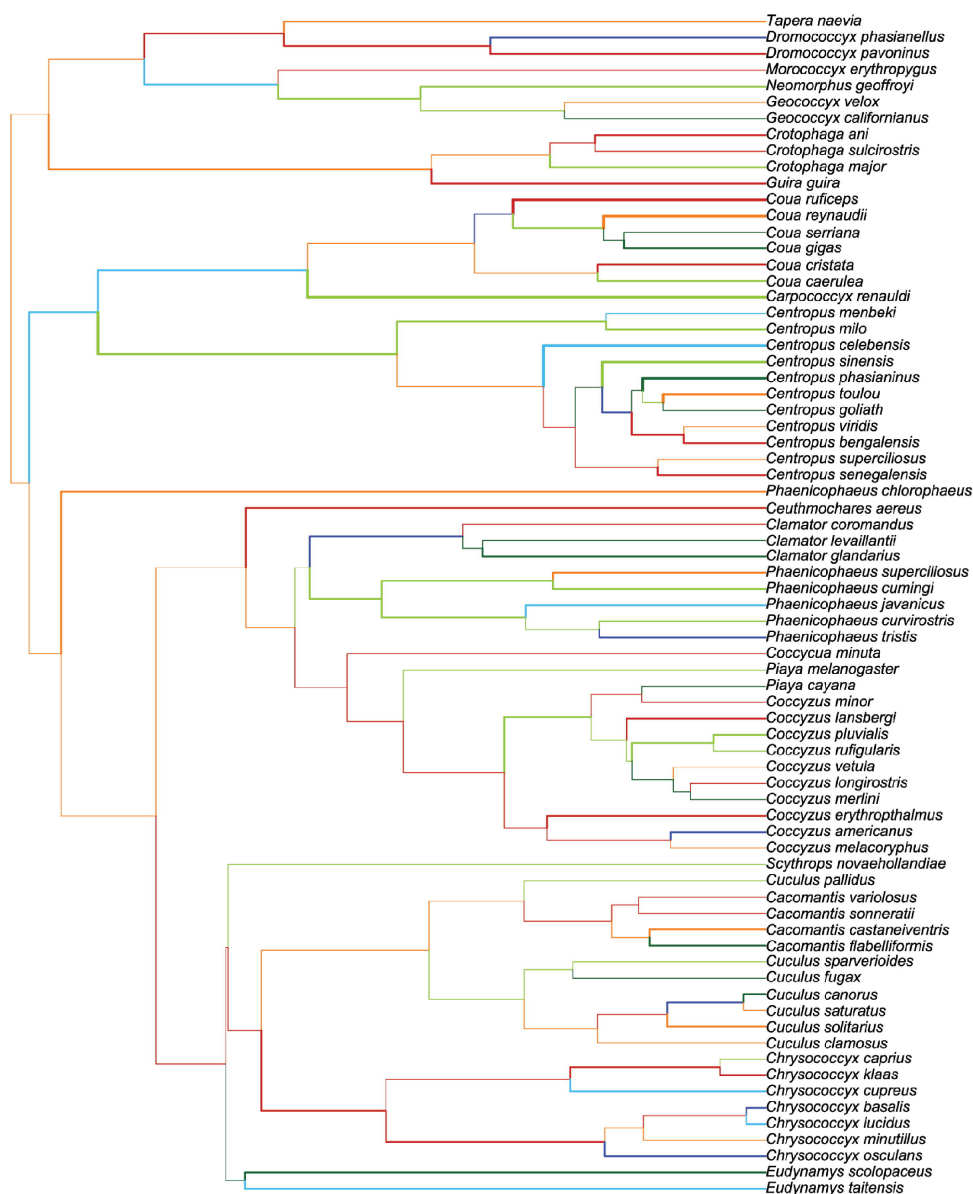
U lemčíků (Ptilorhynchidae) byla zkoumána jejich schopnost stavět loubí, na která lákají samičky (Madden 2001; Daye et al. 2005).

Podobným druhotným zvětšením těla prošly i další čeledě a rody u kterých je možno konstatovat větší encefalizaci, například čeleď albatrosovití (Diomedidae), a rod *Pelecanus* z veslonohých (Pelecaniformes) (Obr. 11) a výjimečně encefalizovaný je překvapivě celý řád brodiví (Ciconiiformes) (Obr. 9). Je nutno zmínit, že dle recentních fylogenezí (Jarvis et al. 2014, Prum et al. 2015) došlo k velkým změnám ve skupině vodních ptáků a ke sloučení řádů Ciconiiformes a Pelecaniformes, proto je možné, že se v budoucnu toto zjištění ještě upraví. Nicméně, i přesto naše analýza nastínila další důležitou oblast zkoumání. Skupinám vodních

ptáků rozhodně nebylo věnováno tolik výzkumného úsilí jako jiným řádům. Byly samozřejmě analyzovány v rámci některých velkých komparativních studií (Iwaniuk & Nelson 2003; Sayol et al. 2016), zde je však hlavní pozornost obvykle upřena na jiné řády.

Další výjimečnou skupinou v rámci svého řádu jsou rody *Centropus*, *Phaenicophaeus* a *Coua* z kukačkovitých (Cuculiformes) (Obr. 11). Nacházíme u nich vysokou encefalizaci a patří v rámci kukaček k největším zástupcům. U kukaček, jak naznačuje má analýza, převládalo zmenšování těla, ale změny se významně neodchylují od předpokladu, a naopak vůbec nesledují odvozenou regresní přímkou pro řád. Zatímco mnoho zbylých rodů v rámci kukaček prošlo redukcí velikosti těla, výše zmíněné rody si zachovávají svou velikost či se druhotně zvětšují (Obr. 30). U kukaček byla samozřejmě velikost mozku diskutována v souvislosti s hnízdním parazitismem. Všechny tři výše zmíněné rody patří mezi kukačky, které mají péči o mláďata, a tedy hnízdní parazitismus nevyužívají. Nalezená vyšší encefalizace u nich tak je v souladu s korelačními studiemi, které nacházejí u hnízdních parazitů menší mozky, než u druhů s rodičovskou péčí (Iwaniuk 2004c; Boerner & Krüger 2008; Corfield et al. 2013). Zmíněná studie Iwaniuka (2004c) po aplikování fylogenetické korekce vykazuje rozporuplné výsledky, ale o čtyři roky později provedená analýza Boernerové & Krügera (2008) s větším datasetem tento závěr potvrzuje. Analýza Corfielda a kolektivu (2013) naznačuje, že daný vztah mezi velikostí mozku platí nejen u kukačkovitých (Cuculiformes), ale například i u medozvěstek (Indicatoridae) z řádu šplhavci (Piciformes). Medozvěstky jsou v ostrém kontrastu v hodnotě encefalizace k ostatním šplhavcům, jak ukazuje i naše analýza (Obr. 11). Na Obrázku 32 je vidět, že v linii k medozvěstkám došlo k nápadnému zmenšení těla. Zjištění negativní korelace mezi hnízdním parazitismem a relativní velikostí mozku není tak banální, jak by se mohlo zdát. Přestože se druhy využívající hnízdní parazitismus zbavují nákladů na rodičovskou péči, hnízdní parazitismus samotný může být kognitivně náročný proces mající podobné nároky na epizodickou paměť, jako například výše zmíněné uchování potravy u krkavcovitých. Proč by tedy měl vést ke zmenšení relativní velikosti mozku? Boernerová a Krügera (2008) kromě korelační analýzy modelovali i pravděpodobný průběh evoluce pro hnízdní parazitismus a mnoho dalších znaků. Tato analýza je tak jednou z mála, která využívá rekonstrukci ancestrálních stavů pro možné určení sledu jednotlivých evolučních událostí. Autoři se snažili rozklíčovat, jestli za redukcí velikosti mozku stál hnízdní parazitismus, nebo je tato redukce výsledkem kompromisu mezi velikostí mozku a investicí do jiného energetického znaku. Z jejich analýzy vyplývá, že redukce velikosti mozku předcházela vyvinutí hnízdního parazitismu. Za redukcí by tak stála jiná vlastnost, kterou však studie neidentifikovala, protože ani zkoumané migrační chování, ani osidlování méně úživných habitatů nepředcházelo redukcí mozku. Je ovšem s podivem, že se autoři více nepokusili postihnout tlak na vývoj mláďat, zkrácení a zrychlení doby inkubace, který je u hnízdních parazitů častý (Payne 1980; O'Connor 1984; Rothstein 1990) a jak bylo zmíněno výše, je délka doby vývoje v evoluci velikosti mozku zásadní. Dalším možným aspektem by mohl být vliv evoluce hnízdního parazitismu na velikost těla.

Cuculiformes

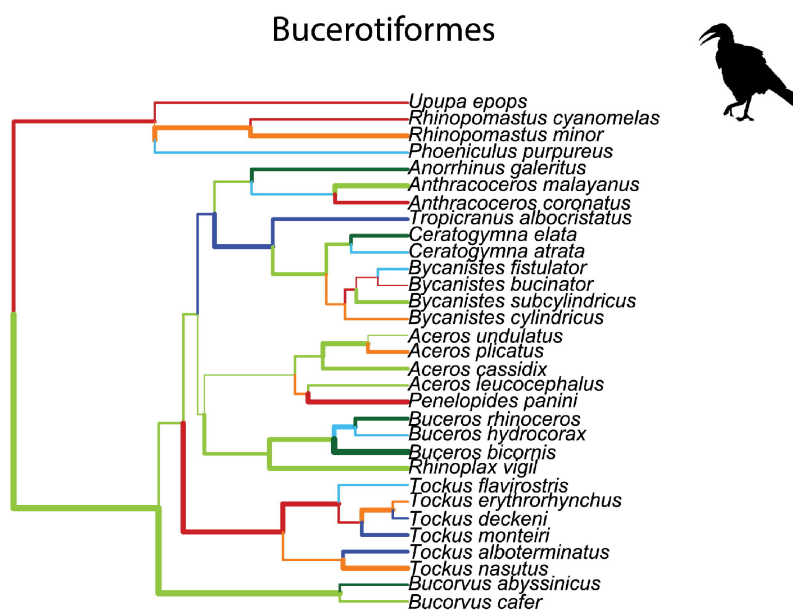


Obrázek 30. Fylogenetický strom pro řád kukačky (Cuculiformes) s vynesenými změnami ve velikosti těla a mozku. Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Překvapivě vysoká encefalizace je i u zoborožců (Bucerotiformes) (Obr. 9). Specifikem zoborožců je různě rozvinutá přílba na svrchu zobáku. Ptačí zobák má bezpočet různých funkcí a mezi nimi je často diskutován význam v termoregulaci (Symons & Tattersall 2010; Tattersall et al. 2009). Termoregulace má přímou souvislost s velikostí těla díky výše zmíněné závislosti velikosti těla a intenzity metabolismu (McNab 1983) a mohla by tak být významným znakem, který může působit na velikost těla a tedy i mozku. Nabízí se samozřejmě srovnání těchto fenoménů s tukany (Rhamphastidae) (Seki et al. 2010). Analýzy srovnávající schopnost termoregulace našli u tukanů účinnější tepelnou výměnu (Hughes 2004; Van de Ven et al. 2016), hlavně díky většímu poměru zobáku k povrchu těla a tenčí ramfotéce (Van de Ven et al. 2016). U tukanů, zdá se, docházelo, podobně jako u zoborožců, ke zvětšení mozku více, než bychom předpokládali (srovnejte Obr. 31 a 32). Hughes (2004) ukazuje, že délka a hloubka maxily u tukanů se rozvíjela více, než by se předpokládalo z velikosti těla. Výsledkem je neobvykle velký zobák, který odpovídá asi 30 až 50 % celkového povrchu těla (Van de Ven et al. 2016). Analýza u dravců (Bright et al. 2016), ve smyslu polyfyletické skupiny Falconiformes, Accipitriformes a Cathartiformes, ukázala úzkou provázanost tvaru a rozměrů zobáku a morfologie celé lebky. Dá se tak navrhnout možný vliv zvětšení zobáku u tukanů a zoborožců na rozvoj lebky. Došlo by tedy i ke zvětšení mozku více, než by odpovídalo alometrickému vztahu, jak naznačuje námi nalezený trend. Nicméně v tomto kontextu nelze pominout energetickou náročnost mozku (Mink et al. 1981), samotné uvolnění omezení velikosti hlavy k vývoji velkého mozku zcela jistě nepostačuje.

Tukanovití (Rhamphastidae) nejsou však ojedinělou čeledí v rámci šplhaviců (Piciformes), u kterých nacházíme vyšší encefalizaci. Nejvyšší hodnoty encefalizace vykazují někteří zástupci čeledi datlovitých (Picidae). Vysvětlujících faktorů se nabízí mnoho, od tlaku na kognitivní schopnosti, migraci až po mechanické výhody velkého mozku související s typickým způsobem sběru potravy (Gibson 2001, Winkler & Winkler 2015). Recentně byla testována sociální hypotéza také u šplhaviců, nicméně Fedorova a kolektiv (2017) u nich nacházejí negativní korelaci mezi stabilními skupinami a relativní velikostí těla.

Obrázek 31. Fylogenetický strom pro řád zoborožci (Bucerotiformes) s vynesenými změnami ve velikosti těla a mozku. Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.



Piciformes



Obrázek 32. Fylogenetický strom pro řád šplhavci (Piciformes) s vnesenými změnami ve velikosti těla a mozku. Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Výše zmíněné příklady naznačují, že selekce na velikost těla byla důležitým faktorem pro evoluci encefalizace, ale zároveň se zdá zřejmé, že pouhé zvětšení těla není odpovědné za zvýšení encefalizace. Vyšší encefalizaci nenacházíme u paleognátních ptáků a tučňáků, tedy skupin, které se vymanily z omezení velikosti těla tím, že ztratily schopnost letu.

Jak již bylo nastíněno v kapitole 4.2. *Vazba mezi evolucí velikosti těla a mozku*, u Dinornithiformes a Aepyornithiformes, ale například i u kiwiů (Apterygidae), byla v souvislosti s encefalizací diskutován fenomén ostrovního gigantismu, respektive odlišné působení selekce na ostrovech. Osídlení ostrovů nemusí vést jen ke změně těla, jak bylo diskutováno výše, ale specifické podmínky, jako je například nižší úroveň konkurence či predace, ovlivňuje i velikost mozku a může vést ke snížení encefalizace (Aswell & Scofield 2008), což však neplatí právě pro třetí skupinu, konkrétně kiwiho hnědého (*Apteryx mantelli*) (Aswell & Scofield 2008).

Nabízí se samozřejmě otázka, jestli k nižší encefalizaci nemohla přispět samotná ztráta schopnosti letu. Již Jerison (1973) navrhl hypotézu, že ovládnutí vzdušné niky bylo klíčové k dalšímu vývoji ptačího mozku, jednak rozvojem motorické oblasti a jednak tlakem na kognitivní schopnosti spojené s pohybem v 3D prostoru. Nelétavé druhy by tak měly mít relativně menší mozky, než druhy, které létají, což ale studie Iwaniuka a kolektivu (2004b) nepodpořila. Navíc je možné i zcela opačné ovlivnění velikosti mozku letem, a to skrze jeho energetické nároky. V souladu s hypotézou nákladné tkáně (viz kapitola 1.2.1. *Znaky související s energetickými limity*) a tedy předpokládaným kompromisem mezi dvěma energeticky náročnými orgány, se v analýze této hypotézy jako jediná proměnná vykazující signifikantní korelaci vyšlo právě pectorální svalstvo (Isler & van Schaik 2006b).

Mezi řády ptáků mají při porovnávání encefalizace zcela výsadní postavení dva řády, které jako celek vykazují vyšší encefalizaci. Jedná se samozřejmě o papoušky (Psittaciformes), kdy pro druhy z mého datasetu platí, že mají v průměru 1,86krát větší mozek, než by odpovídalo jejich tělesné váze. Druhý řád sovy (Strigiformes) má průměr encefalizace jen o málo menší, v průměru mají mozek 1,7krát větší. Zatímco u papoušků nacházíme velmi silný trend popsany výše, tedy tendenci ke zvětšování/zmenšování mozku více, než by odpovídalo změně ve velikosti těla, u sov se zdá, že mechanismus zvětšení encefalizace bude asi jiný, protože při zvětšování těla se mozek zvětšuje méně, než bychom předpokládali. U papoušků i nejmenší druhy dosahují značné encefalizace. Nejmenší druh z mého datasetu je papoušínek okrovolící (*Micrositta pusio*) s mozkiem 1,6krát větším, než by odpovídalo jeho váze. Již předek všech papoušků byl vysoce encefalizovaný, konkrétně v mé analýze měl 1,59krát větší mozek, než by odpovídalo jeho váze. U sov pak analogicky měl předek větší mozek 1,36krát. Sdílená vysoká encefalizace na úrovni celého řádu naznačuje, že by za evolucí encefalizace mohla stát nějaká společná vlastnost, kterou jednotlivé druhy sdílejí. U sov by touto vlastností mohla být specializace na noční aktivitu, tedy potřeba účinně zpracovávat sensorické informace. Tomu odpovídá mohutný rozvoj a specifická stavba hyperpallia, které je zodpovědné za stereoskopické noční vidění sov (Pettigrew 1979; Iwaniuk & Hurd 2005).

U papoušků se podobná společná vlastnost na první pohled nenabízí. Jejich koncový mozek se vyznačuje mohutným rozvojem asociačních struktur, nidopallia (Iwaniuk & Hurd 2005) a subpallia (Olkowicz et al. 2016), především jeho vokálních center (Chakraborty 2015). Recentně byla demonstrována u papoušků rovněž zvýšená konektivita koncového mozku

a mozečku (Gutiérrez-Ibáñez et al. 2018). Můžeme hypotetizovat, že úspěch řádu by mohl souviset s prostředím, které druhy obývají. Papoušci mají pantropické rozšíření, i když část diverzity zasahuje také do temperátních oblastí jižní polokoule (Forshaw 2010). Vzhledem k přijímané představě o latitudinálních trendech produktivity a stability prostředí (nicméně srovnejte Šimová & Storch 2017) by se tak jednalo o produktivní a stabilní prostředí. Analýza Sayola a kolektivu (2016) však naznačila negativní vazbu mezi prediktabilitou prostředí a relativní velikostí mozku. To je v souladu s tzv. „cognitive buffer“ hypotézou (Sol 2009), která naznačuje, že variabilní prostředí vyžaduje a zároveň stimuluje navyšování relativní velikosti mozku kvůli kognitivním nárokům, které klade. Přestože Sayol a kolektiv jako jedni z mála modelovali i průběh evoluce pro dané znaky, kauzální vztah není jasný. Oba scénáře, tedy že relativně velké mozky umožňují ptákům obsazovat více variabilní prostředí či, že organismy ve variabilních prostředích vlivem nutnosti vyrovnat se s proměnlivými podmínkami vyvinou větší mozky, se vzájemně nevylučují a mohou teoreticky působit součinně. Recentní studie Fristoa a kolektivu (2017) však podpořila spíše první možnost, tedy že relativně větší mozky spíše předcházejí kolonizaci. Můžeme se tedy ptát, proč papoušci přirozeně nepronikají dále do více variabilních prostředí, protože svým rozšířením odpovídají spíše prediktabilním oblastem. Na druhou stranu je možné, že produktivní prostředí s dostatkem zdrojů energeticky nelimituje velké mozky a dané druhy si to prostě „mohou dovolit“. A je pravdou, že uměle vysazené populace, zejména jedinců uniklých z chovů, následně úspěšně vzdorují novým prostředím (Mori et al. 2013, 2017).

V tomto kontextu se tak ukazuje ještě další problém komparativních studií. U některých faktorů totiž může záležet nejen na historickém vývoji dané skupiny, tedy fylogenezi, ale i na historickém vývoji planety. Rozložení kontinentů a tedy i podmínek na nich panujících, samozřejmě prošlo i za posledních 60 milionů let určitými proměnami a současný stav neodráží podmínky panující při vzniku řádu. Bohužel provedení analýz kombinujících i tento přístup opět komplikuje neúplný fosilní záznam.

Vysoká hodnota encefalizace u sov (Strigiformes) a papoušků (Psittaciformes) a dalších blízkých řádů ze skupin Afroaves a Australaves, například u dravců (Accipitriformes), sokolů (Falconiformes) zoborožců, šplhavců (Piciformes) a pěvců (Passeriformes) by mohla naznačovat, že již předek celé této velké skupiny byl vysoce encefalizovaný a u některých řádů došlo ke zmenšení encefalizace. To však naše analýza spíše nepodporuje, předek celé této skupiny měl mozek odpovídající velikosti svého těla. Na druhou stranu to opět může být určitou limitací metody, protože údaje o velikosti těla a mozku pro fosilní druhy, které by mohly kalibrovat tyto odhady, nemáme. Musíme se tak spoléhat na do jisté míry zjednodušující metodu, která vlastně minimalizuje rozdíly napříč stromem, vztažené k délce větví, a nízká hodnota tohoto předka tak může být také dána nízkou encefalizací u sousední velké skupiny relativně málo encefalizovaných dlouhokřídlých (Charadriiformes).

5. ZÁVĚR

V rámci mé analýzy jsem nepotvrdila obecný předpoklad trendu v evoluci velikosti mozku, potažmo encefalizace v linii ptáků. U velikosti těla, mozku ani encefalizace nebyla nalezena tendence ke zvětšování či zmenšování. Bohužel interpretaci do velké míry komplikuje nedostatečný fosilní záznam. Nicméně i z mozaikovitého rozšíření vysoké encefalizace napříč fylogenezí, se zdá, že evoluce encefalizace probíhala jiným mechanismem než v linii savců. U savců byl nalezen trend u všech tří znaků (Pavelková in prep.) a Smaers a kolektiv (2012) naznačuje, že by velkým dílem k vyšší encefalizaci u savců mohl přispívat právě trend ke zvětšování těla. Evidentně se tak evoluce těchto klíčových znaků u obou endotermních linií liší. Nicméně, důležitost selekce na velikost těla se ukázala i u mé analýzy. Přestože jsem neidentifikovala žádný specifický trend, který by mohl vést k systematickému zvětšování encefalizace, obecně mírně převažovalo nepoměrné zvětšování velikosti mozku při zvětšování těla. Upřednostnění druhotného zvětšení těla by tak mohlo být klíčovým faktorem pro rozvoj encefalizace a mnohdy právě největší zástupci mnoha řádů patří mezi nejencefalizovanější. Domnívám se, že přítomnost vysoké encefalizace u různých skupin napříč celou fylogenezí ptáků je výsledkem dvou protichůdných vlivů. Na jedné straně ptáci podléhají nutnému kompromisu mezi velikostí těla a zachování si schopností letu, na druhé straně je na ně obecně kladen vysoký tlak na rozvoj kognice. Díky umožnění zvětšení těla se mohla zároveň uplatnit selekce na rozvoj kognitivních schopností, například díky překonání určitých energetických omezení. Kromě tradičně studovaných a velmi encefalizovaných řádů jakou jsou sovy (Strigiformes), papoušci (Psittaciformes), šplhavci (Piciformes) či zoborožci (Bucerotiformes) je vysoká encefalizace nalezena také u lemčíkovitých (Ptilorhynchidae), krkavcovitých (Corvidae) a mezi rody neparazitických kukaček (rody *Centropus*, *Phaenicophaeus* a *Coua*). Překvapením je řád brodiví (Ciconiiformes) a další rody a čeledě ze skupiny vodních ptáků (Aequornithes), například čeleď Diomedidae z trubkonosých (Procellariiformes) a rod *Pelecanus* z veslonohých (Pelecaniformes). Řádům a čeledím ze skupiny vodních ptáků (Aequornithes) nebyla dosud věnována pozornost a do budoucna se tak naskýtá vzrušující nová oblast studia. Následně bude také jistě velmi zajímavé prozkoumat, jak evoluce encefalizace koresponduje s neuronálními hustotami. Jedním z přínosů této práce je také shromáždění doposud největšího datasetu pro velikosti mozku a těla u ptáků a tudíž velký potenciál pro budoucí navazující studie.

6. LITERATURA

Aiello, L. C., & Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current anthropology*, 36(2), 199-221..

Allison, P. A., & Bottjer, D. J. (2011). Taphonomy: bias and process through time. In *Taphonomy* (pp. 1-17). Springer, Dordrecht

Alroy, J. (1998). Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science*, 280(5364), 731-734.

Alroy, J. (2000). Understanding the dynamics of trends within evolving lineages. *Paleobiology*, 26(3), 319-329.

Armstrong, E. (1983). Relative brain size and metabolism in mammals. *Science*, 220(4603), 1302-1304.

Ashwell, K. W. S., & Scofield, R. P. (2008). Big birds and their brains: paleoneurology of the New Zealand moa. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(2), 151-166.

Balanoff, A. M., Bever, G. S., Rowe, T. B., & Norell, M. A. (2013). Evolutionary origins of the avian brain. *Nature*, 501(7465), 93.

Bennett, P. M., & Harvey, P. H. (1985a). Brain size, development and metabolism in birds and mammals. *Journal of Zoology*, 207(4), 491-509.

Bennett, P. M., & Harvey, P. H. (1985b). Relative brain size and ecology in birds. *Journal of Zoology*, 207(2), 151-169.

Benson, R. B., Campione, N. E., Carrano, M. T., Mannion, P. D., Sullivan, C., Upchurch, P., & Evans, D. C. (2014). Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage. *PLoS Biology*, 12(5), e1001853.

Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (1994). The distribution of body sizes of the world's bird species. *Oikos*, 127-130.

Barton, R. A., & Harvey, P. H. (2000). Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405(6790), 1055.

Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R., & Sams, S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, 37(2), 257-272.

Boddy, A. M., McGowen, M. R., Sherwood, C. C., Grossman, L. I., Goodman, M., & Wildman, D. E. (2012). Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of evolutionary biology*, 25(5), 981-994.

Boerner, M., & Krüger, O. (2008). Why do parasitic cuckoos have small brains? Insights from evolutionary sequence analyses. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(12), 3157-3169.

Briscoe, S. D., Albertin, C. B., Rowell, J. J., & Ragsdale, C. W. (2018). Neocortical association cell types in the forebrain of birds and alligators. *Current Biology*, 28(5), 686-696.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.

Brassey, C. A. (2016). Body-mass estimation in paleontology: a review of volumetric techniques. *The Paleontological Society Papers*, 22, 133-156.

- Bright, J. A., Marugán-Lobón, J., Cobb, S. N., & Rayfield, E. J. (2016). The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201602683.
- Brown, J. H., & Sibly, R. M. (2006). Life-history evolution under a production constraint. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(47), 17595-17599.
- Butler, A. B., & Hodos, W. (2005). *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. John Wiley & Sons.
- Butler, R. J., & Goswami, A. (2008). Body size evolution in Mesozoic birds: little evidence for Cope's rule. *Journal of evolutionary biology*, 21(6), 1673-1682.
- Beauchamp, G., & Fernández-Juricic, E. (2004). Is there a relationship between forebrain size and group size in birds?. *Evolutionary Ecology Research*, 6(6), 833-842.
- Chapman, P. M., Tobias, J. A., Edwards, D. P., & Davies, R. G. (2018). Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. *Journal of Applied Ecology*, 55(4), 1604-1614.
- Chakraborty, M., Walløe, S., Nedergaard, S., Fridel, E. E., Dabelsteen, T., Pakkenberg, B., ... & Jarvis, E. D. (2015). Core and shell song systems unique to the parrot brain. *PLoS One*, 10(6), e0118496.
- Charvet, C. J., & Striedter, G. F. (2011). Developmental modes and developmental mechanisms can channel brain evolution. *Frontiers in neuroanatomy*, 5, 4.
- Chatterjee, S., Templin, R. J., & Campbell, K. E. (2007). The aerodynamics of *Argentavis*, the world's largest flying bird from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(30), 12398-12403.
- Clauset, A., & Erwin, D. H. (2008). The evolution and distribution of species body size. *Science*, 321(5887), 399-401.
- Cobos, I., Shimamura, K., Rubenstein, J. L., Martínez, S., & Puelles, L. (2001). Fate map of the avian anterior forebrain at the four-somite stage, based on the analysis of quail-chick chimeras. *Developmental biology*, 239(1), 46-67.
- Colombo, M., & Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus?. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 24(4), 465-484.
- Cope, E. D. (1887). *The origin of the fittest: essays on evolution*. D. Appleton.
- Corfield, J. R., Birkhead, T. R., Spottiswoode, C. N., Iwaniuk, A. N., Boogert, N. J., Gutiérrez-Ibáñez, C., ... & Lefebvre, L. (2013). Brain size and morphology of the brood-parasitic and cerophagous honeyguides (Aves: Piciformes). *Brain, behavior and evolution*, 81(3), 170-186.
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290(5808), 699.
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., & Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature ecology & evolution*, 1(5), 0112.
- de Vries, J., & van Eerden, M. R. (1995). Thermal conductance in aquatic birds in relation to the degree of water contact, body mass, and body fat: energetic implications of living in a strong cooling environment. *Physiological Zoology*, 68(6), 1143-1163.
- De Winter, W., & Oxnard, C. E. (2001). Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature*, 409(6821), 710.

- Day, L. B., Westcott, D. A., & Olster, D. H. (2005). Evolution of bower complexity and cerebellum size in bowerbirds. *Brain, Behavior and Evolution*, 66(1), 62-72.
- Deaner, R. O., Isler, K., Burkart, J., & Van Schaik, C. (2007). Overall brain size, and not encephalization quotient, best predicts cognitive ability across non-human primates. *Brain, behavior and evolution*, 70(2), 115-124.
- Devoogd, Timothy J., John Richard Krebs, Susan D. Healy, and Andy Purvis. „Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst oscine birds.“ *Proc. R. Soc. Lond. B* 254, no. 1340 (1993): 75-82.
- Dicke, U., & Roth, G. (2016). Neuronal factors determining high intelligence. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 371(1685), 20150180.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular biology and evolution*, 29(8), 1969-1973.
- Dugas-Ford, J., Rowell, J. J., & Ragsdale, C. W. (2012). Cell-type homologies and the origins of the neocortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201204773.
- Dunbar, R. I., & Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *science*, 317(5843), 1344-1347.
- Edinger, L., & Rand, H. W. (1908). The relations of comparative anatomy to comparative psychology. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 18(5), 437-457.
- Ellington, C. P. (1991). Limitations on animal flight performance. *Journal of Experimental Biology*, 160(1), 71-91.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Ericson, P. G., Zuccon, D., Ohlson, J. I., Johansson, U. S., Alvarenga, H., & Prum, R. O. (2006). Higher-level phylogeny and morphological evolution of tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannida). *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(2), 471-483.
- Fang, Y. T., Tuanmu, M. N., & Hung, C. M. (2018). Asynchronous evolution of interdependent nest characters across the avian phylogeny. *Nature communications*, 9(1), 1863.
- Fedorova, N., Evans, C. L., & Byrne, R. W. (2017). Living in stable social groups is associated with reduced brain size in woodpeckers (Picidae). *Biology letters*, 13(3), 20170008.
- Felsenstein, J., & Felsenstein, J. (2004). *Inferring phylogenies* (Vol. 2). Sunderland, MA: Sinauer associates.
- Finarelli, J. A., & Flynn, J. J. (2006). Ancestral state reconstruction of body size in the Caniformia (Carnivora, Mammalia): the effects of incorporating data from the fossil record. *Systematic Biology*, 55(2), 301-313.
- Finlay, B. L., & Darlington, R. B. (1995). Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, 268(5217), 1578-1584.
- Franklin, D. C., Garnett, S. T., Luck, G. W., Gutierrez-Ibanez, C., & Iwaniuk, A. N. (2014). Relative brain size in Australian birds. *Emu-Austral Ornithology*, 114(2), 160-170.
- Fristoe, T. S., Iwaniuk, A. N., & Botero, C. A. (2017). Big brains stabilize populations and facilitate colonization of variable habitats in birds. *Nature ecology & evolution*, 1(11), 1706.

- Forshaw, J. M. (2010). *Parrots of the world. Princeton field guides*. Princeton University Press, USA.
- Galván, I., & Møller, A. P. (2011). Brain size and the expression of pheomelanin-based colour in birds. *Journal of evolutionary biology*, 24(5), 999-1006.
- Garamszegi, L. Z., & Eens, M. (2004). The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters*, 7(12), 1216-1224.
- Gibson, L. J. (2006). Woodpecker pecking: how woodpeckers avoid brain injury. *Journal of Zoology*, 270(3), 462-465.
- Gould, S. J. (1975). Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contributions to primatology*, 5, 244-292.
- Gould, S. J. (1997). Cope's rule as psychological artefact. *Nature*, 385, 199-200.
- Gutiérrez-Ibáñez, C., Iwaniuk, A. N., & Wylie, D. R. (2018). Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit. *Scientific reports*, 8(1), 9960.
- Güntürkün, O., & Bugnyar, T. (2016). Cognition without cortex. *Trends in cognitive sciences*, 20(4), 291-303.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J., ... & Huddleston, C. J. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320(5884), 1763-1768.
- Harvey, P. H., Clutton-Brock, T. H., & Mace, G. M. (1980). Brain size and ecology in small mammals and primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77(7), 4387-4389.
- Hawkins, A. D., Kowalewski, M., & Xiao, S. (2018). Breaking down the lithification bias: the effect of preferential sampling of larger specimens on the estimate of species richness, evenness, and average specimen size. *Paleobiology*, 44(2), 326-345.
- Healy, S. D., & Rowe, C. (2007). A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1609), 453-464.
- Henry, P. Y., & Aznar, J. C. (2006). Tool-use in Charadrii: active bait-fishing by a Herring Gull. *Waterbirds*, 29(2), 233-234.
- Herculano-Houzel, S., Manger, P. R., & Kaas, J. H. (2014). Brain scaling in mammalian evolution as a consequence of concerted and mosaic changes in numbers of neurons and average neuronal cell size. *Frontiers in neuroanatomy*, 8, 77.
- Herreid, C. F., & Kessel, B. (1967). *Thermal conductance in birds and mammals* (Doctoral dissertation).
- Hone, D. W. E., Dyke, G. J., Haden, M., & Benton, M. J. (2008). Body size evolution in Mesozoic birds. *Journal of evolutionary biology*, 21(2), 618-624.
- Hughes, A. L. (2014). Evolution of bill size in relation to body size in toucans and hornbills (Aves: Piciformes and Bucerotiformes). *Zoologia (Curitiba)*, 31(3), 256-263.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In *Growing points in ethology* (pp. 303-317). Cambridge University Press.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 3), S88-S90.

- Isler, K., & Van Schaik, C. P. (2006a). Metabolic costs of brain size evolution. *Biology Letters*, 2(4), 557-560.
- Isler, K., & van Schaik, C. (2006b). Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), 228-243.
- Isler, K., Kirk, E. C., Miller, J. M., Albrecht, G. A., Gelvin, B. R., & Martin, R. D. (2008). Endocranial volumes of primate species: scaling analyses using a comprehensive and reliable data set. *Journal of Human Evolution*, 55(6), 967-978.
- Isler, K., & Van Schaik, C. P. (2009). Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? *Biology Letters*, 5(1), 125-129.
- Iwaniuk, A. N., & Nelson, J. E. (2003). Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), 1913-1928.
- Iwaniuk, A. N., Dean, K. M., & Nelson, J. E. (2004a). A mosaic pattern characterizes the evolution of the avian brain. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 4), S148-S151.
- Iwaniuk, A. N., Nelson, J. E., James, H. F., & Olson, S. L. (2004b). A comparative test of the correlated evolution of flightlessness and relative brain size in birds. *Journal of Zoology*, 263(3), 317-327.
- Iwaniuk, A. N. (2004c). Brood parasitism and brain size in cuckoos: a cautionary tale on the use of modern comparative methods. *International Journal of Comparative Psychology*, 17(1).
- Iwaniuk, A. N., & Hurd, P. L. (2005). The evolution of cerebrotypes in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 65(4), 215-230.
- Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., ... & Striedter, G. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151.
- Jarvis, E. D., Yu, J., Rivas, M. V., Horita, H., Feenders, G., Whitney, O., ... & Siang-Bakshi, C. (2013). Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: mirror images and functional columns. *Journal of Comparative Neurology*, 521(16), 3614-3665.
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., ... & Suh, A. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320-1331.
- Jerison, H. J. (1973). Evolution of the Brain and Intelligence. *Evolution*, 30(1), 483-492.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444.
- Karten, H. J. (1969). The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167(1), 164-179.
- Kingsolver, J. G., & Pfennig, D. W. (2004). Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, 58(7), 1608-1612.
- Kozłowski, J., & Gawelczyk, A. T. (2002). Why are species' body size distributions usually skewed to the right?. *Functional Ecology*, 16(4), 419-432.
- Krebs, J. R. (1990). Food-storing birds: adaptive specialization in brain and behaviour?. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 329(1253), 153-160.

- Kverková, K., Bělíková, T., Olkowicz, S., Pavelková, Z., O'Riain, M. J., Šumbera, R., ... & Němec, P. (2018). Sociality does not drive the evolution of large brains in eusocial African mole-rats. *Scientific reports*, 8(1), 9203.
- Lee, M. S., Cau, A., Naish, D., & Dyke, G. J. (2014). Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*, 345(6196), 562-566.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A. (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549-560.
- Mace, G. M., Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. (1980). Is brain size an ecological variable?. *Trends in Neurosciences*, 3(8), 193-196.
- MacLean, E. L., Hare, B., Nunn, C. L., Addessi, E., Amici, F., Anderson, R. C., ... & Boogert, N. J. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(20), E2140-E2148.
- Madden, J. (2001). Sex, bowers and brains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1469), 833-838.
- Maddison, W. P., & Maddison D. R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>
- Marino, L. (1998). A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 51(4), 230-238.
- Martin, R. D., Genoud, M., & Hemelrijk, C. K. (2005). Problems of allometric scaling analysis: examples from mammalian reproductive biology. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1731-1747.
- Martin, R. D. (1981). Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293(5827), 57-60.
- Martin, A. P., & Palumbi, S. R. (1993). Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(9), 4087-4091.
- Martin, R. A. (2017a). Body size in (mostly) mammals: mass, speciation rates and the translation of gamma to alpha diversity on evolutionary timescales. *Historical Biology*, 29(5), 576-593.
- Martin, R. A. (2017b). Body mass and correlated ecological variables in the North American muskrat lineage: evolutionary rates and the tradeoff of large size and speciation potential. *Historical Biology*, 1-13.
- Martin, R. A. (2018). Scaling of species diversity and body mass in mammals: Cope's rule and the evolutionary cost of large size. *Historical Biology*, 1-14.
- Maurer, B. A. (1998). The evolution of body size in birds. I. Evidence for non-random diversification. *Evolutionary Ecology*, 12, 925-934.
- McNab, B. K. (1970). Body weight and the energetics of temperature regulation. *Journal of Experimental Biology*, 53(2), 329-348.
- McNab, B. K. (1983). Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology*, 199(1), 1-29.
- Milner, A. C., & Walsh, S. A. (2009). Avian brain evolution: new data from Palaeogene birds (Lower Eocene) from England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(1), 198-219.

- Mink, J. W., Blumenschine, R. J., & Adams, D. B. (1981). Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 241(3), R203-R212.
- Mlíkovský, J., (1989a). Brain size in birds: 1. Tinamiformes through Ciconiiformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, 33–47.
- Mlíkovský, J., (1989b). Brain size in birds: 2. Falconiformes through Gaviiformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, 200–213.
- Mlíkovský, J., (1989c). Brain size in birds: 3. Columbiformes through Piciformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, 252–264.
- Mlíkovský, J. (1990). Brain size in birds: 4. Passeriformes. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov*, 54, 27-37.
- Mlíkovský, J., (2003). Brain size and foramen magnum area in crows and allies (Aves: Corvidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 67, 203–211.
- Moen, D. S. (2006). Cope's rule in cryptodiran turtles: do the body sizes of extant species reflect a trend of phyletic size increase?. *Journal of evolutionary biology*, 19(4), 1210-1221.
- Montgomery, S. H., Capellini, I., Barton, R. A., & Mundy, N. I. (2010). Reconstructing the ups and downs of primate brain evolution: implications for adaptive hypotheses and *Homo floresiensis*. *BMC biology*, 8(1), 9.
- Montgomery, S. H., Mundy, N. I., & Barton, R. A. (2016). Brain evolution and development: adaptation, allometry and constraint. *Proc. R. Soc. B*, 283(1838), 20160433.
- Mori, E., Di Febbraro, M., Foresta, M., Melis, P., Romanazzi, E., Notari, A., & Boggiano, F. (2013). Assessment of the current distribution of free-living parrots and parakeets (Aves: Psittaciformes) in Italy: a synthesis of published data and new records. *Italian Journal of Zoology*, 80(2), 158-167.
- Mori, E., Grandi, G., Menchetti, M., Tella, J. L., Jackson, H. A., Reino, L., ... & Ancillotto, L. (2017). Worldwide distribution of non-native Amazon parrots and temporal trends of their global trade. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(1), 49-62.
- Nealen, P. M., & Ricklefs, R. E. (2001). Early diversification of the avian brain: body relationship. *Journal of Zoology*, 253(3), 391-404.
- O'Connor, R. J. (1984). *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons Inc.
- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201517131.
- Pagel, M. D., & Harvey, P. H. (1988). The taxon-level problem in the evolution of mammalian brain size: facts and artifacts. *The American Naturalist*, 132(3), 344-359.
- Pagel, M. D., & Harvey, P. H. (1989). Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science*, 244(4912), 1589-1593.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877.
- Pagel, M., Meade, A. (2006) Bayes Traits Manual. Dostupné na internetové stránce: <http://www.evolution.rdg.ac.uk/Files/BayesTraits-V1-Manual.pdf>.

- Paleobiology Database. (2017), from <http://fossilworks.org>
- Payne, R. B. (1980). Behavior and songs of hybrid parasitic finches. *The Auk*, 118-134.
- Pavelková et al. „Brain size evolution in mammals.“ in prep.
- Pennycuik, C. J. (1996). Stress and strain in the flight muscles as constraints on the evolution of flying animals. *Journal of biomechanics*, 29(5), 577-581.
- Phillips, M. J., Gibb, G. C., Crimp, E. A., & Penny, D. (2009). Tinamous and moa flock together: mitochondrial genome sequence analysis reveals independent losses of flight among ratites. *Systematic biology*, 59(1), 90-107.
- Pérez-Tris, J., Díaz, J. A., & Tellería, J. L. (2004). Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape?. *Animal Behaviour*, 67(3), 511-521.
- Pettigrew, J. D. (1979). Binocular visual processing in the owl's telencephalon. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 204(1157), 435-454.
- Post, R. J., Post, C. P. K., & Walsh, J. F. (2009). Little Egret (*Egretta garzetta*) and Grey Heron (*Ardea cinerea*) using bait for fishing in Kenya. *Waterbirds*, 32(3), 450-452.
- Pravosudov, V. V., Sanford, K., & Hahn, T. P. (2007). On the evolution of brain size in relation to migratory behaviour in birds. *Animal behaviour*, 73(3), 535-539.
- Prior, H., Schwarz, A., & Güntürkün, O. (2008). Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS biology*, 6(8), e202.
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (*Aves*) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.
- Puelles, L. (2017). Comments on the updated tetrapartite pallium model in the mouse and chick, featuring a homologous claustrinsular complex. *Brain, behavior and evolution*, 90(2), 171-189.
- Raia, P., & Fortelius, M. (2013). Cope's Law of the Unspecialized, Cope's Rule, and weak directionality in evolution. *Evolutionary Ecology Research*, 15(7), 747-756.
- Reader, S. M., & Lefebvre, L. (2001). Social learning and sociality. *Behavioral and brain sciences*, 24(2), 353-355.
- Reiner, A., Medina, L., & Veenman, C. L. (1998). Structural and functional evolution of the basal ganglia in vertebrates. *Brain Research Reviews*, 28(3), 235-285.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., ... & Wild, M. (2004a). Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 473(3), 377-414.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., ... & Wild, M. (2004b). The avian brain nomenclature forum: terminology for a new century in comparative neuroanatomy. *The Journal of comparative neurology*, 473, E1.
- Revell, L. J. (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 319-329.
- Robinson, S. K. (1994). Use of bait and lures by green-backed herons in Amazonian Peru. *The Wilson Bulletin*, 106(3), 567-569.
- Rohlf, F. J. (2006). A comment on phylogenetic correction. *Evolution*, 60(7), 1509-1515.

- Rothstein, S. I. (1990). A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual review of ecology and systematics*, 21(1), 481-508.
- Rubolini, D., Liker, A., Garamszegi, L. Z., Møller, A. P., & Saino, N. (2015). Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: a primer. *Current Zoology*, 61(6), 959-965.
- Safi, K., Seid, M. A., & Dechmann, D. K. (2005). Bigger is not always better: when brains get smaller. *Biology Letters*, 1(3), 283-286.
- Sayol, F., Maspons, J., Lapiedra, O., Iwaniuk, A. N., Székely, T., & Sol, D. (2016). Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature communications*, 7, 13971.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. Ø., & Ludwig, D. (1997). Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51(6), 1699-1711.
- Seki, Y., Bodde, S. G., & Meyers, M. A. (2010). Toucan and hornbill beaks: a comparative study. *Acta Biomaterialia*, 6(2), 331-343.
- Shultz, S., & Dunbar, R. I. (2010). Social bonds in birds are associated with brain size and contingent on the correlated evolution of life-history and increased parental investment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), 111-123.
- Shoshani, J., Kupsky, W. J., & Marchant, G. H. (2006). Elephant brain: Part I: Gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain research bulletin*, 70(2), 124-157.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. (1990). *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. Yale University Press.
- Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. L., Fordyce, R. E., Arnason, U., & Penny, D. (2006). Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular biology and evolution*, 23(6), 1144-1155.
- Slack, K. E., Delsuc, F., Melenachan, P. A., Arnason, U., & Penny, D. (2007). Resolving the root of the avian mitogenomic tree by breaking up long branches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(1), 1-13.
- Smaers, J. B., Dechmann, D. K., Goswami, A., Soligo, C., & Safi, K. (2012). Comparative analyses of evolutionary rates reveal different pathways to encephalization in bats, carnivorans, and primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201212181.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005a). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460-5465.
- Sol, D., Lefebvre, L., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (2005b). Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palearctic birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1571), 1433-1441.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., & Lefebvre, L. (2007). Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1611), 763-769.

- Sol, D., & Price, T. D. (2008). Brain size and the diversification of body size in birds. *The American Naturalist*, 172(2), 170-177.
- Sol, D. (2009). The cognitive-buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Cognitive ecology II*, 111-134.
- Sol, D., Garcia, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., & Székely, T. (2010). Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS One*, 5(3), e9617.
- Striedter, G. F. (2005). *Principles of Brain Evolution* (Sinauer, Sunderland, MA).
- Stanley, Steven M. (1973). An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27, 11-26.
- Starck, J. M., & Ricklefs, R. E. (Eds.). (1998). *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum* (No. 8). Oxford University Press on Demand.
- Suh, A. (2016). The phylogenomic forest of bird trees contains a hard polytomy at the root of Neoaves. *Zoologica Scripta*, 45, 50-62.
- Stephan, H. (1960). Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns. *Zwiss Zool*, 164, 143-172.
- Symonds, M. R., & Tattersall, G. J. (2010). Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen's rule. *The American Naturalist*, 176(2), 188-197.
- Šímová, I., & Storch, D. (2017). The enigma of terrestrial primary productivity: measurements, models, scales and the diversity-productivity relationship. *Eco geography*, 40(2), 239-252.
- Tartarelli, G., & Bisconti, M. (2006). Trajectories and constraints in brain evolution in primates and cetaceans. *Human Evolution*, 21(3-4), 275-287.
- Tattersall, G. J., Andrade, D. V., & Abe, A. S. (2009). Heat exchange from the toucan bill reveals a controllable vascular thermal radiator. *science*, 325(5939), 468-470.
- Van de Ven, T. M. F. N., Martin, R. O., Vink, T. J. F., McKechnie, A. E., & Cunningham, S. J. (2016). Regulation of heat exchange across the hornbill beak: Functional similarities with toucans?. *PLoS One*, 11(5), e0154768.
- White, E. P., Ernest, S. M., Kerckhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in ecology & evolution*, 22(6), 323-330.
- Williams, R. W., & Herrup, K. (1988). The control of neuron number. *Annual review of neuroscience*, 11(1), 423-453.
- Winkler, H., Leisler, B., & Bernroider, G. (2004). Ecological constraints on the evolution of avian brains. *Journal of Ornithology*, 145(3), 238-244.
- Winkler, H. & Winkler, V. (2015). The brains of woodpeckers. *Denisia* 36, zugleich *Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie* 164, 55-61
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 402-409.
- Wyles, J. S., Kunkel, J. G., & Wilson, A. C. (1983). Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 80(14), 4394-4397.

7. LICENCE

Lincence obrazových materiálů (siluet) jsou následující:

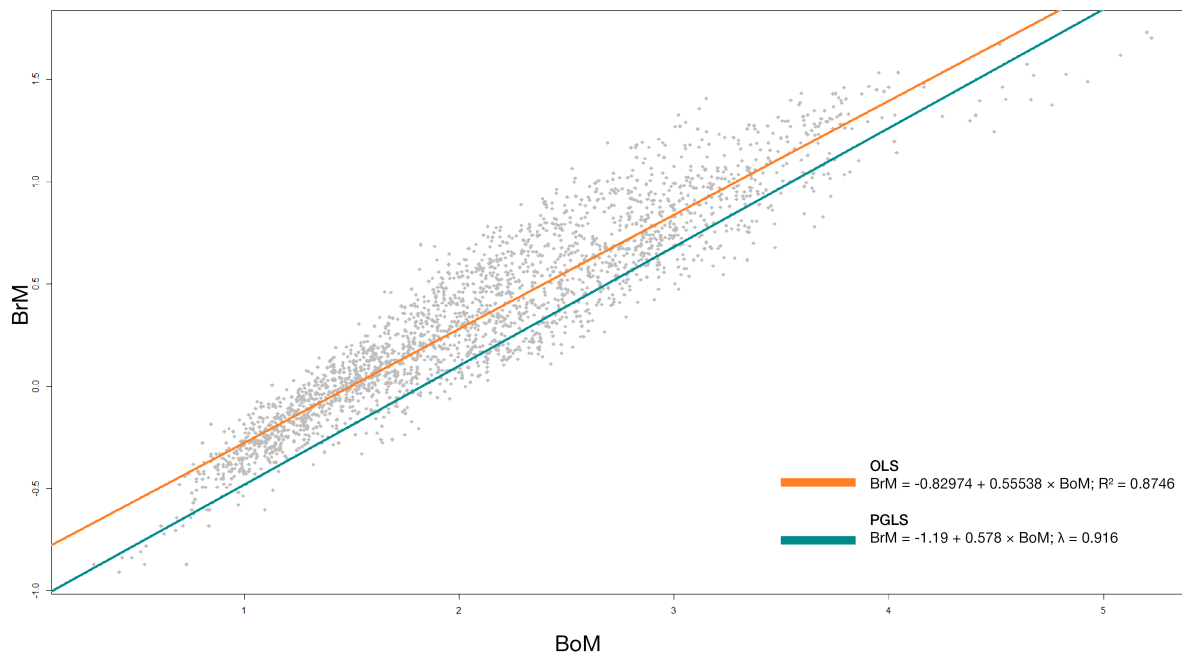
- **Falconiformes** CC BY-SA 3.0 *Liftarn*
- **Musophagiformes** CC BY-SA 3.0 *Lisa M. "Pixxl" (photo), John E. McCormack, Michael G. Harvey, Brant C. Faircloth, Nicholas G. Crawford, Travis C. Glenn, Robb T. Brumfield & T. Michael Keesey*
- **Phaetoniformes** CC BY 3.0 *Paul Baker (photo), John E. McCormack, Michael G. Harvey, Brant C. Faircloth, Nicholas G. Crawford, Travis C. Glenn, Robb T. Brumfield & T. Michael Keesey*
- **Bucerotiformes** CC BY-SA 3.0 *Gordon E. Robertson*
- **Ciconiiformes** CC BY-SA 3.0 *L. Shyamal*
- **Otidiformes** CC BY-SA 3.0 *L. Shyamal*
- **Suliformes** CC BY 3.0 *T. Michael Keesey (vectorization) & Larry Loos (photography)*
- **Anseriformes** CC BY 3.0 *Matt Martyniuk*

Zdrojem siluet byl server <http://phylopic.org>

8. PŘÍLOHY

PŘÍLOHA 1. SROVNÁNÍ REGRESNÍHO VZTAHU BEZ (OLS) A S POUŽITÍM FYLOGENETICKÉ KOREKCE (PGLS)

Porovnání regresních vztahů s použitím OLS vs. PGLS



PŘÍLOHA 2. ZOBRAZENÍ REGRESNÍCH VZTAHŮ PRO JEDNOTLIVÉ ŘÁDY

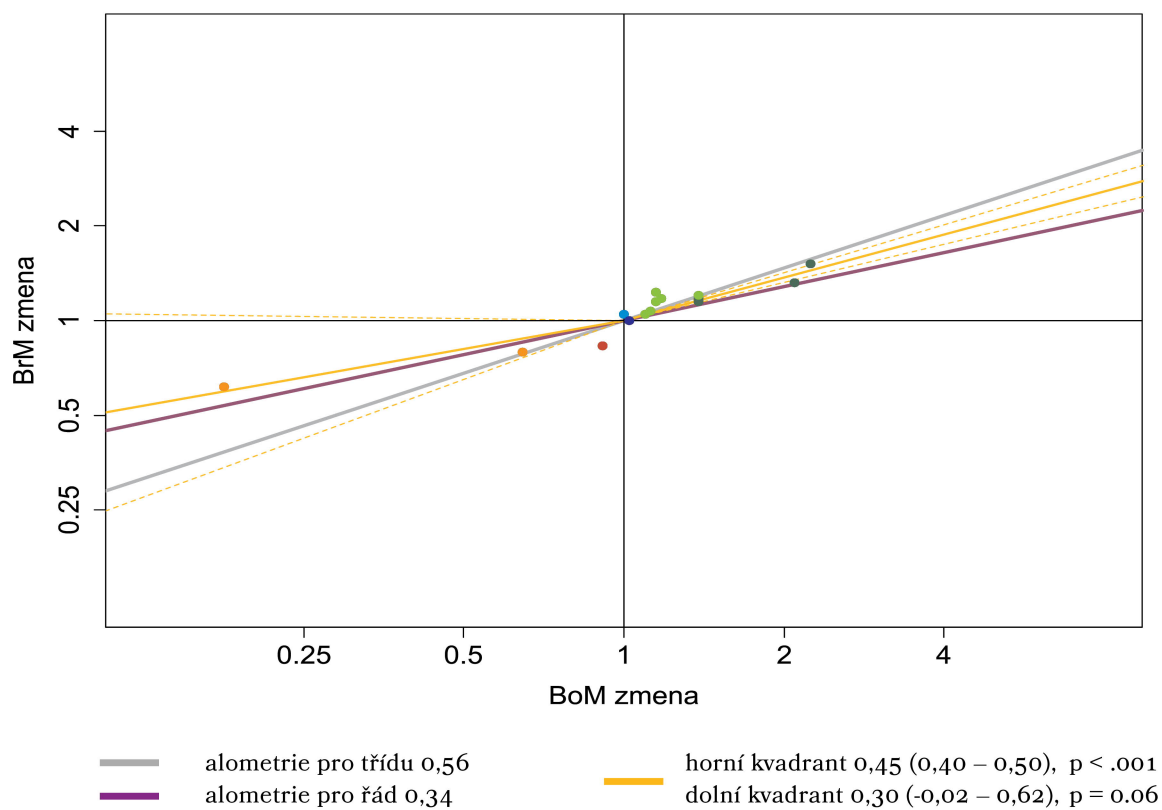
řád	Intercept	p.hodnota	sklon přímky	p.hodnota	R ²
ACCIPITRIFORMES (99)	-0,60	0,00	0,51	0,00	87 %
ANSERIFORMES (130)	-0,79	0,00	0,51	0,00	89 %
APODIFORMES (37)	-1,12	0,00	0,62	0,00	96 %
BUCEROTIFORMES (29)	-0,88	0,00	0,63	0,00	93 %
CAPRIMULGIFORMES (19)	-1,14	0,00	0,63	0,00	80 %
CHARADRIIFORMES (213)	-1,13	0,00	0,64	0,00	94 %
CICONIIFORMES (14)	-0,85	0,00	0,59	0,00	83 %
COLUMBIFORMES (122)	-1,02	0,00	0,54	0,00	94 %
CORACIIFORMES (37)	-0,98	0,00	0,62	0,00	95 %
CUCULIFORMES (71)	-1,14	0,00	0,72	0,00	93 %
DINORNITHIFORMES (6)	-1,00	0,06	0,52	0,00	84 %
FALCONIFORMES (29)	-0,75	0,00	0,56	0,00	97 %
GALLIFORMES (72)	-1,03	0,00	0,54	0,00	91 %
GRUIFORMES (51)	-1,06	0,00	0,60	0,00	96 %
MUSOPHAGIFORMES (9)	-0,69	0,01	0,50	0,00	79 %
OTIDIFORMES (7)	-0,76	0,02	0,47	0,00	85 %
PASSERIFORMES (873)	-1,02	0,00	0,71	0,00	94 %
PELECANIFORMES (58)	-1,11	0,00	0,65	0,00	92 %
PICIFORMES (105)	-1,07	0,00	0,72	0,00	84 %
PODICIPEDIFORMES (11)	-0,84	0,00	0,47	0,00	89 %
PROCELLARIIFORMES (37)	-1,14	0,00	0,68	0,00	98 %
PSITTACIFORMES (193)	-0,87	0,00	0,70	0,00	94 %
PTEROCLIDIFORMES (5)	-1,07	0,02	0,52	0,01	75 %
SPHENISCIFORMES (10)	-0,58	0,00	0,50	0,00	96 %
STRIGIFORMES (50)	-0,58	0,00	0,55	0,00	92 %
STRUTHIONIFORMES (7)	-0,19	0,24	0,36	0,00	94 %
SULIFORMES (19)	-0,90	0,11	0,56	0,00	37 %
TINAMIFORMES (7)	-0,88	0,03	0,47	0,01	69 %
TROGONIFORMES (11)	-0,67	0,00	0,47	0,00	77 %

PŘÍLOHA 3. KOMPLETNÍ SOUBOR GRAFŮ ANALÝZY ZMĚN VE VELIKOSTI TĚLA A MOZKU PRO JEDNOTLIVÉ ŘÁDY

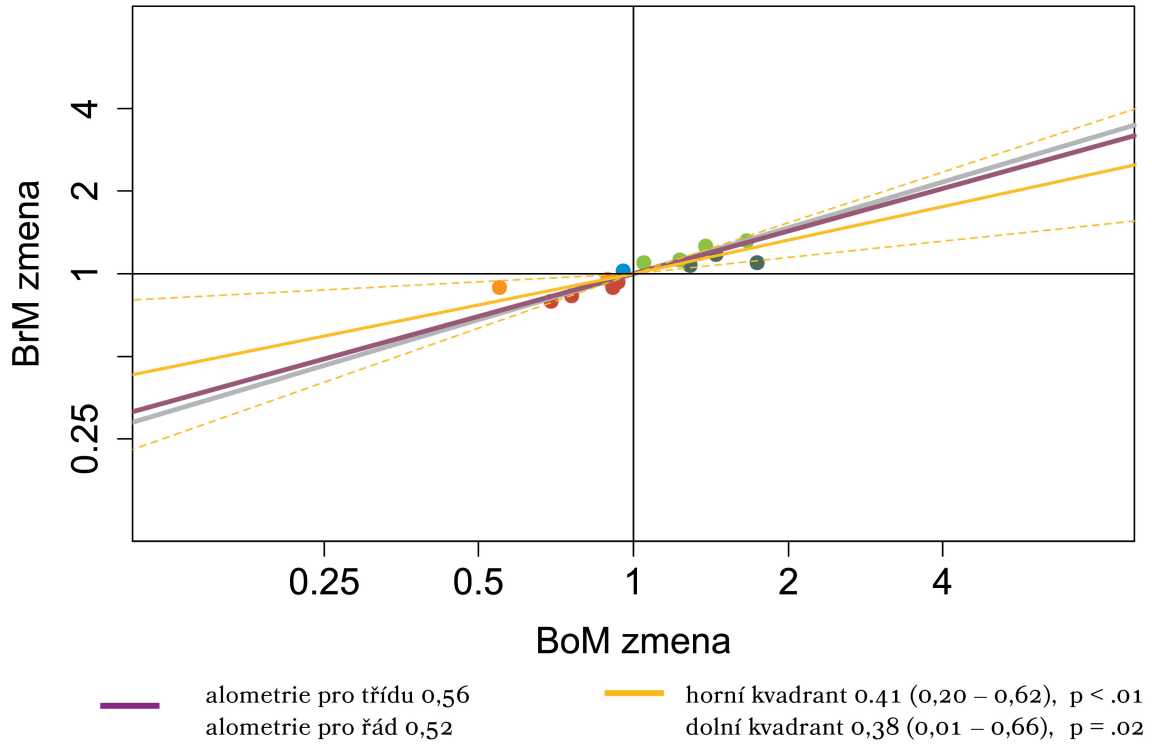
Změna ve velikosti těla (osa x) a velikosti mozku (osa y). Šedá linie reprezentuje alometrický vztah odvozený z regresní přímky pro logaritmované hmotnosti těla a mozku pro recentní druhy ptáků, fialová linie reprezentuje alometrický vztah odvozený jen na úrovni řádu, žluté linie reprezentují regresní přímky pro kvadranty spolu s konfidenčními intervaly (šrafovaně). Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Paleognathae

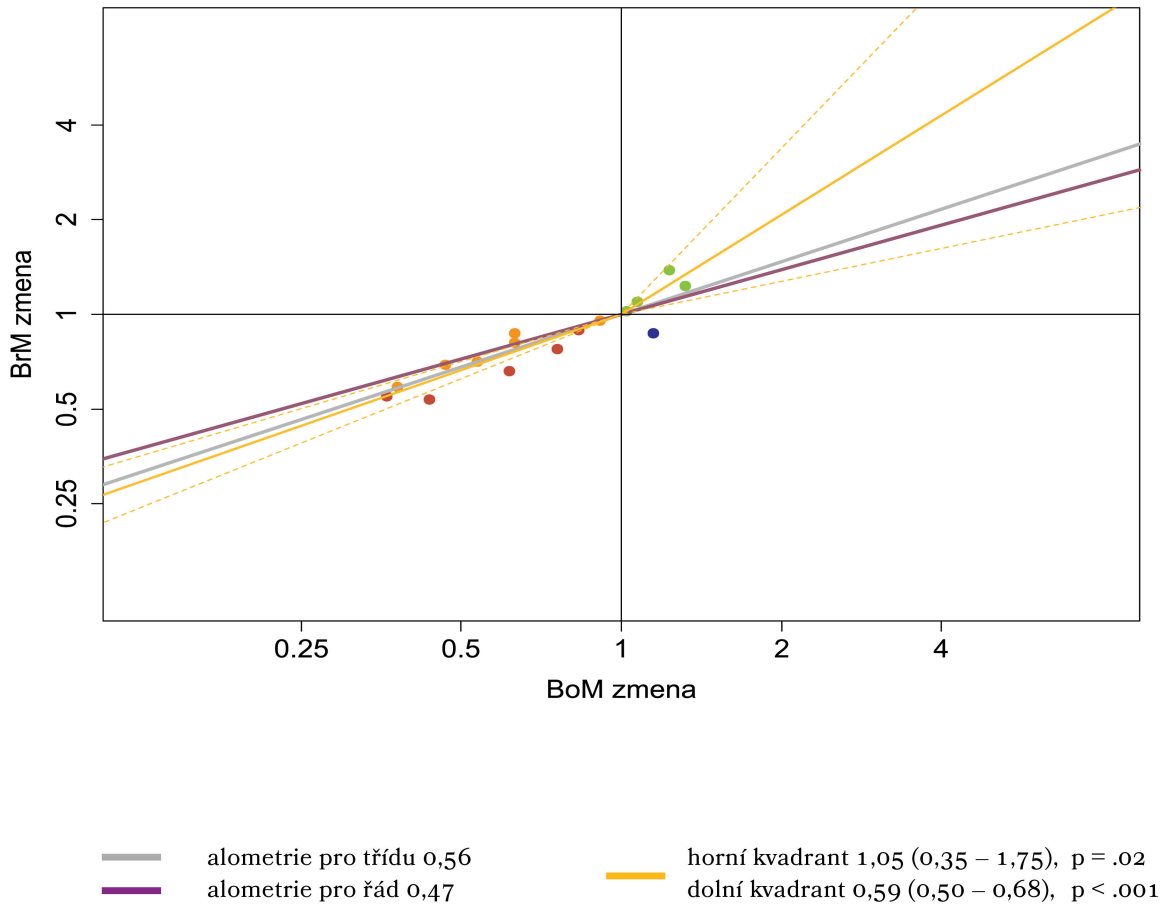
Struthioniformes



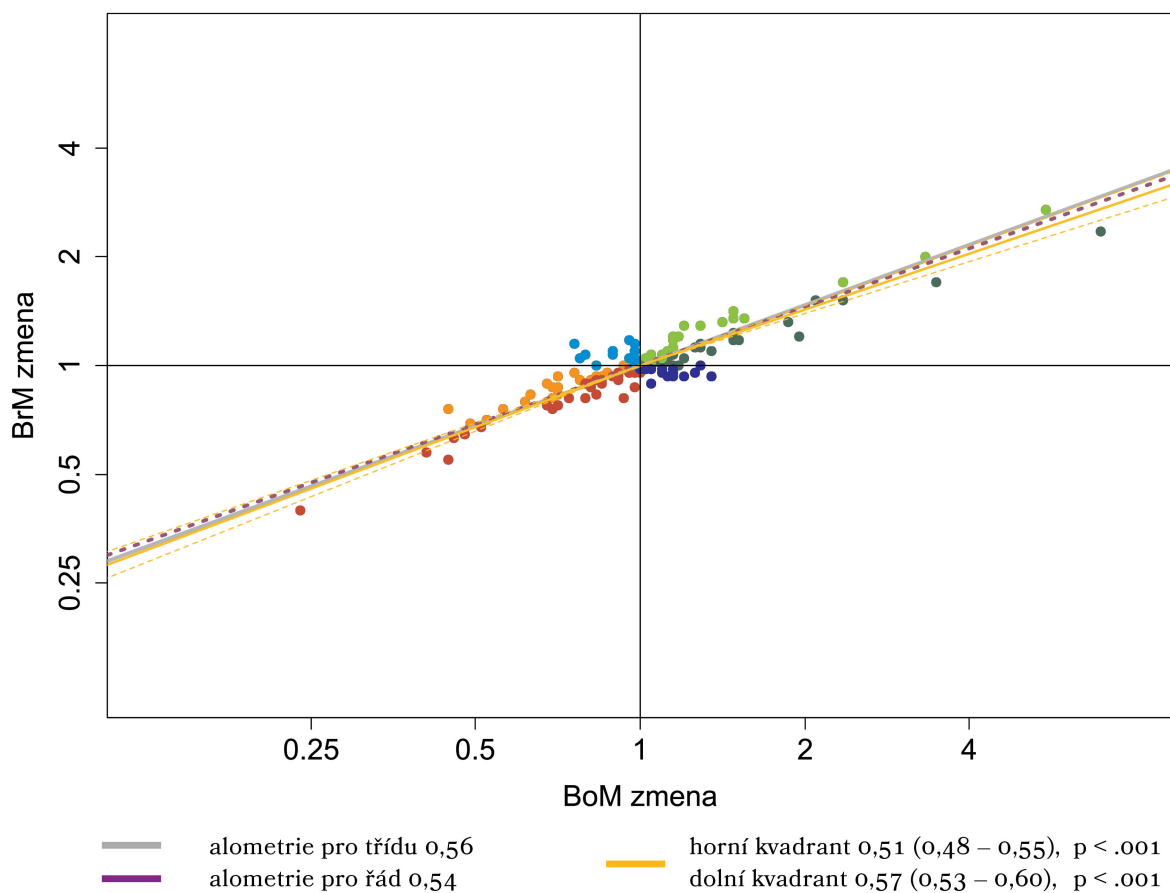
Dinornithiformes



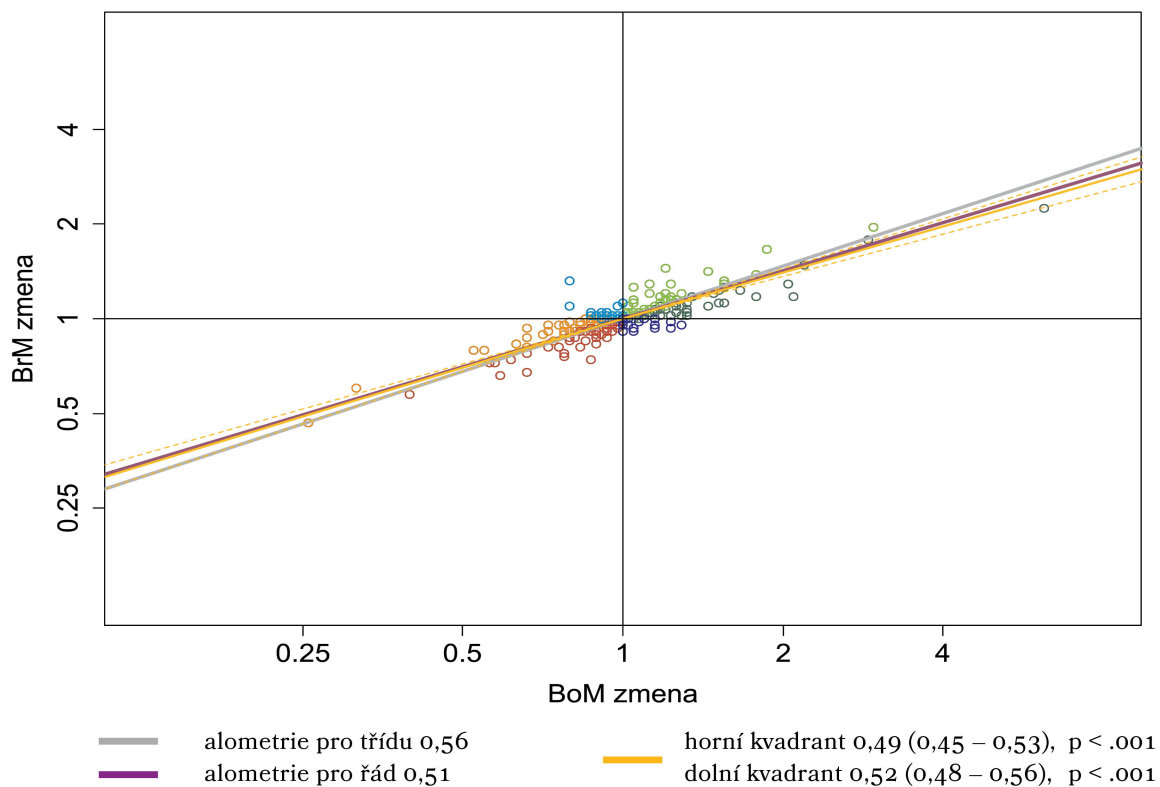
Tinamiformes



Galliformes



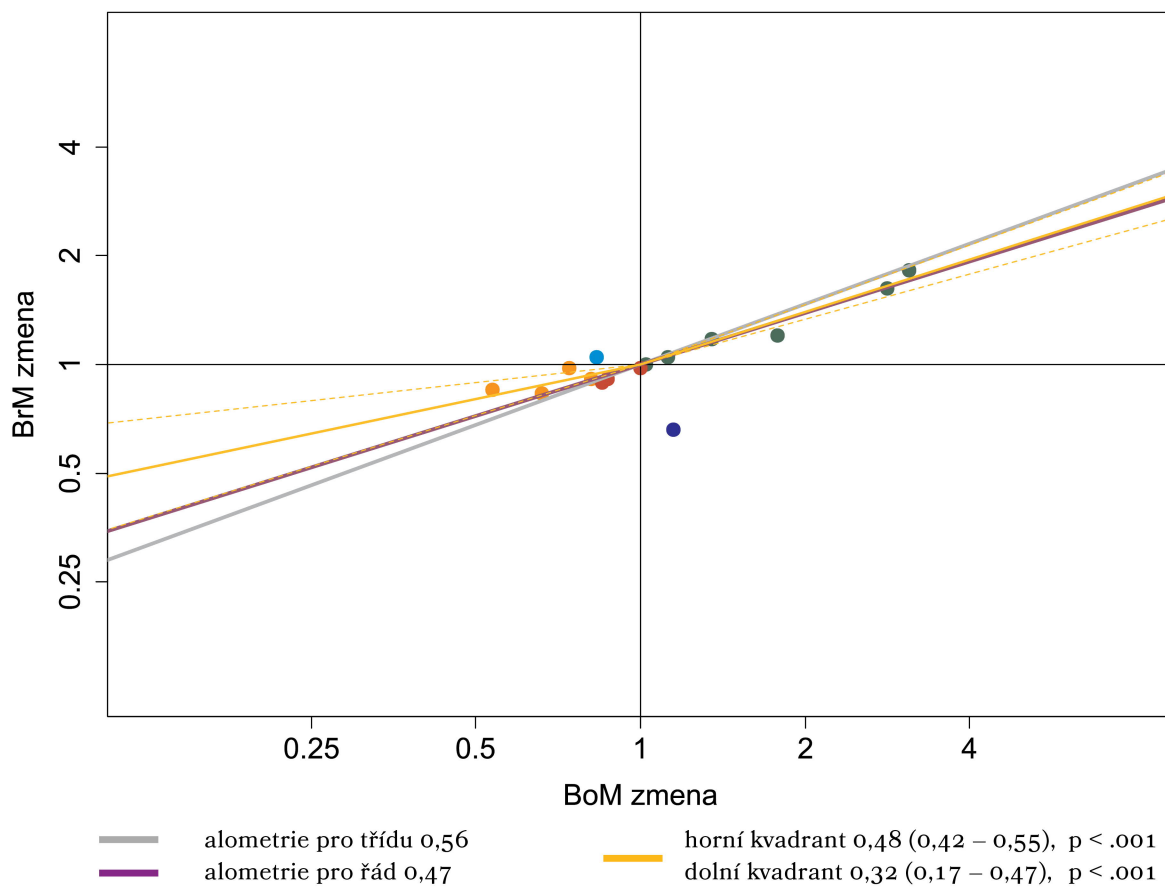
Anseriformes



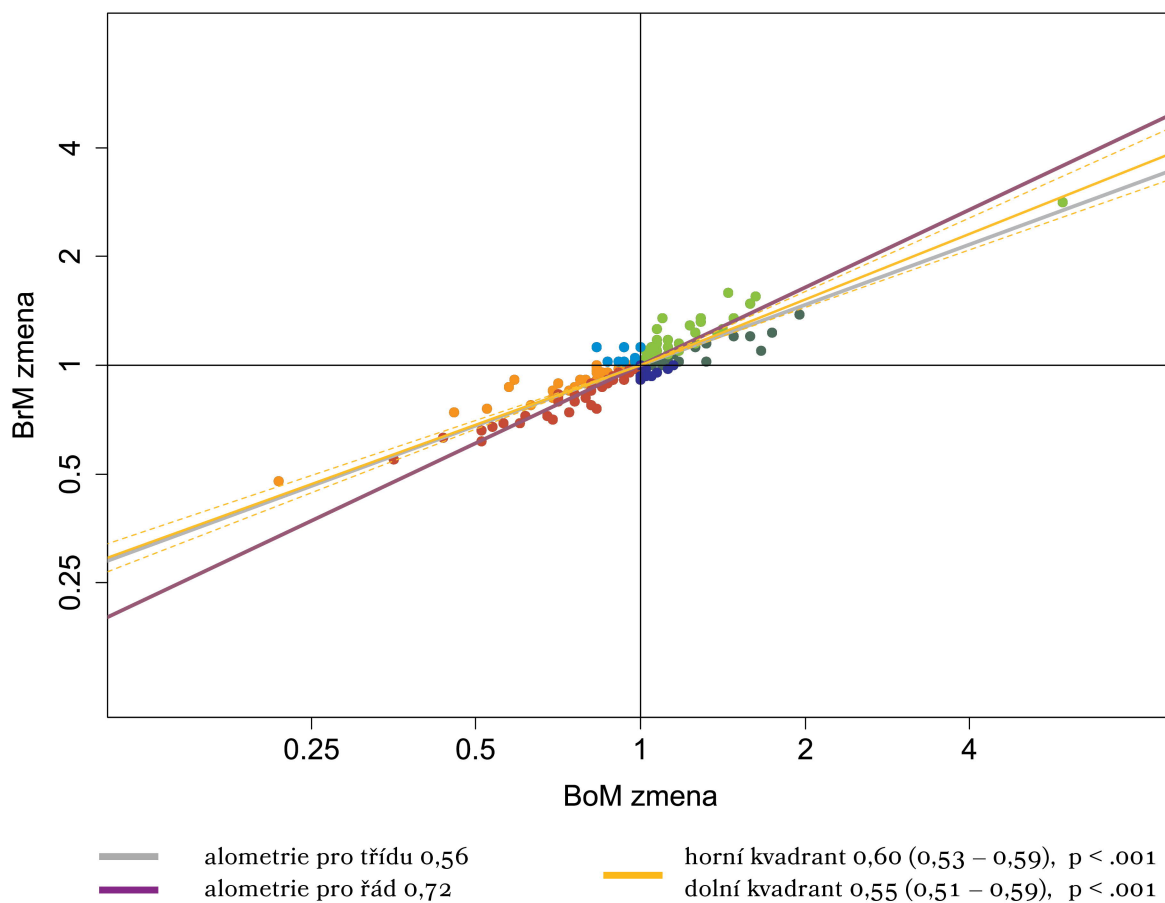
Anseri

Otidimorphae

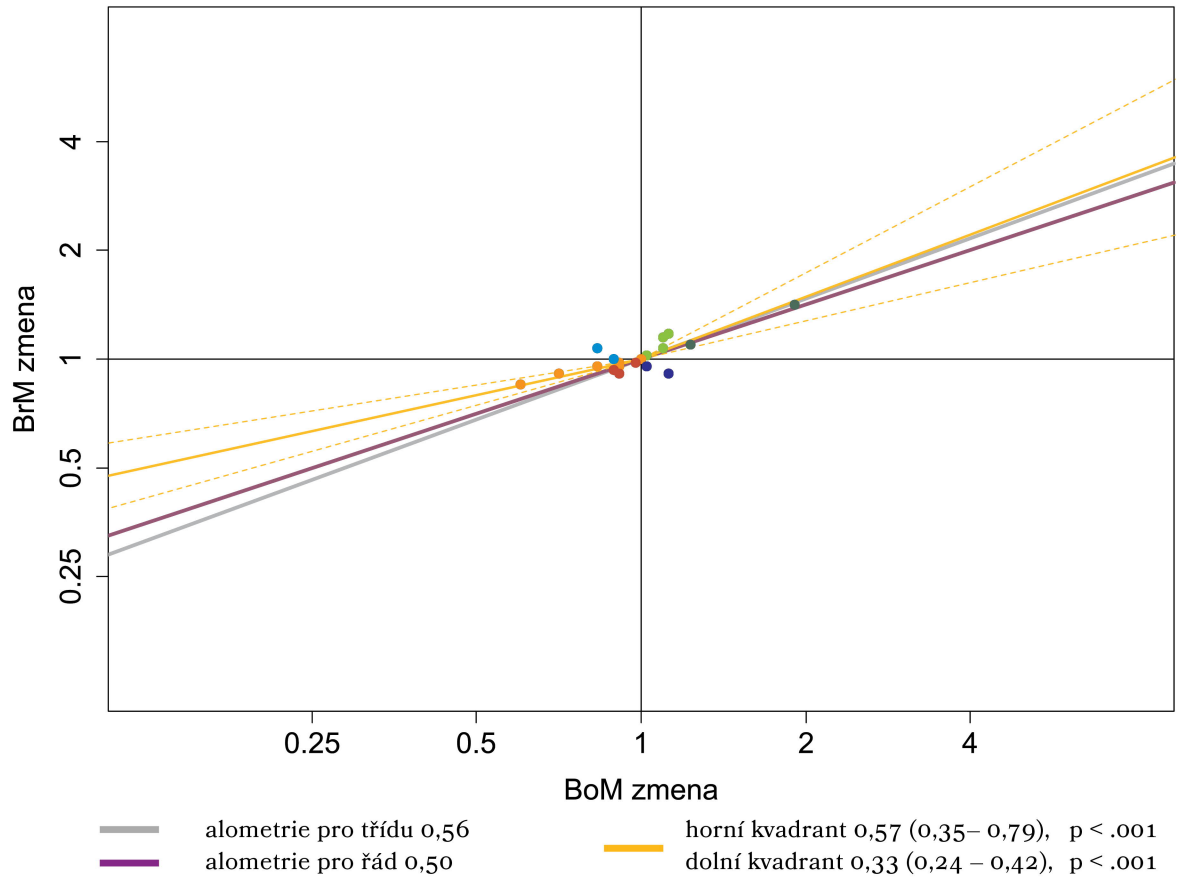
Otidiformes



Cuculiformes

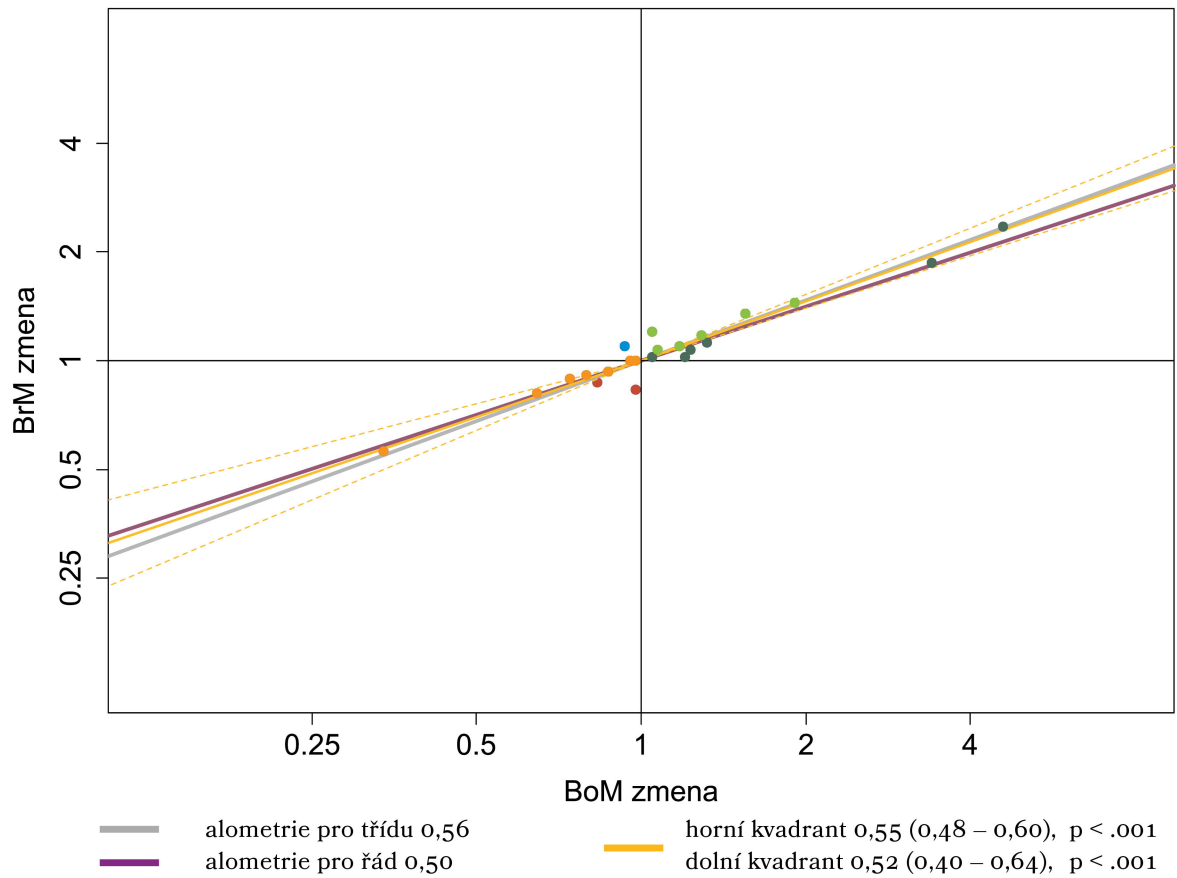


Musophagiformes

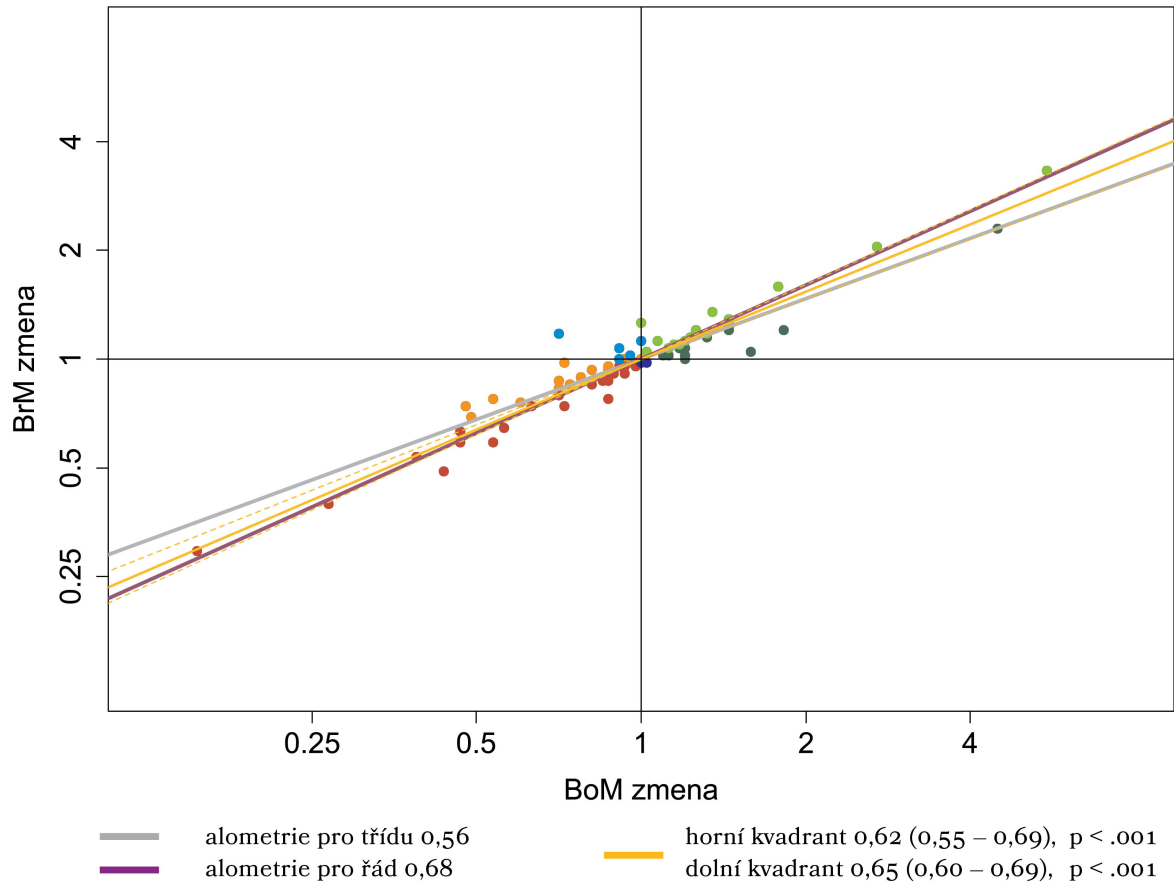


Aequornithes

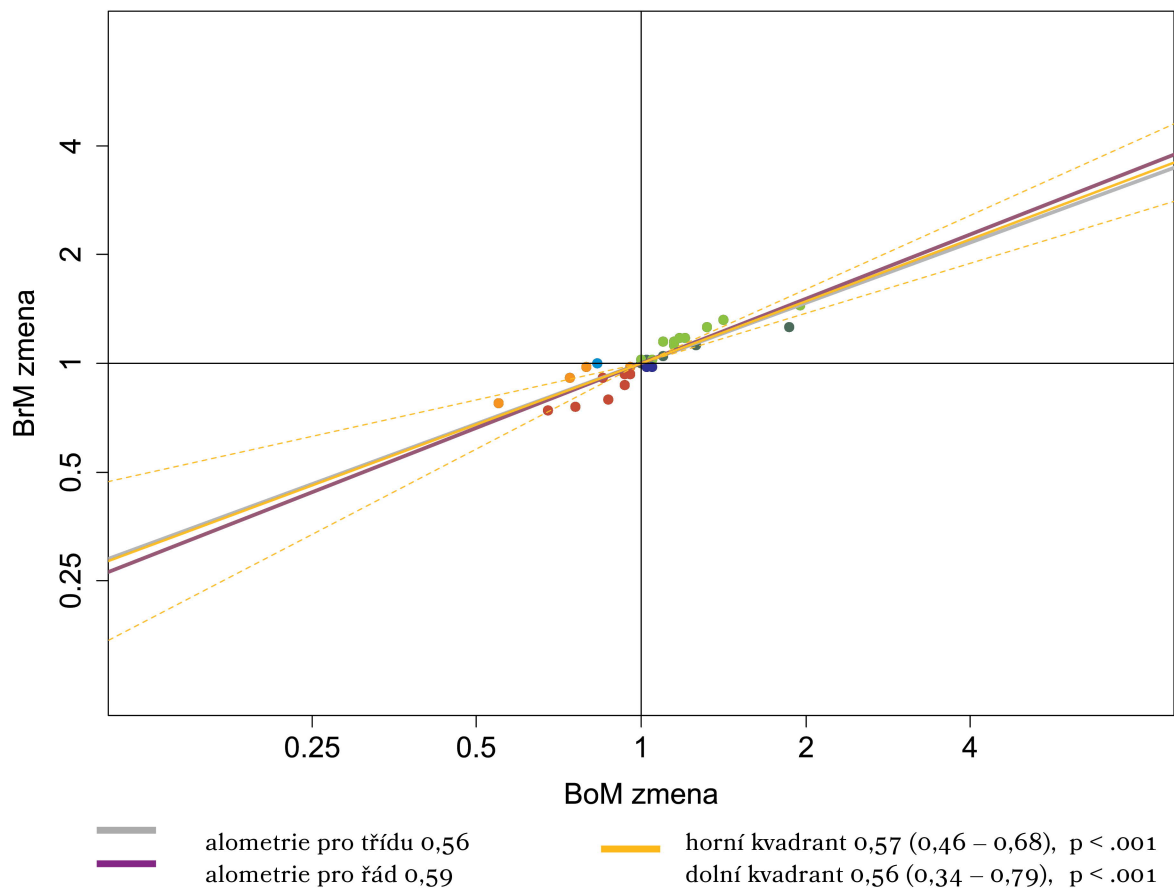
Sphenisciformes



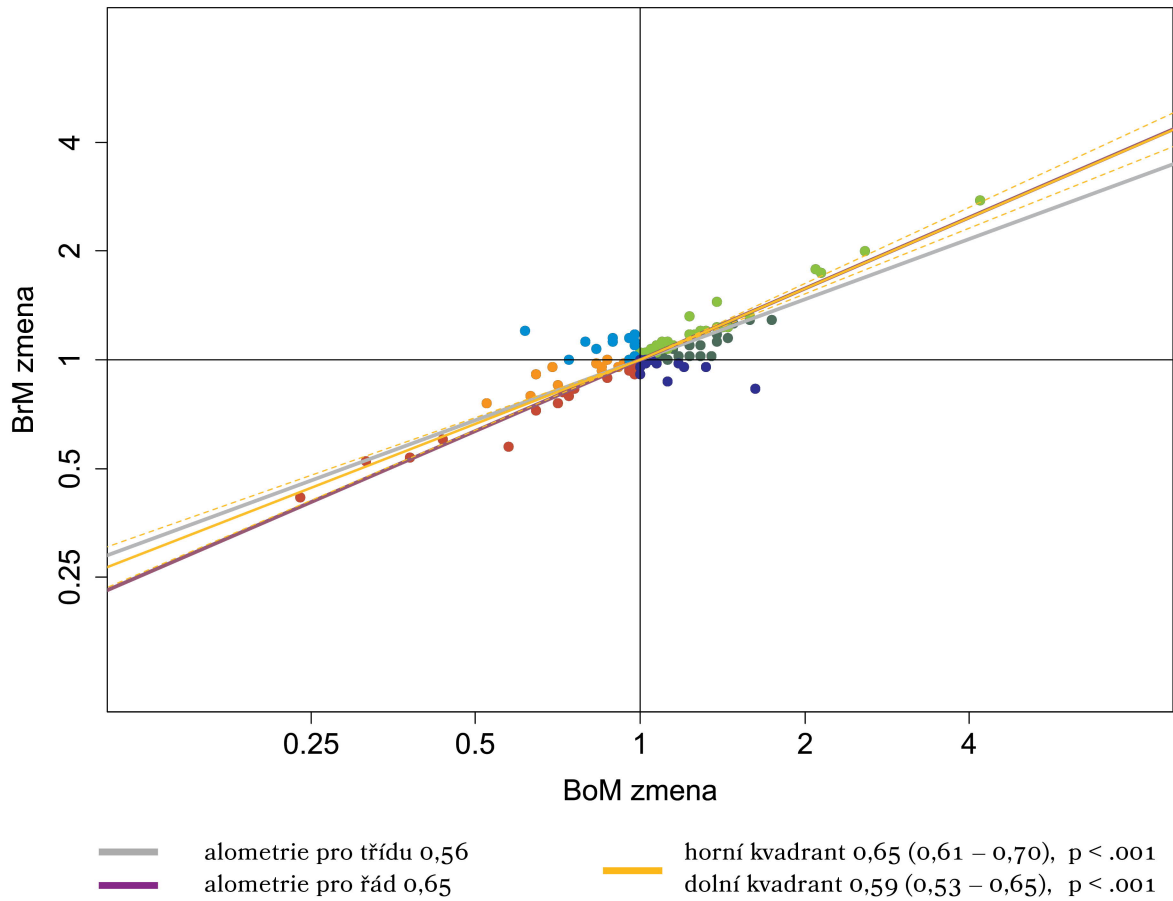
Procellariiformes



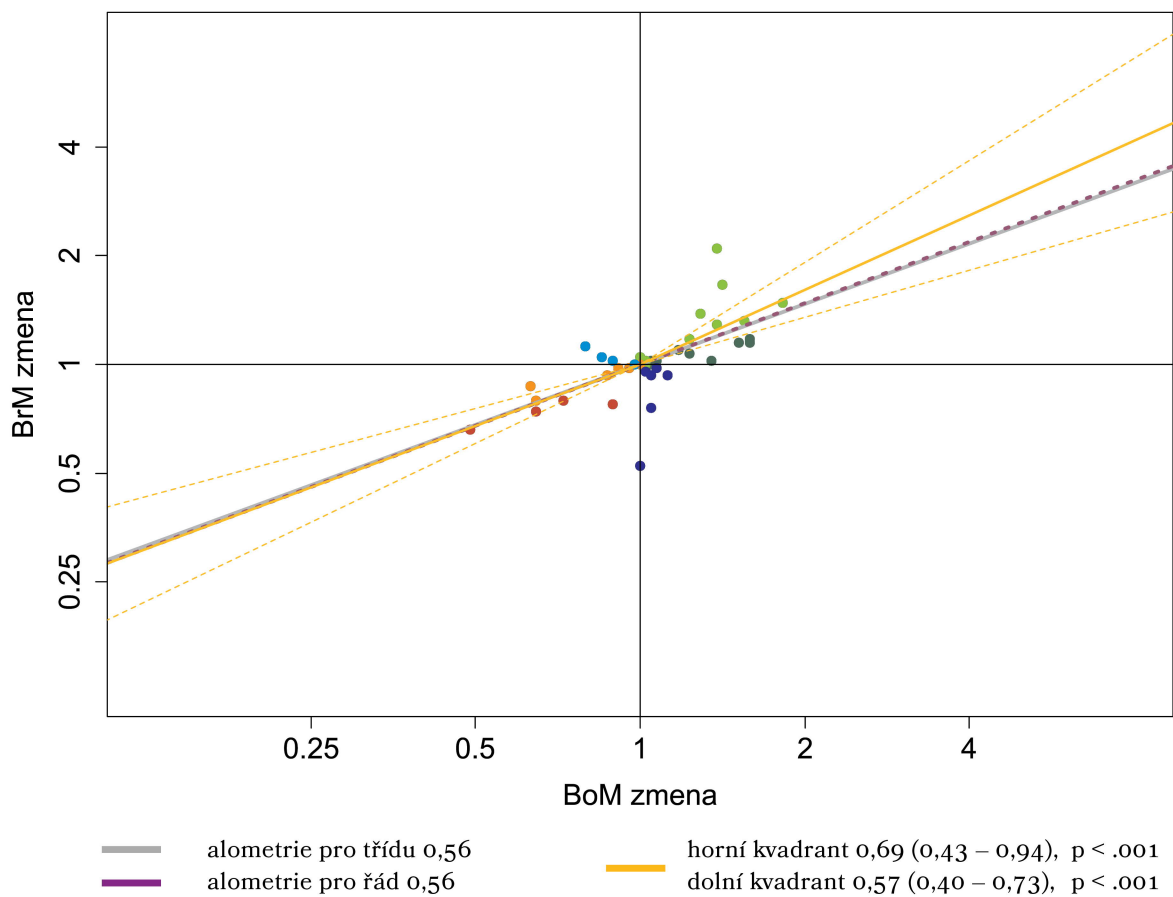
Ciconiiformes



Pelecyaniformes

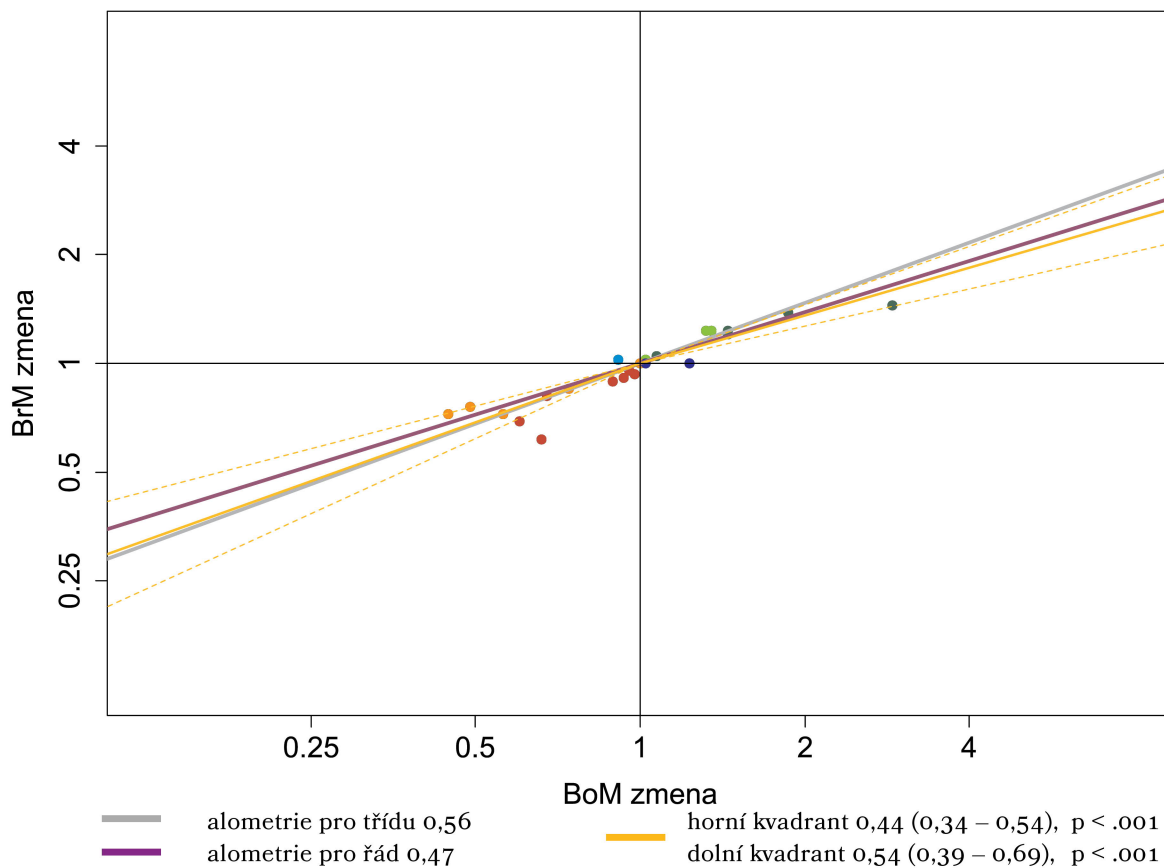


Suliformes



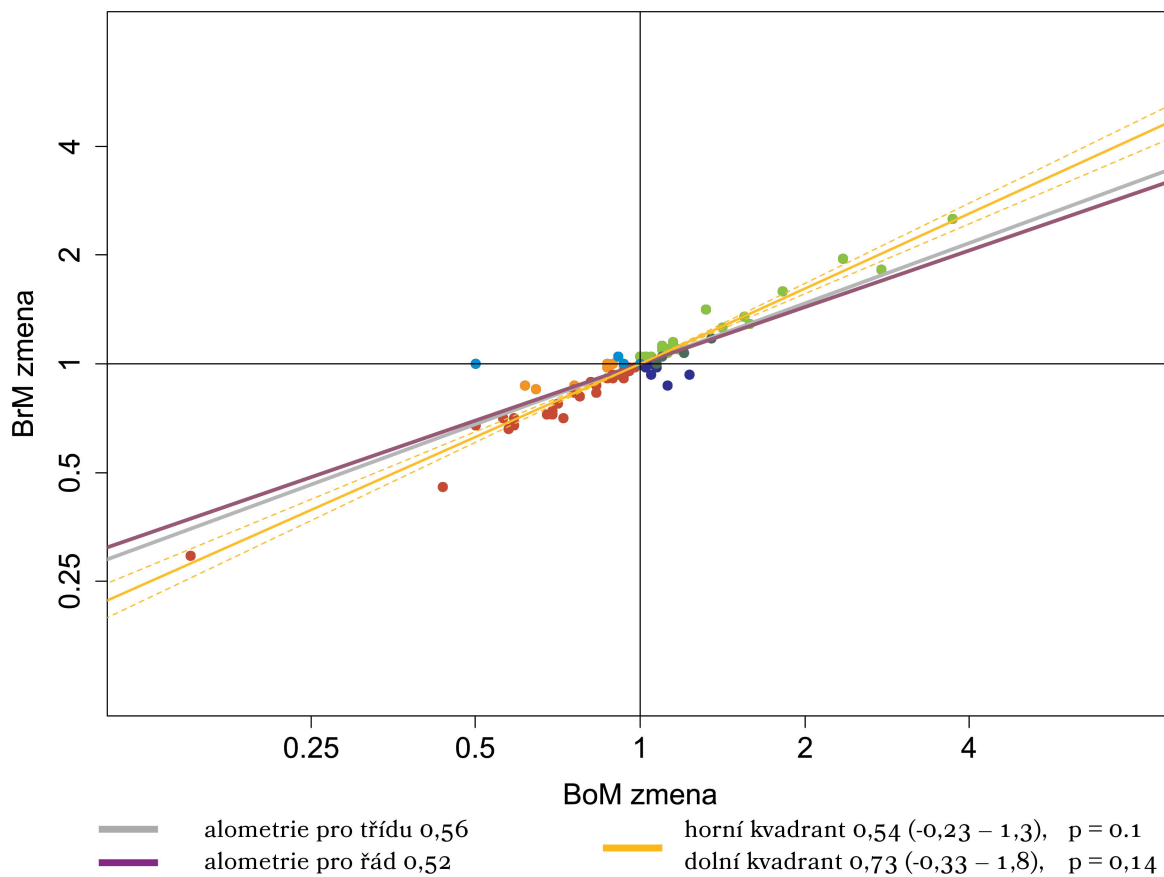
Mirandornithes

Podicipediformes

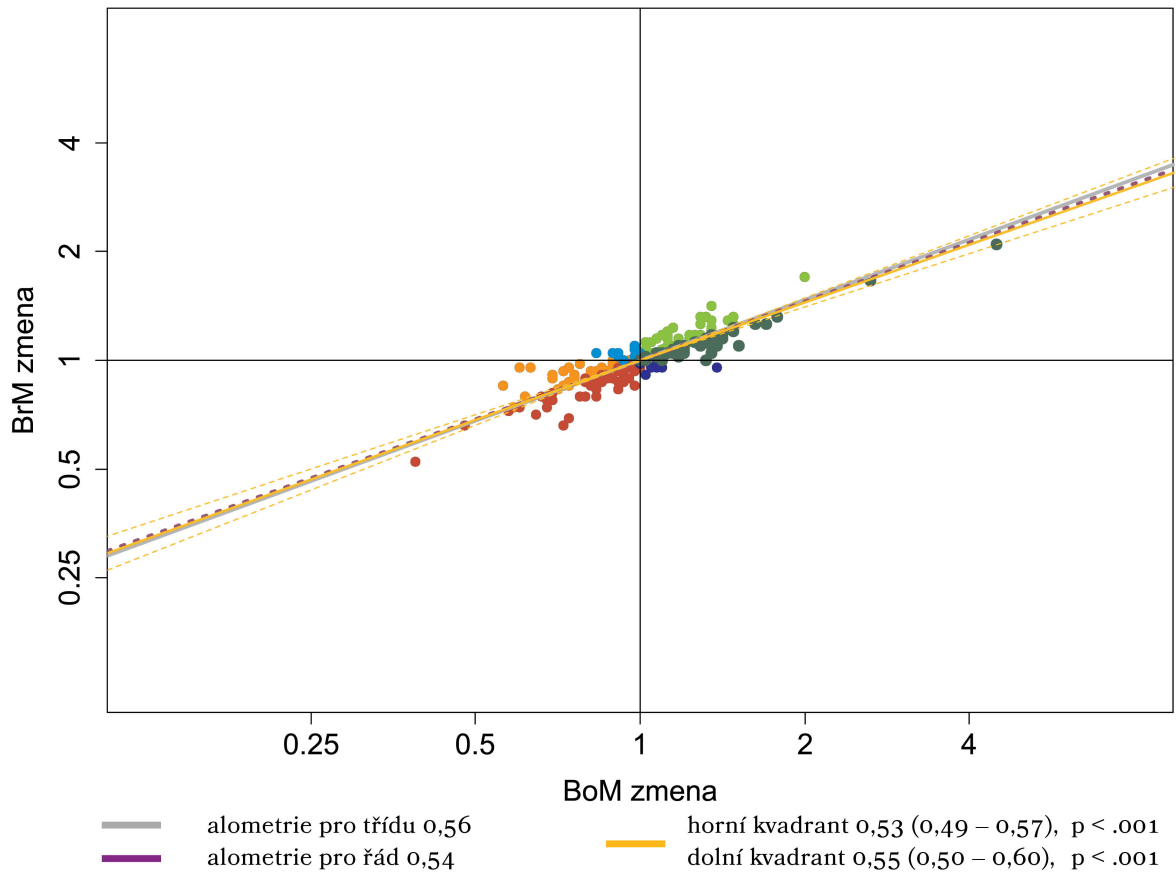


Columbimorphae

Pteroclidiformes

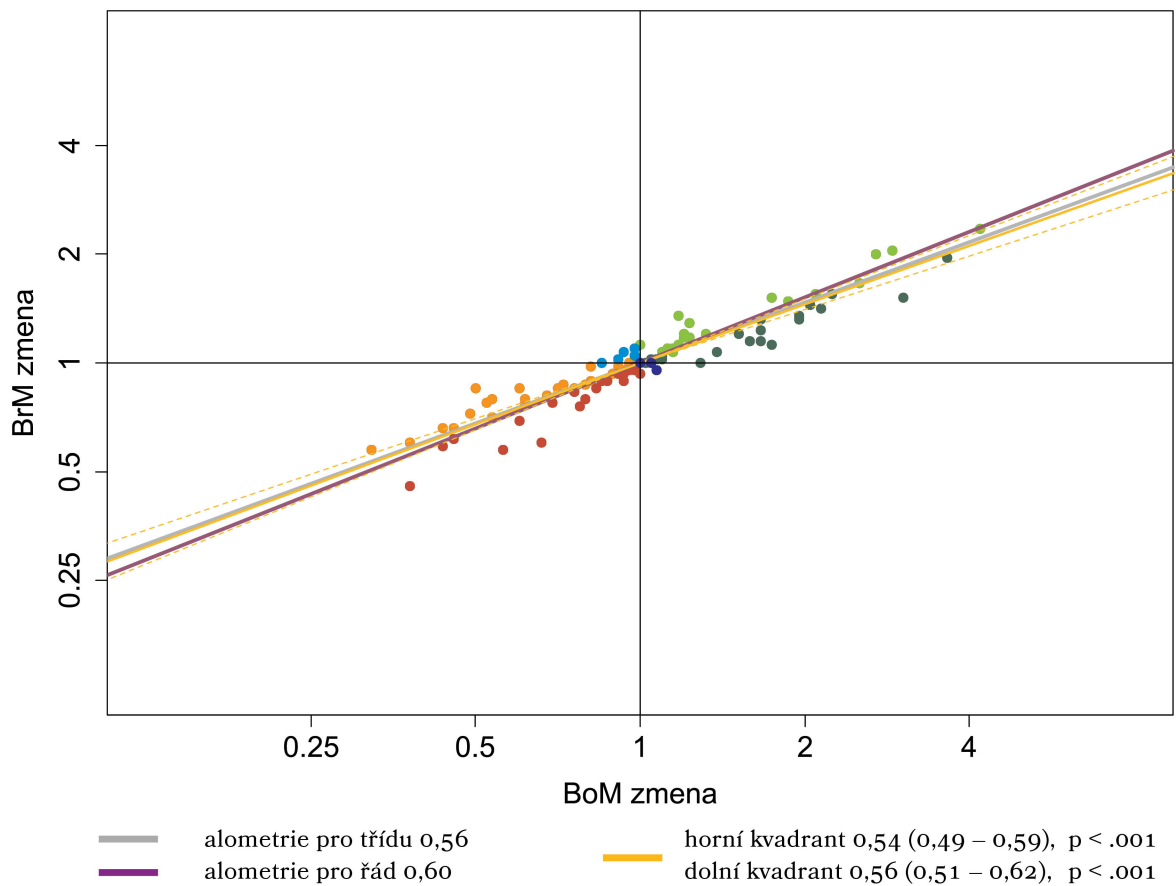


Columbiformes



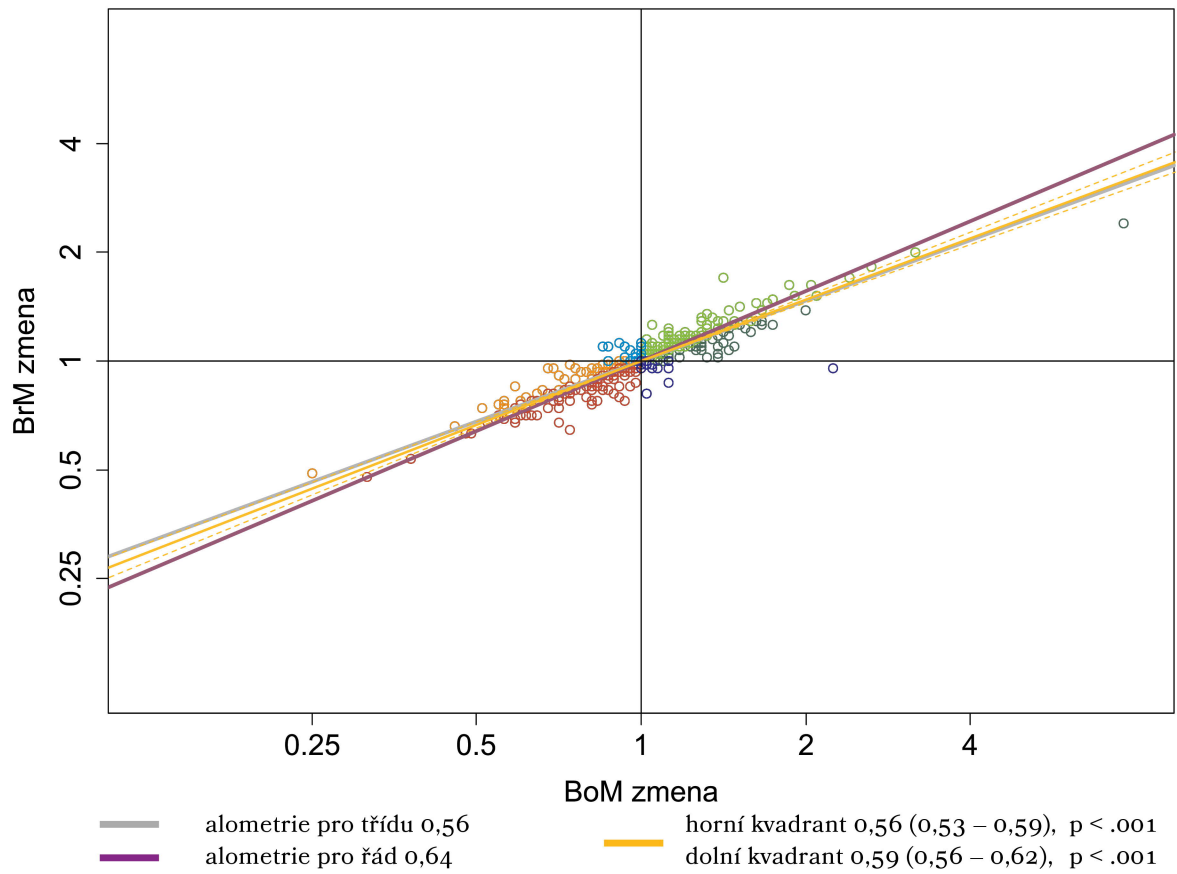
Gruiformes

Gruiformes



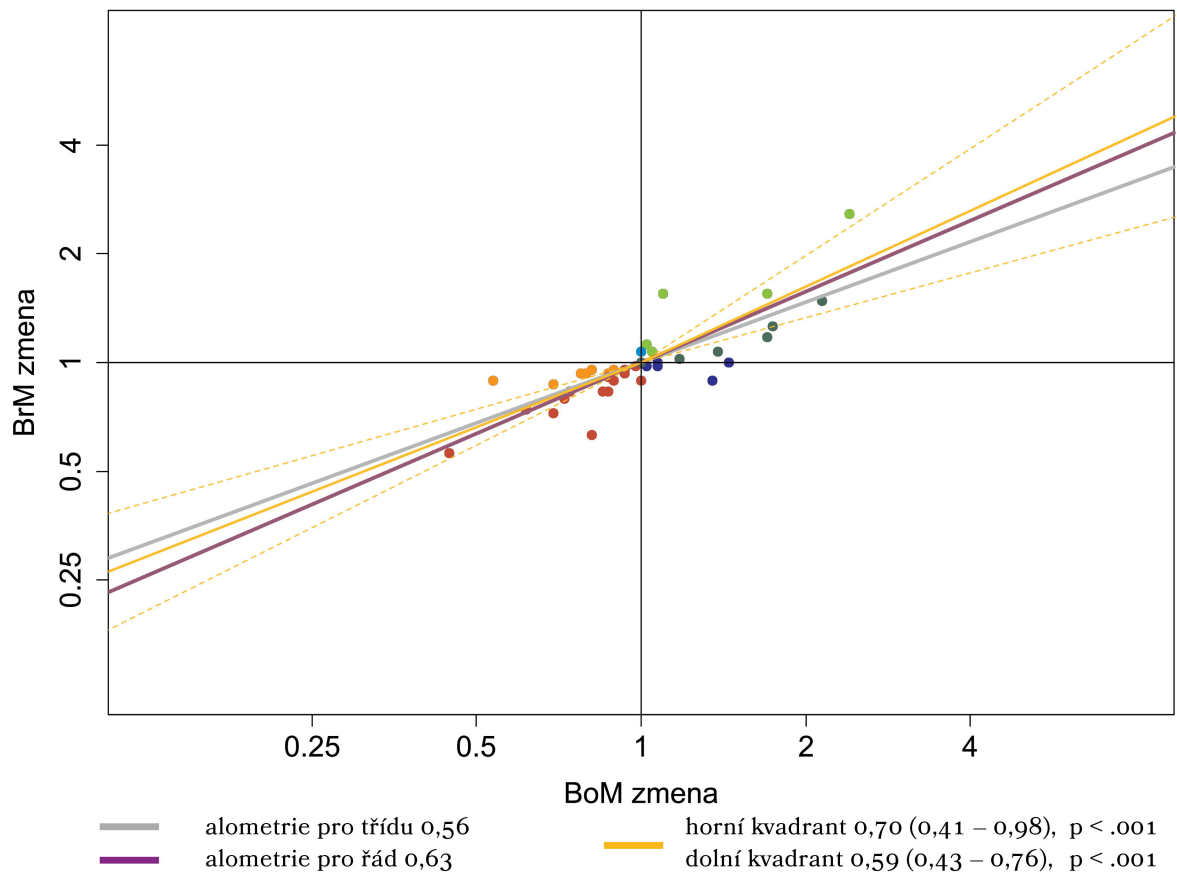
Charadriiformes

Charadriiformes

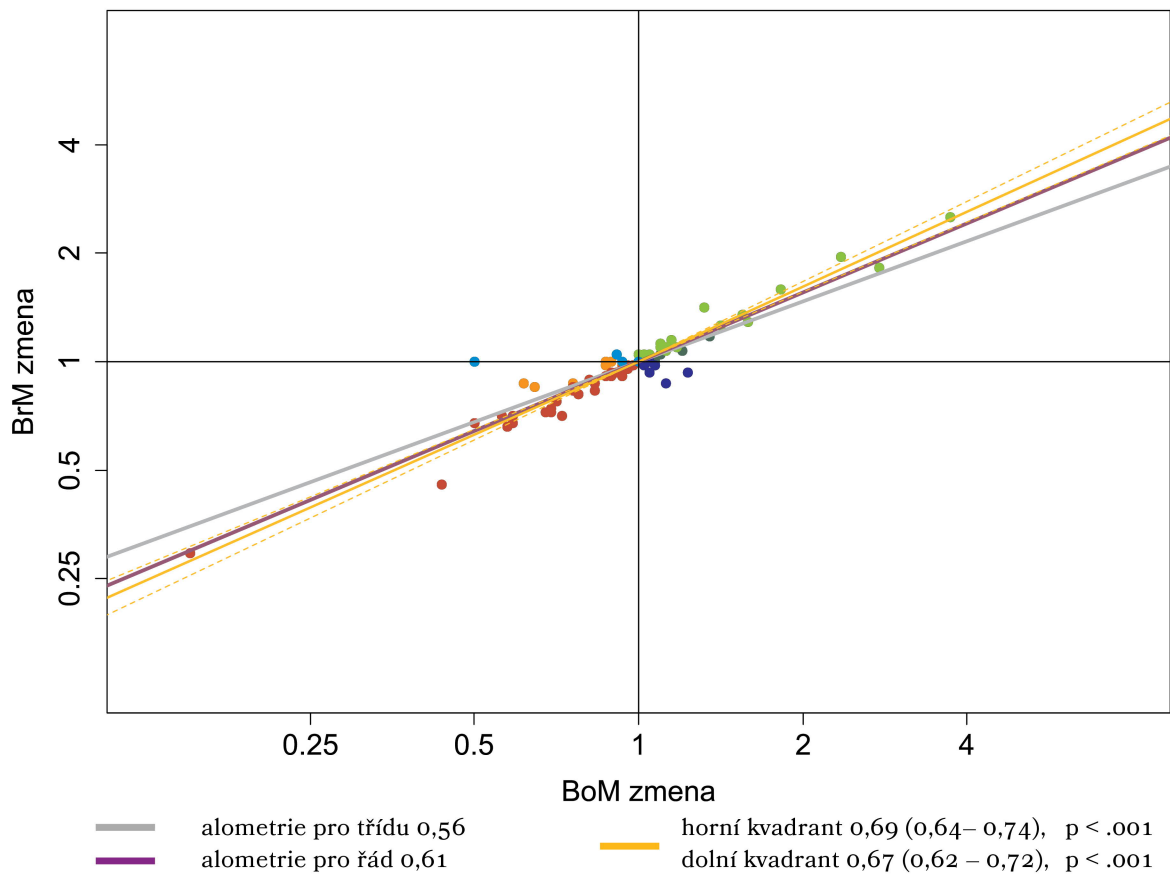


Strisores

Caprimulgiformes

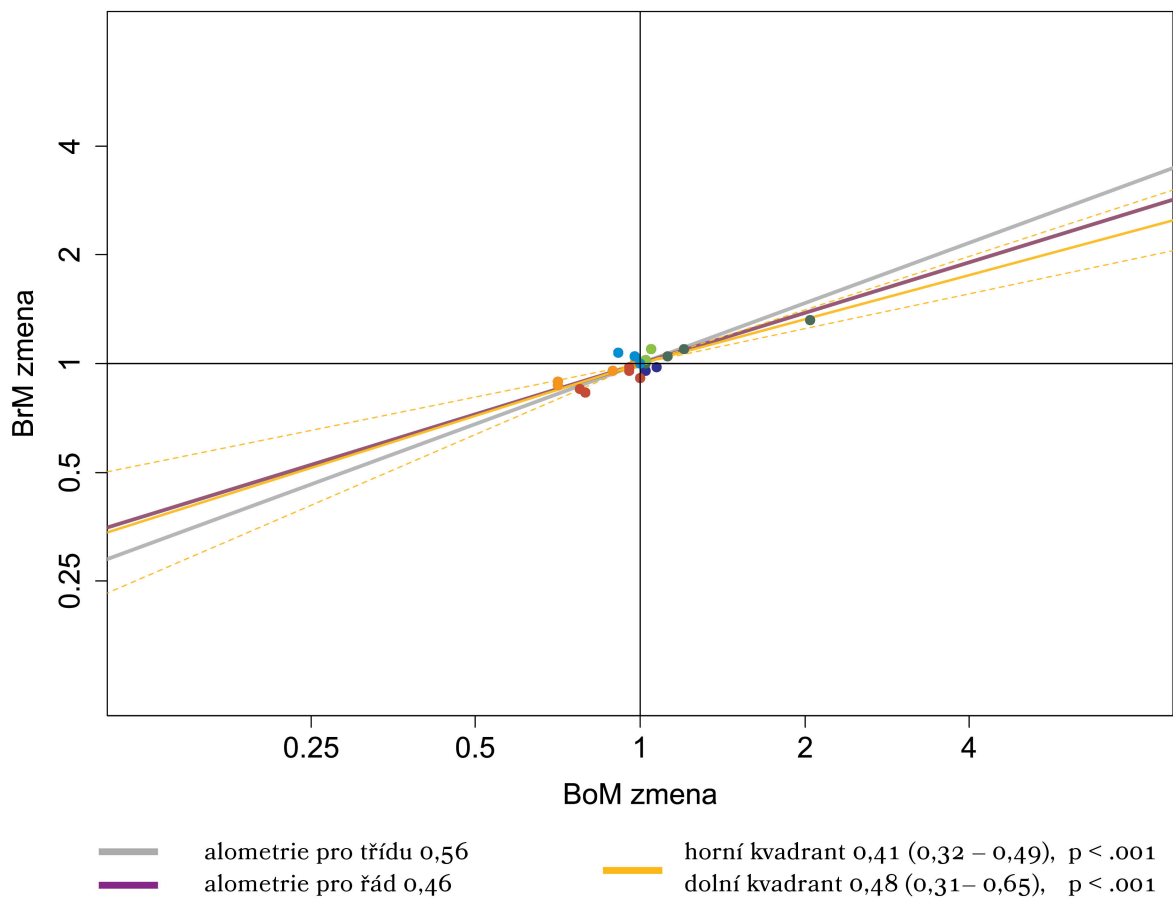


Apodiformes

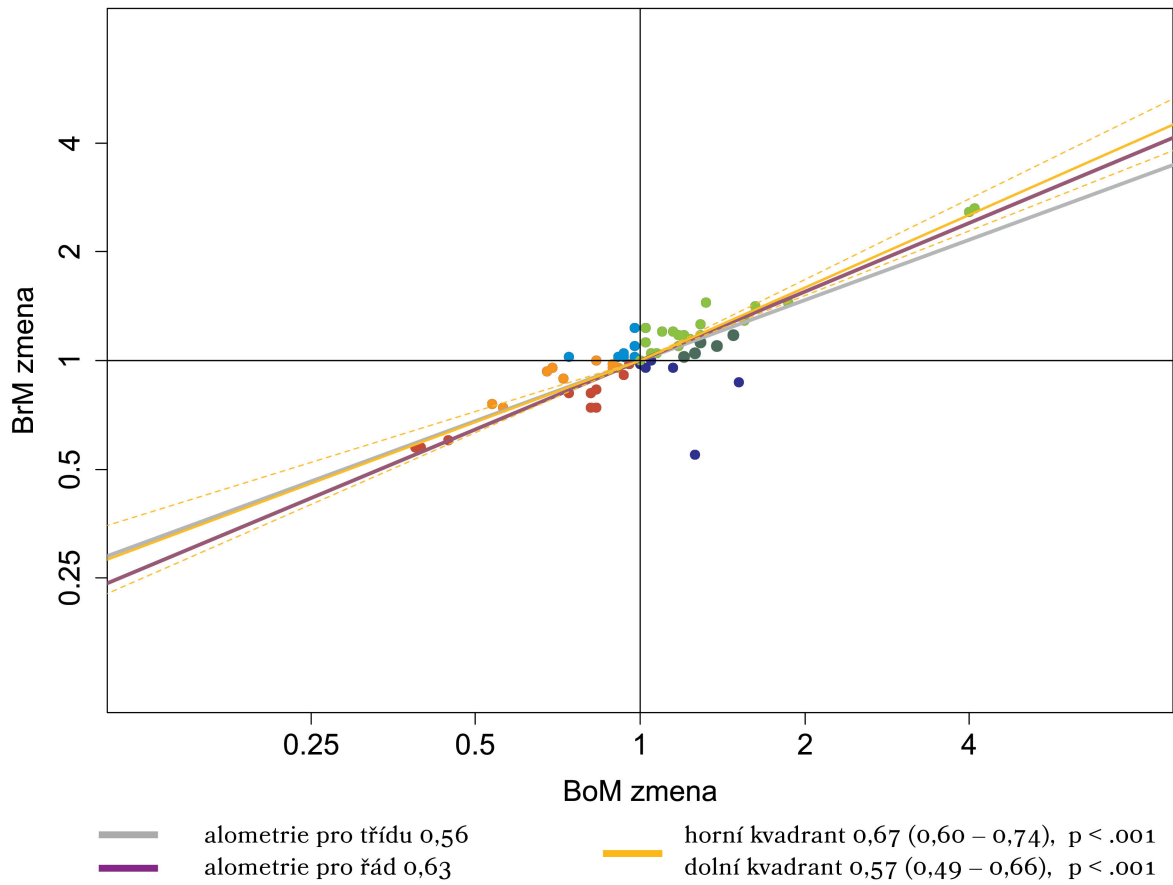


Afroaves

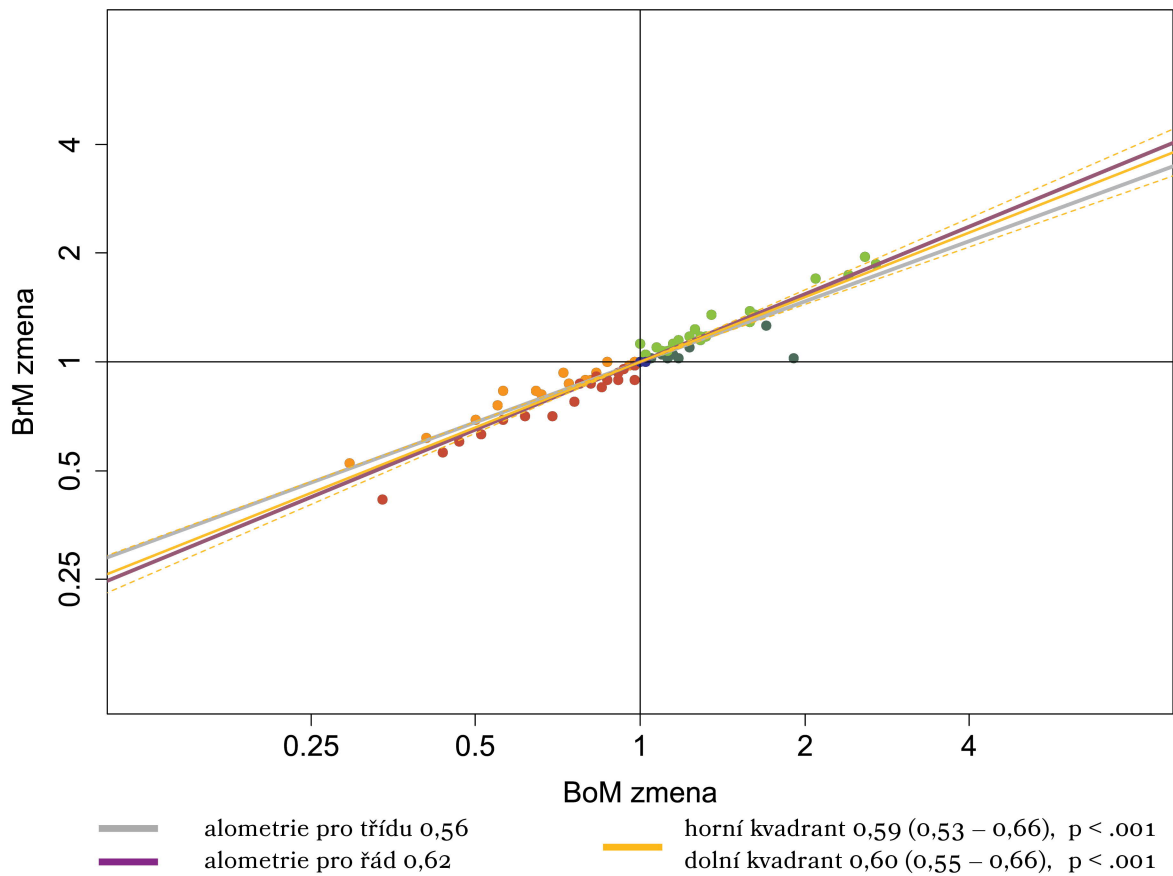
Trogoniformes



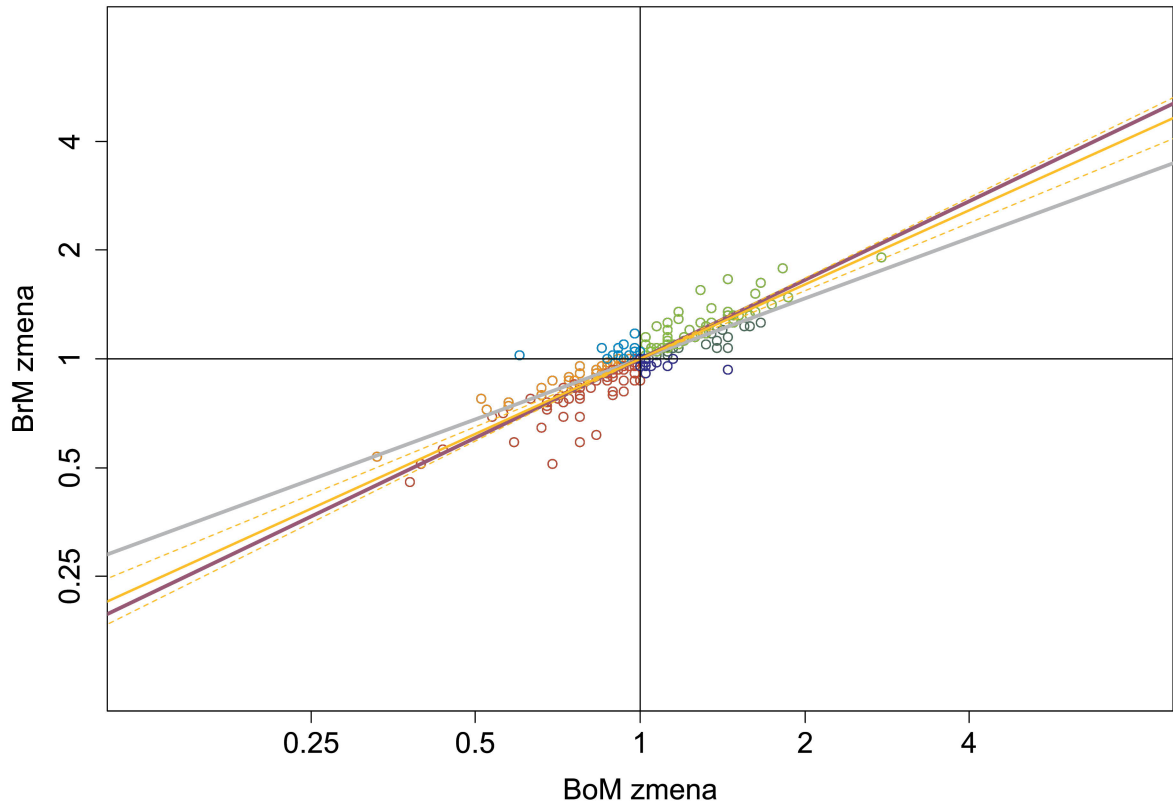
Bucerotiformes



Coraciiformes



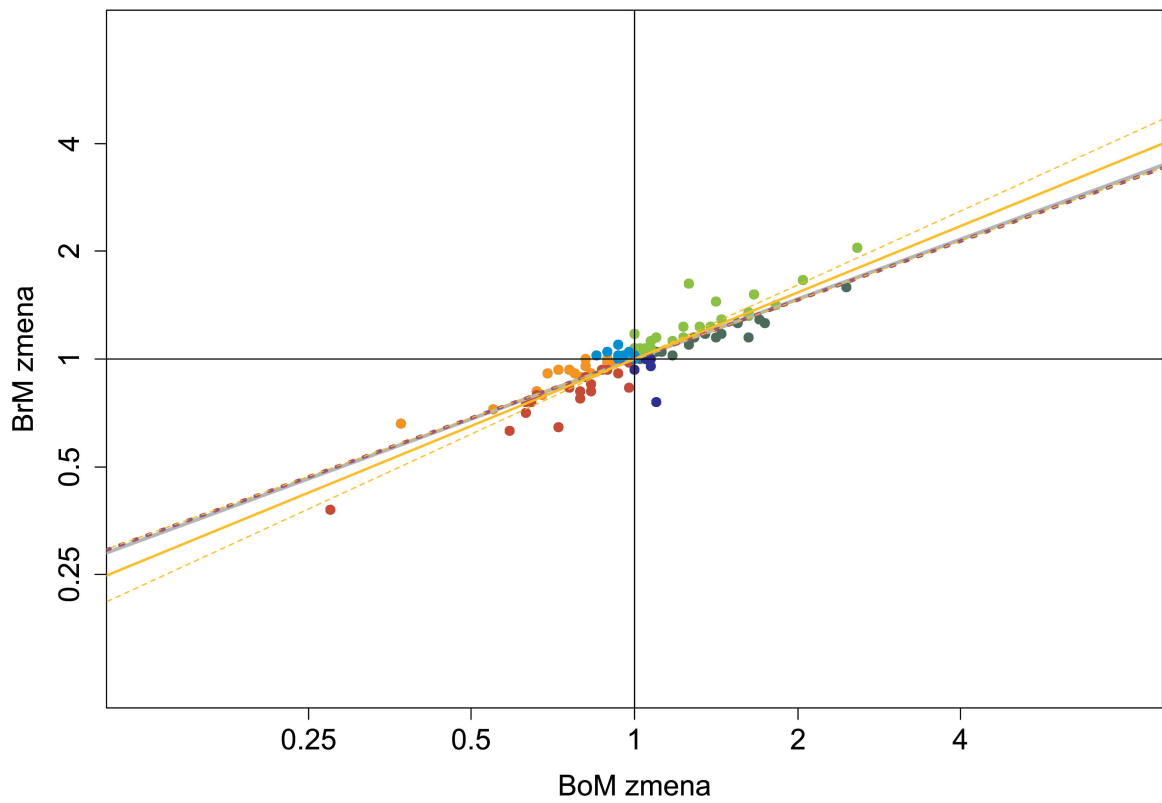
Piciformes



— alometrie pro třídu 0,56
— alometrie pro řád 0,73

— horní kvadrant 0,68 (0,63 – 0,74), $p < .001$
— dolní kvadrant 0,69 (0,62 – 0,75), $p < .001$

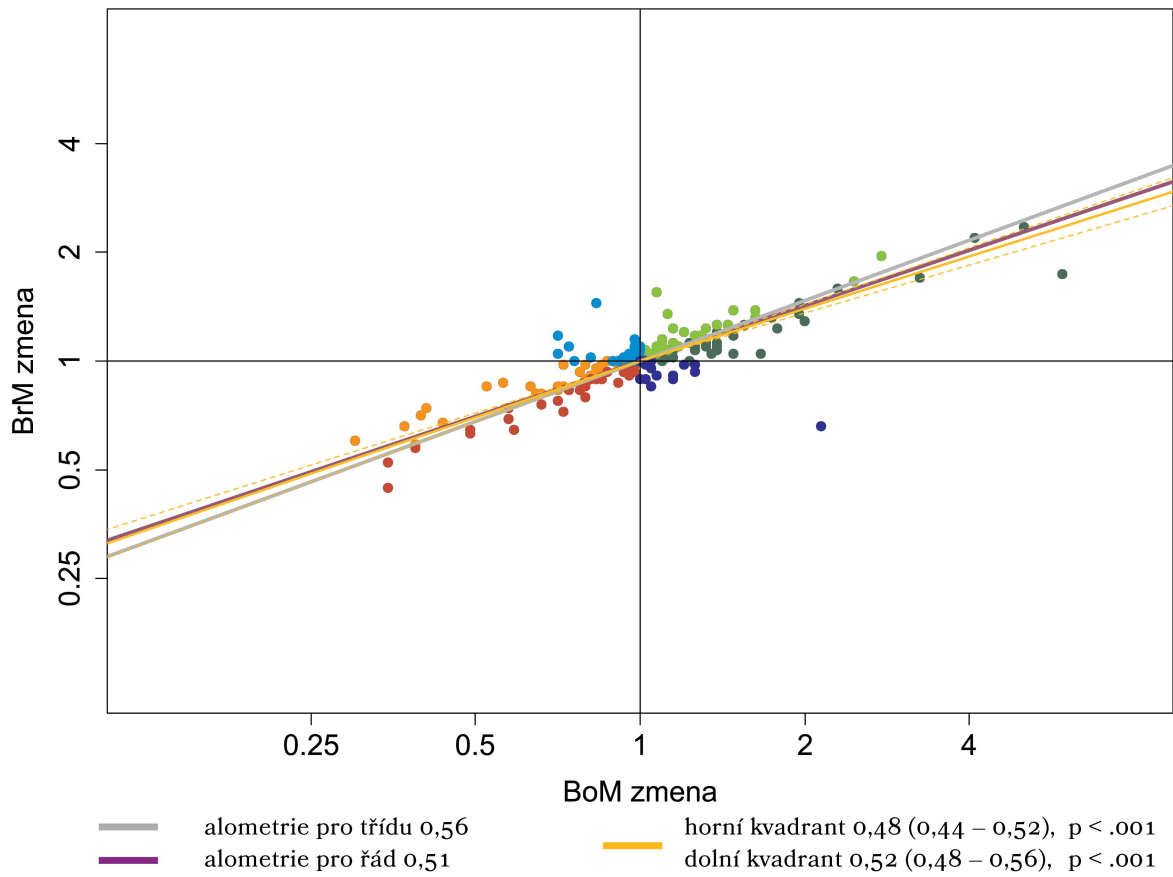
Strigiformes



— alometrie pro třídu 0,56
— alometrie pro řád 0,55

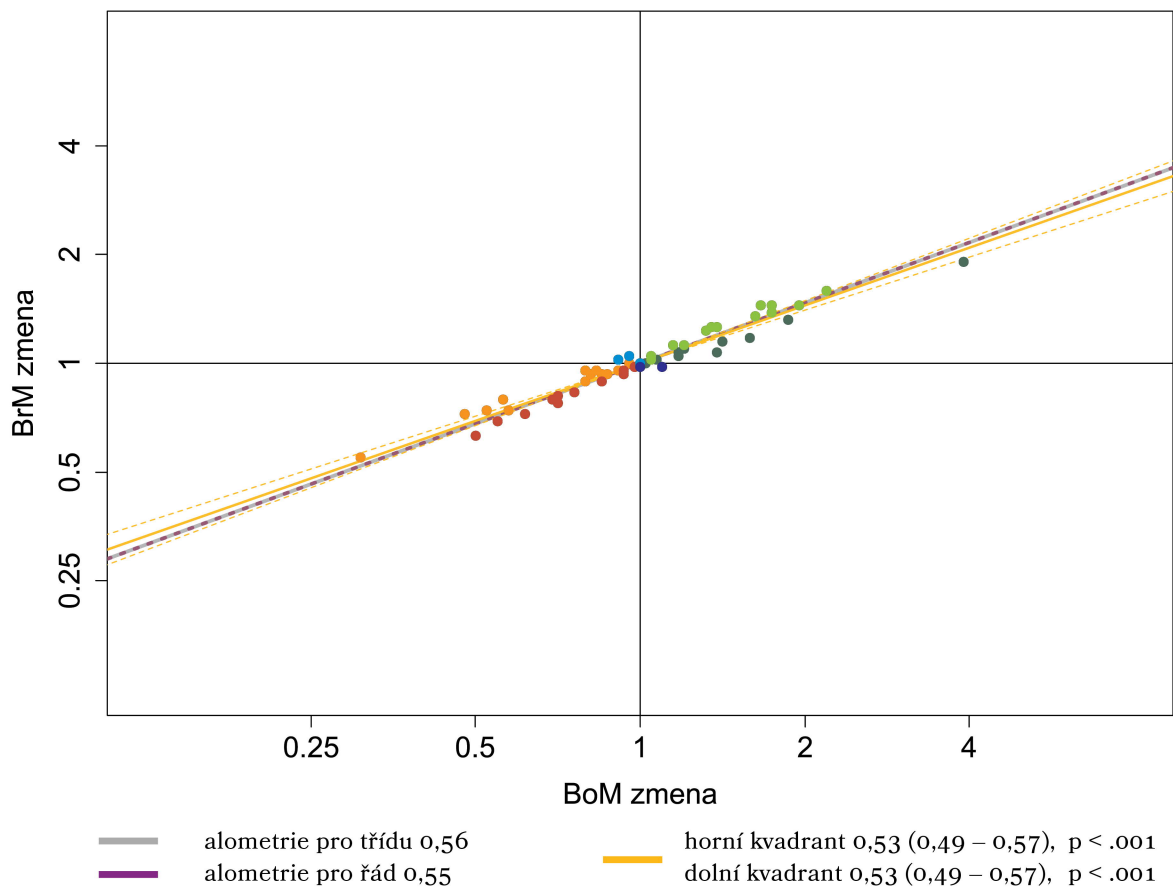
— horní kvadrant 0,62 (0,55 – 0,69), $p < .001$
— dolní kvadrant 0,62 (0,55 – 0,70), $p < .001$

Accipitriformes

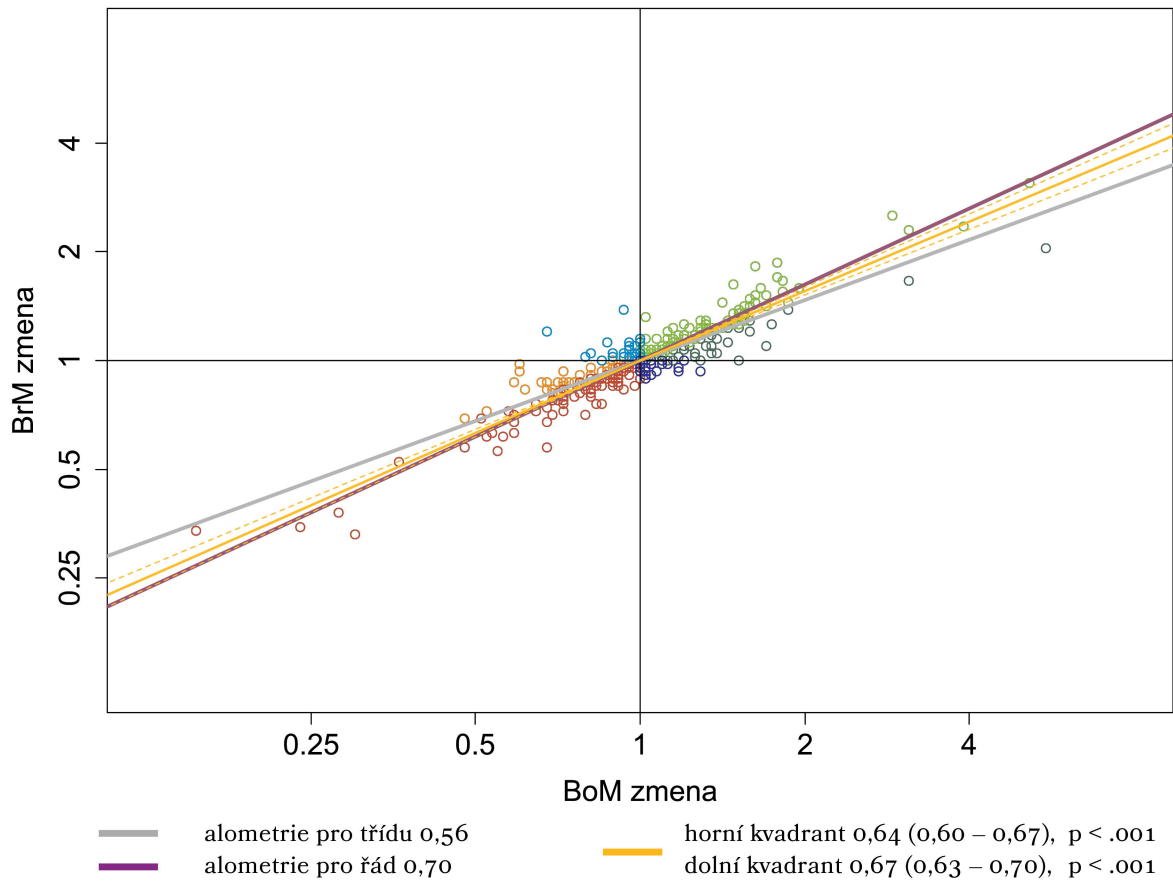


Australaves

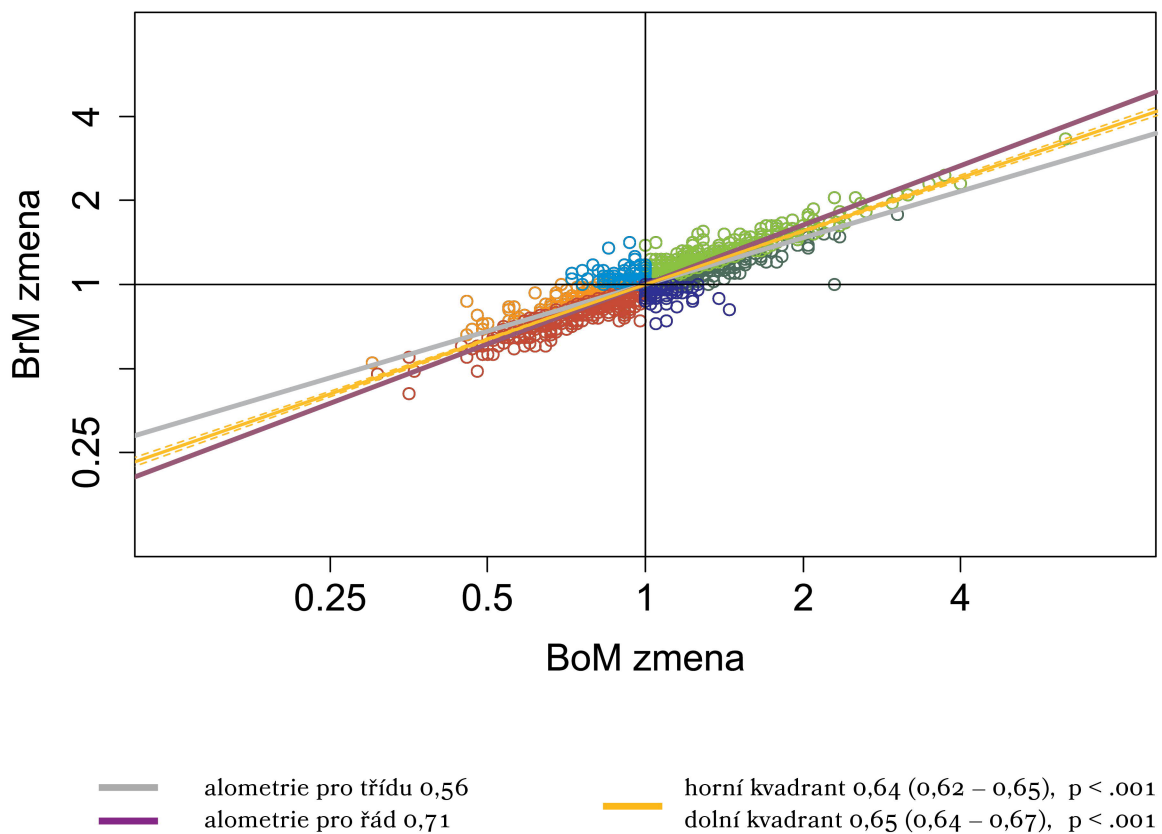
Falconiformes



Psittaciformes



Passeriformes

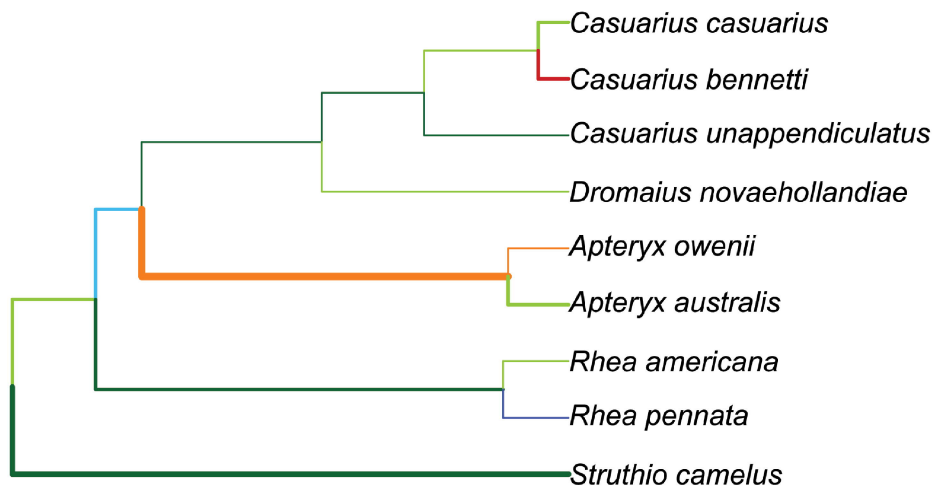


PŘÍLOHA 4. KOMPLETNÍ SOUBOR FYLOGENETICKÝCH STROMŮ S VYNESENÝMI ZMĚNAMI VE VELIKOSTI TĚLA A MOZKU PRO JEDNOTLIVÉ ŘÁDY

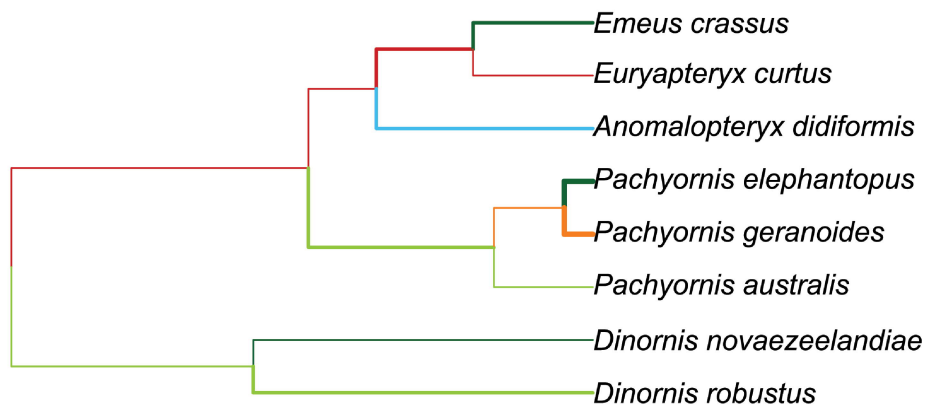
Barvy odpovídají šesti různým scénářům evoluce obou znaků „zrychlené zvětšení mozku, RV“; „zpomalené zvětšení mozku, PV“; „nezávislé zvětšení mozku, NV“; „zpomalené zmenšení, PM“; „zrychlené zmenšení, RM“ a „nezávislému zmenšení, NM“.

Paleognatha

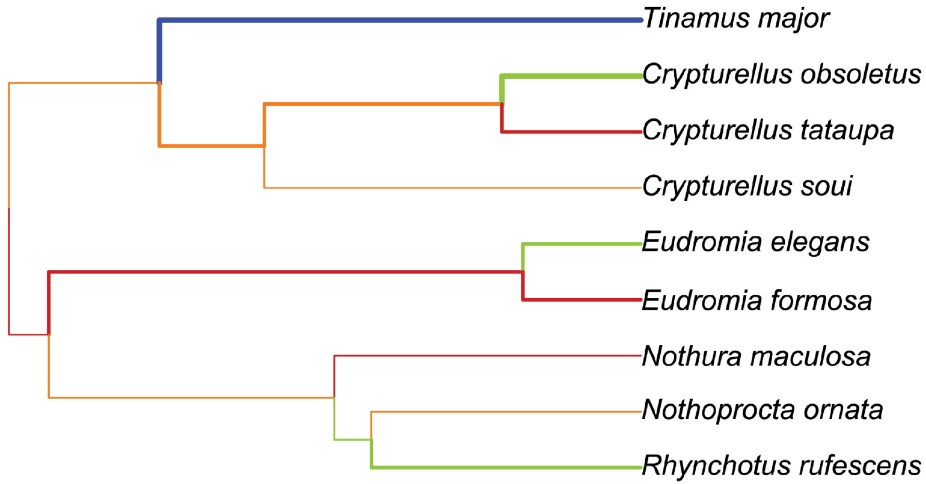
Struthioniformes



Dinornithiformes

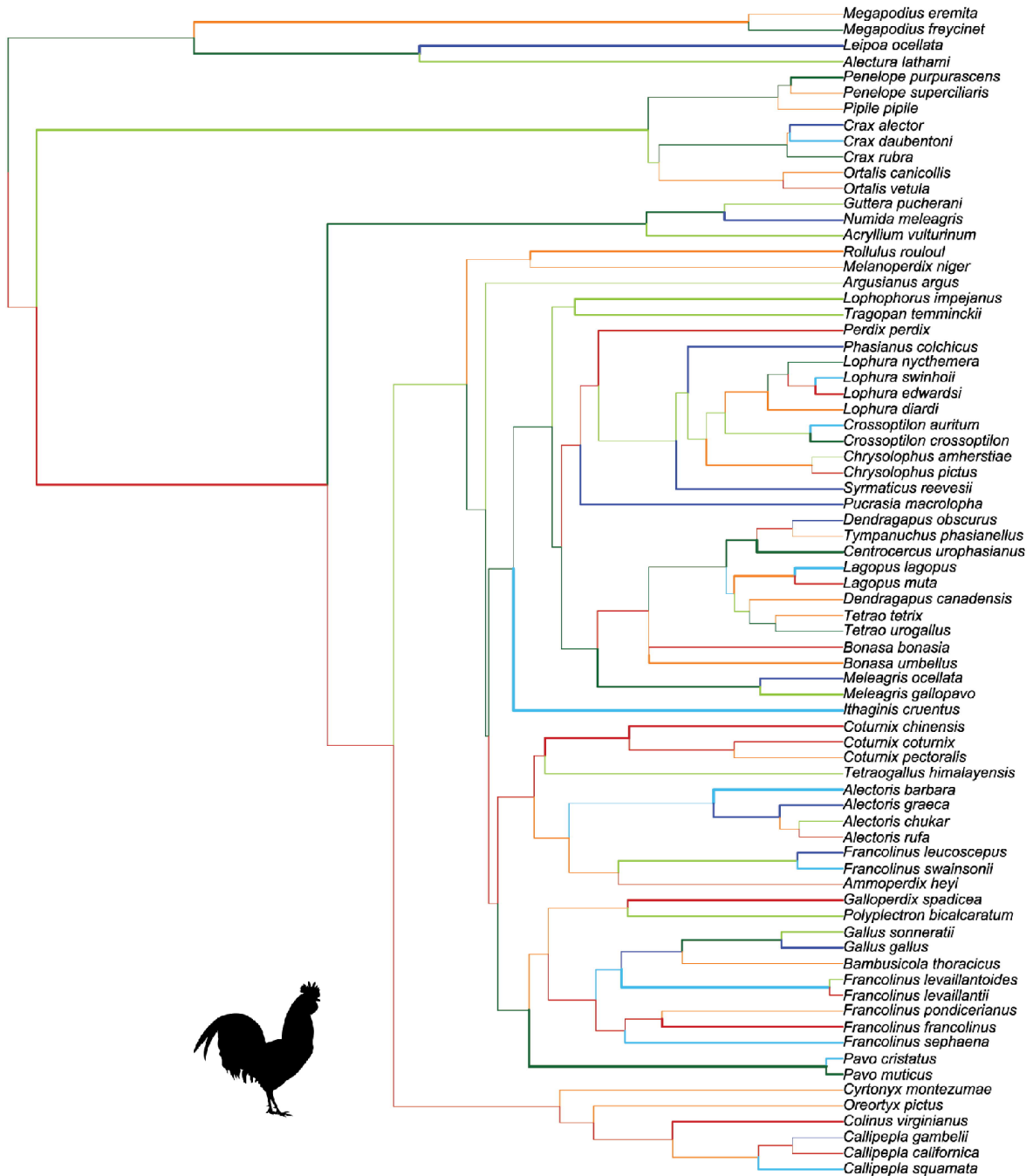


Tinamiformes



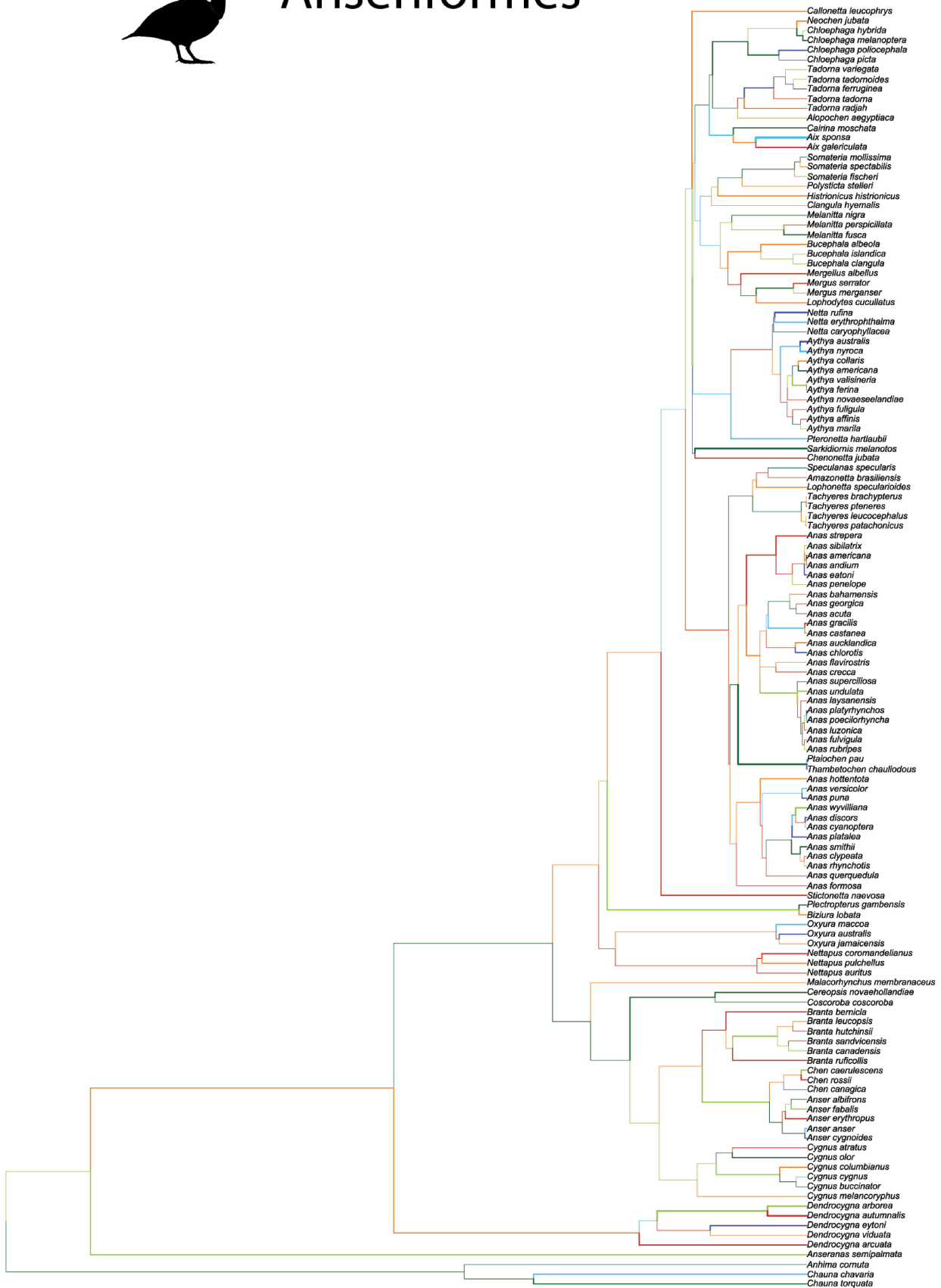
Galloanserae

Galliformes



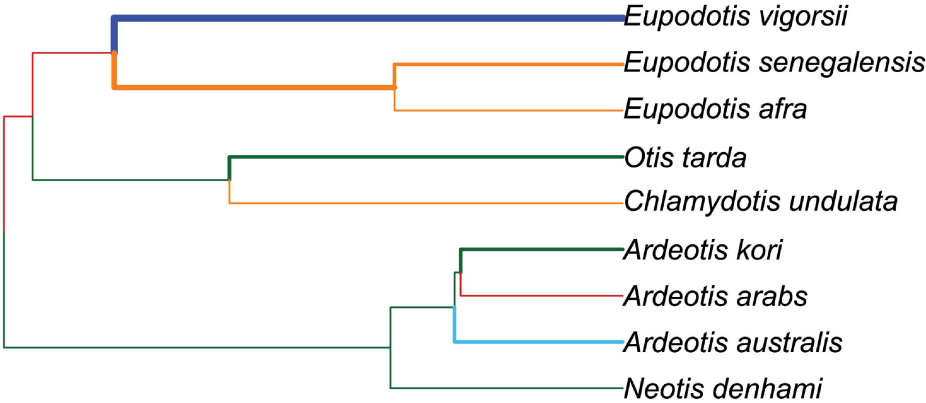


Anseriformes

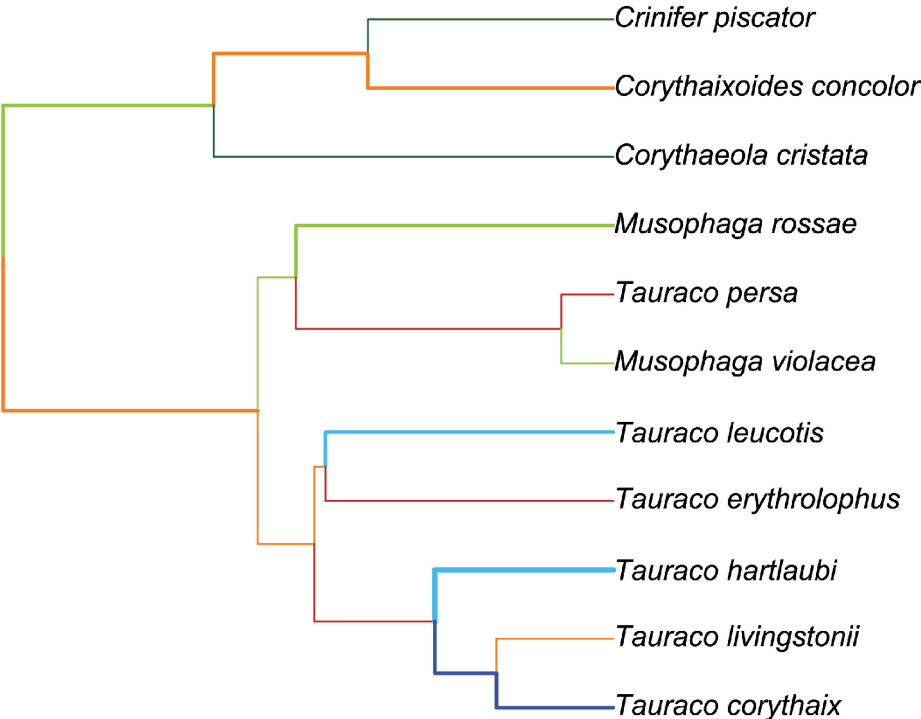


Otidimorphae

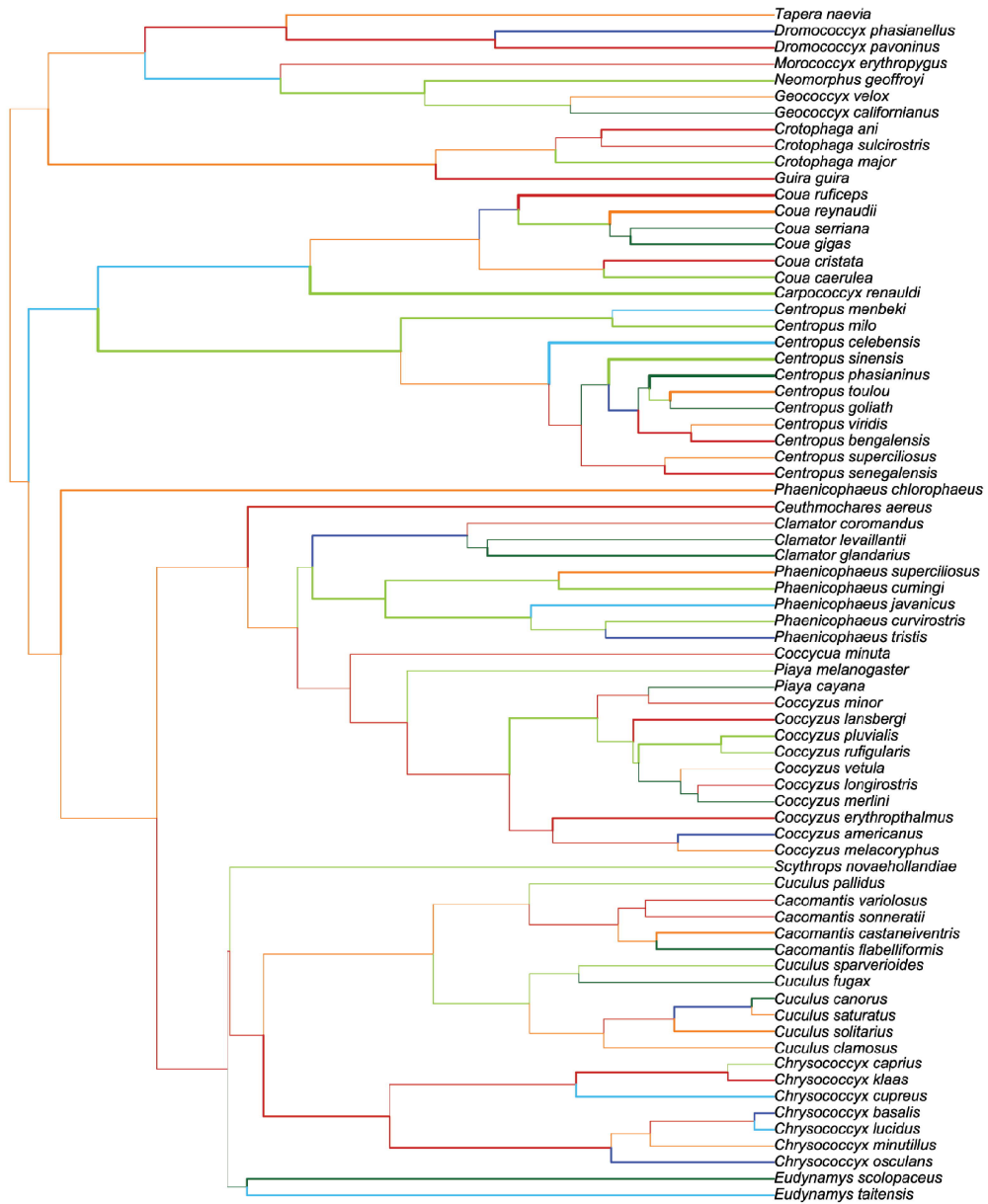
Otidiformes



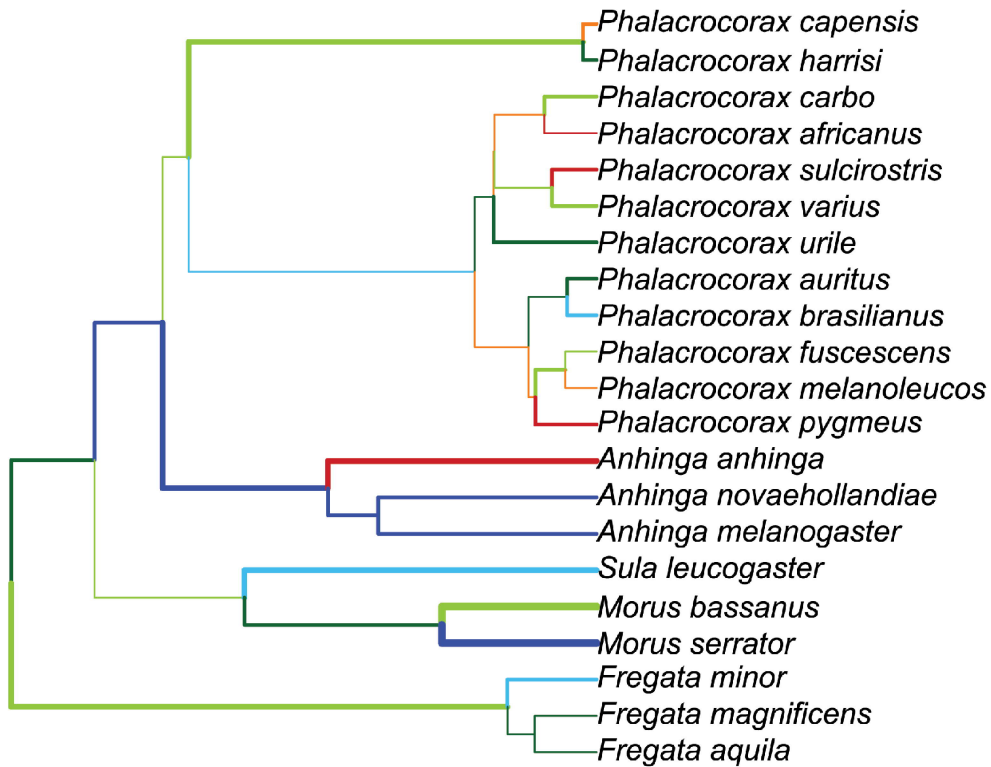
Musophagiformes



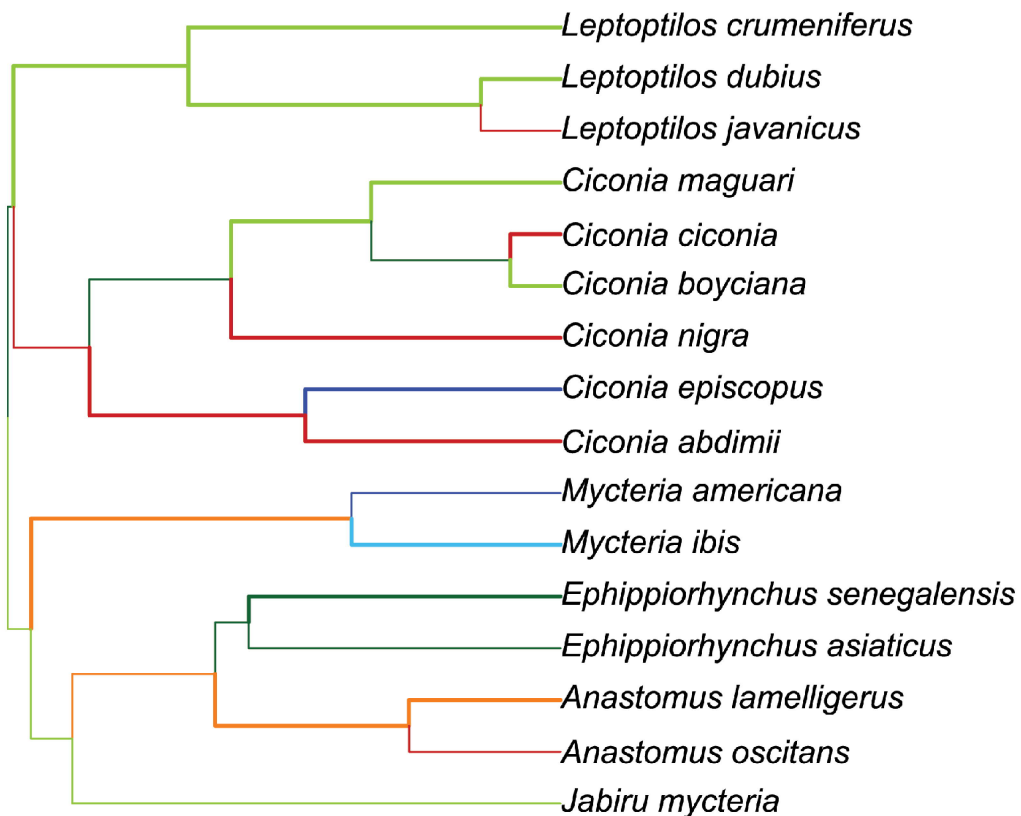
Cuculiformes



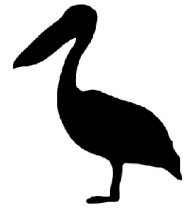
Suliformes



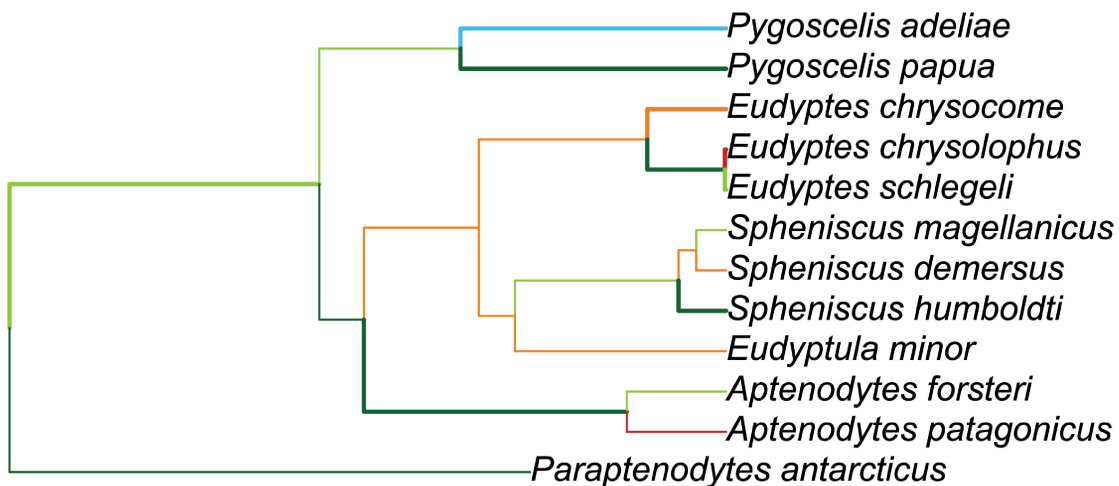
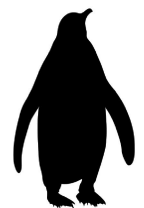
Ciconiiformes



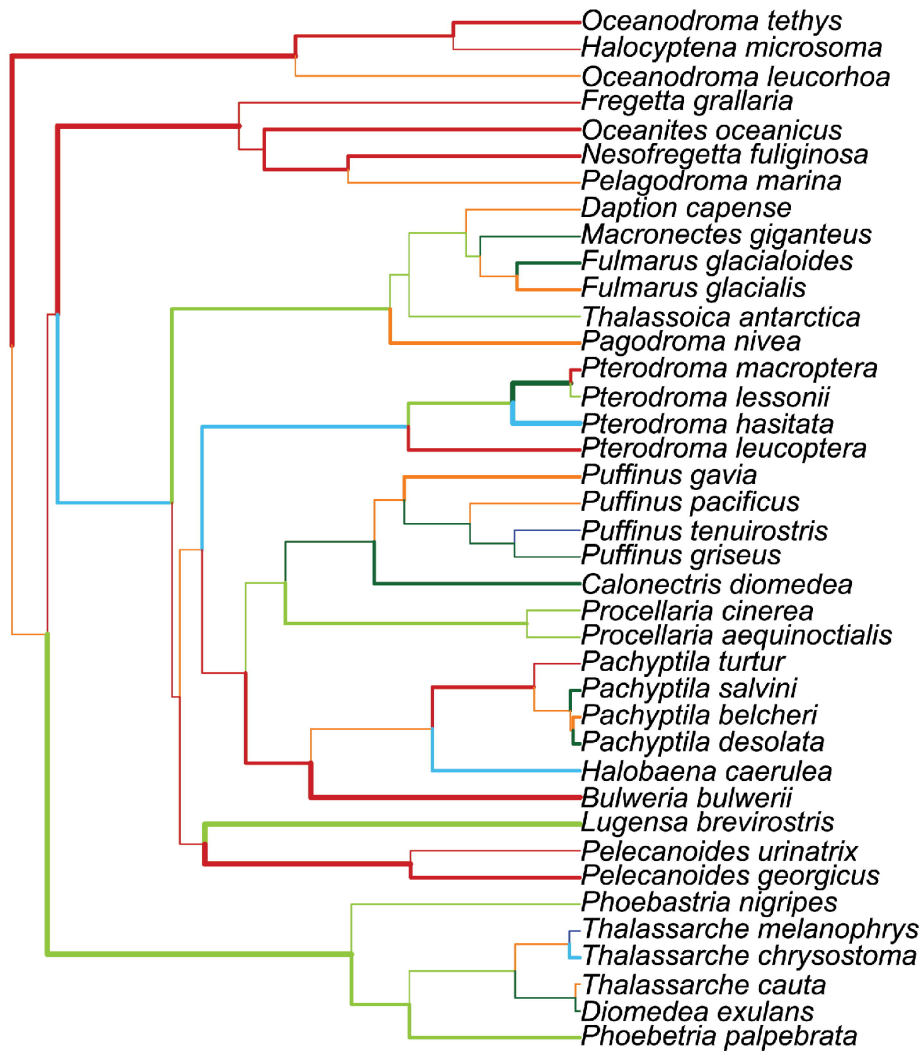
Pelecaniformes



Sphenisciformes

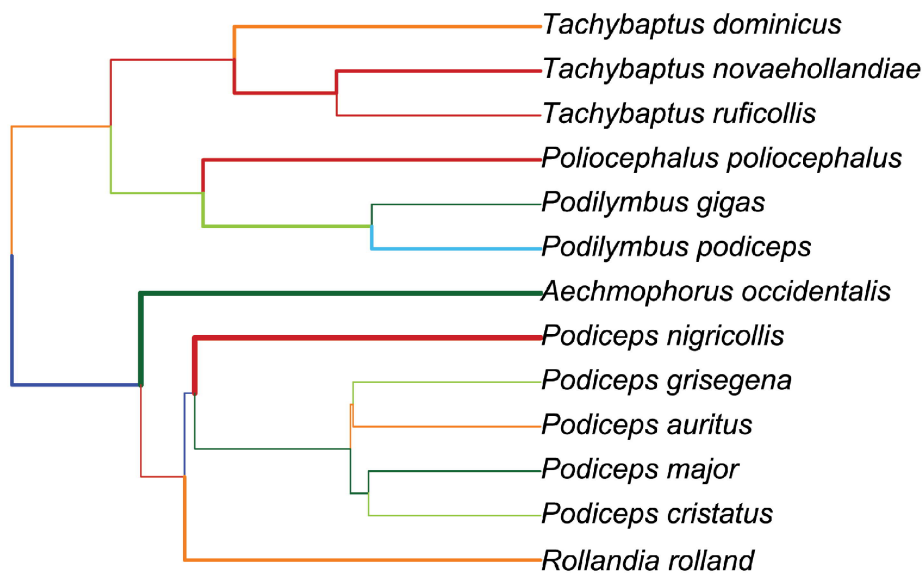


Procellariiformes



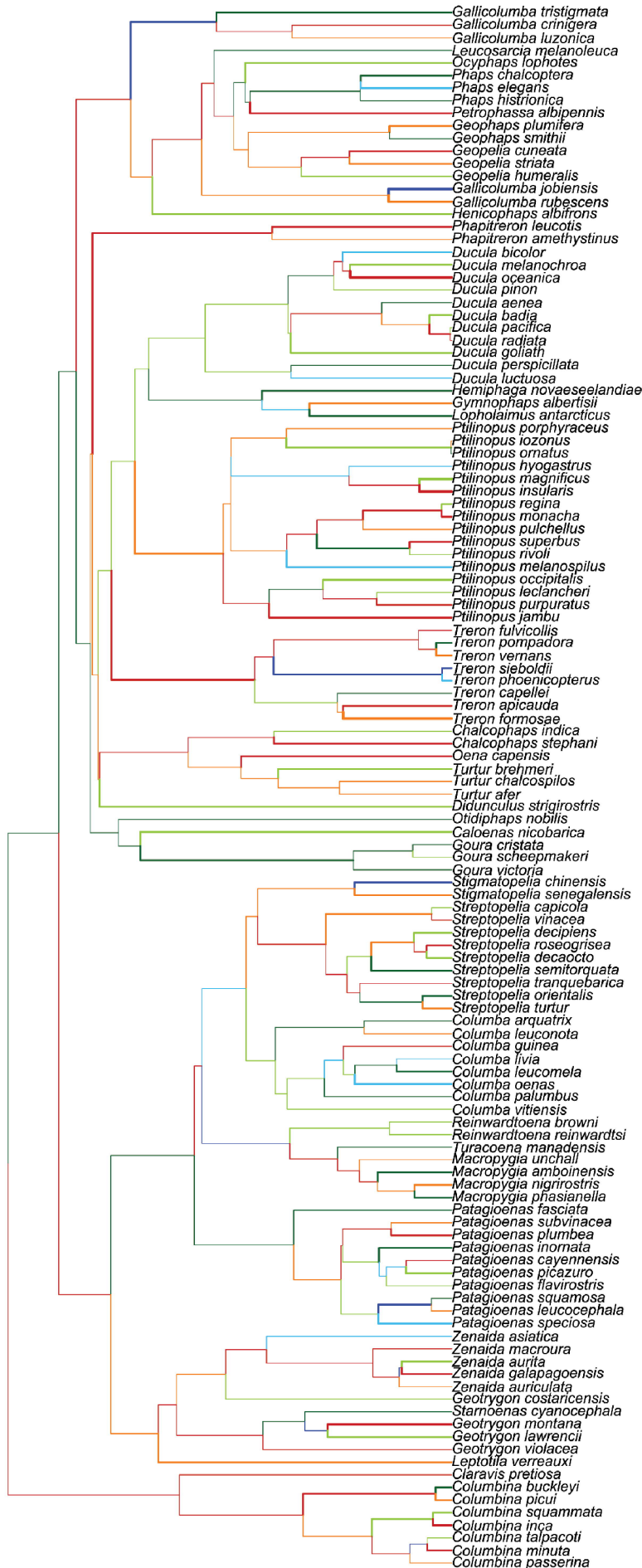
Mirandornithes

Podicipediformes

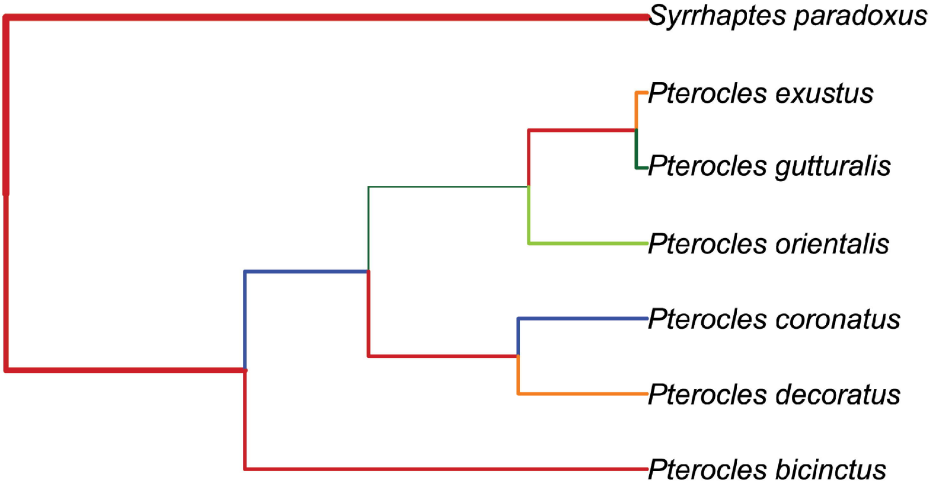


Columbimorphae

Columbiformes

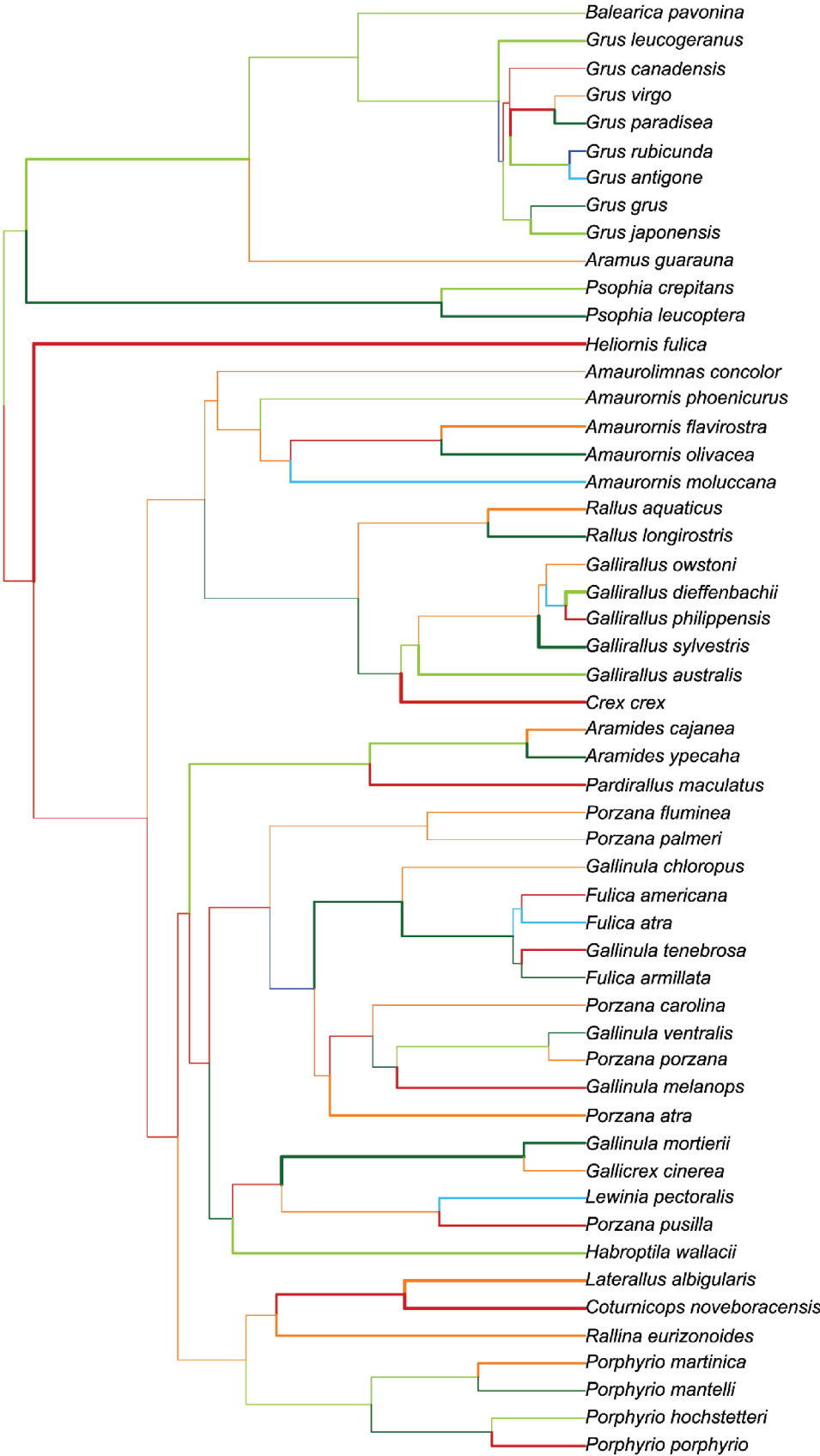


Pteroclidiformes



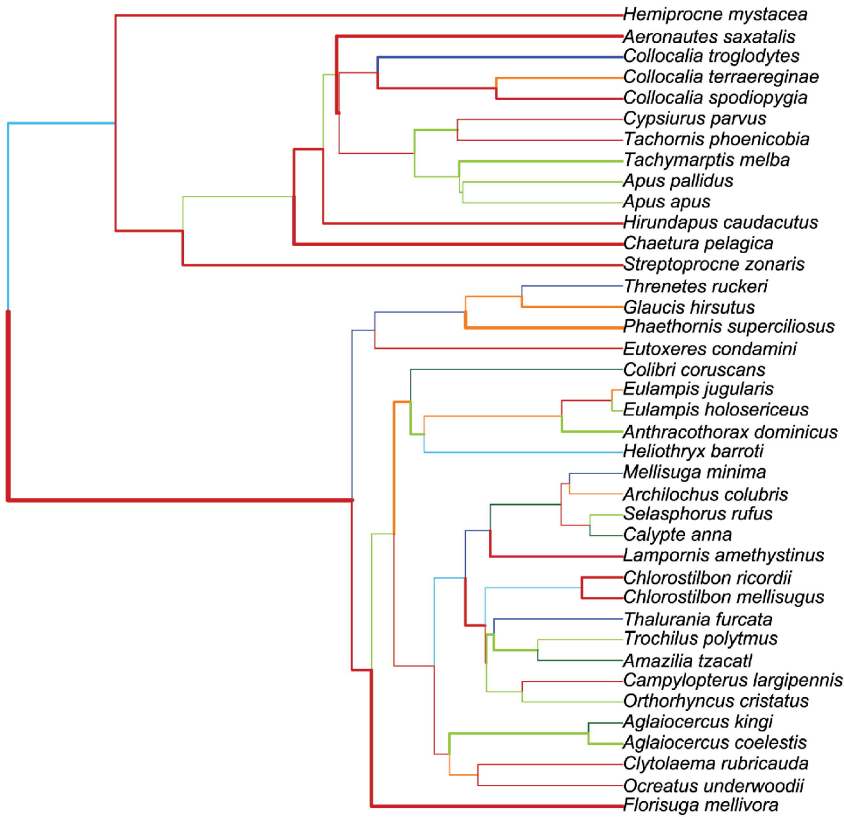
Gruiformes

Gruiformes

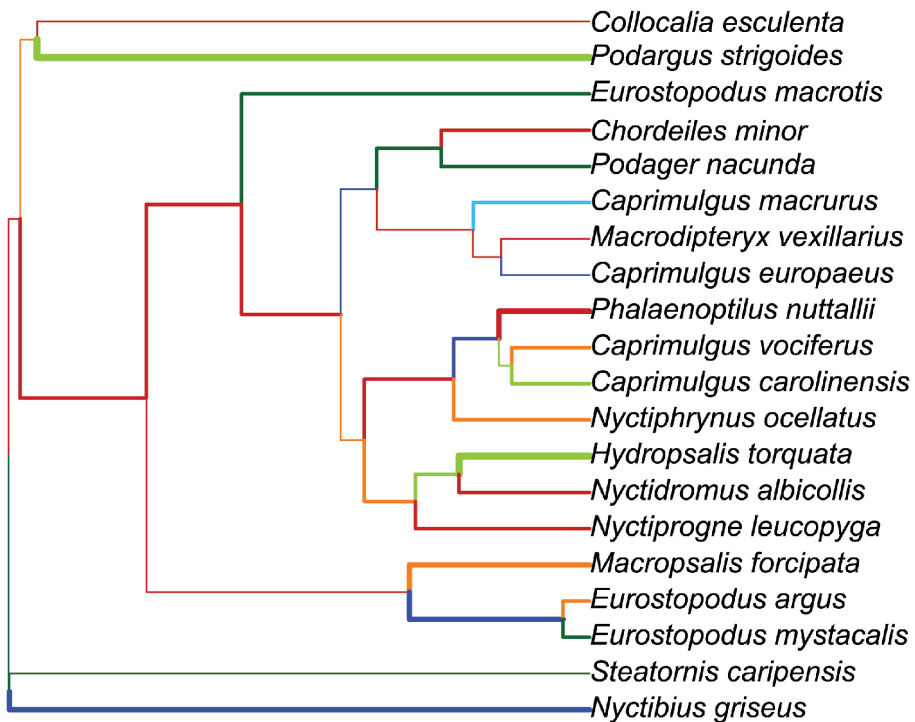


Strisores

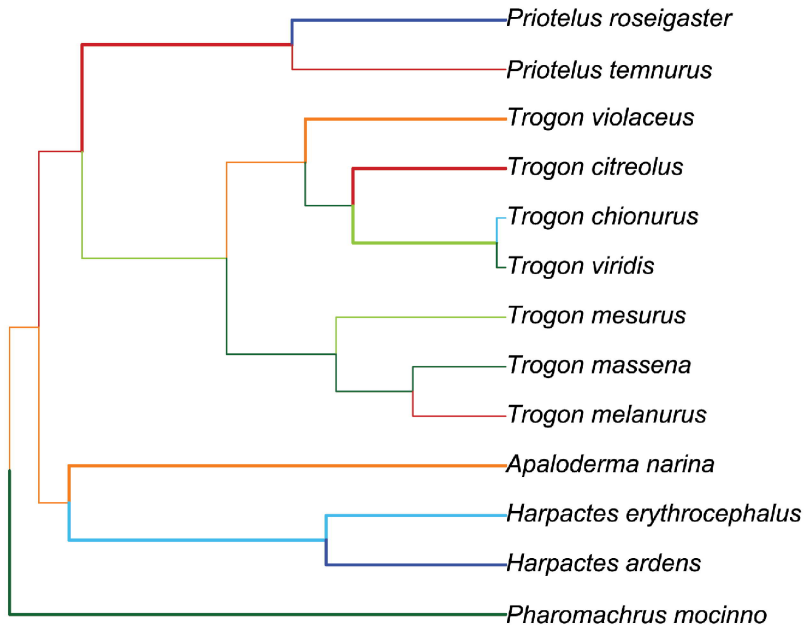
Apodiformes



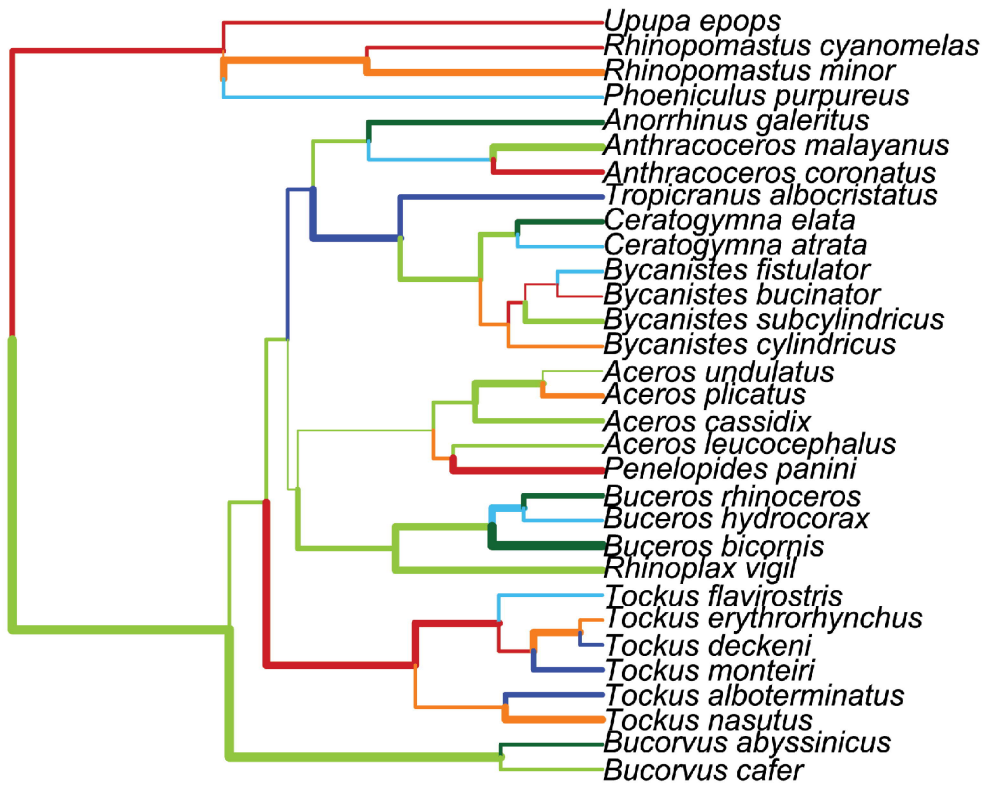
Caprimulgiformes



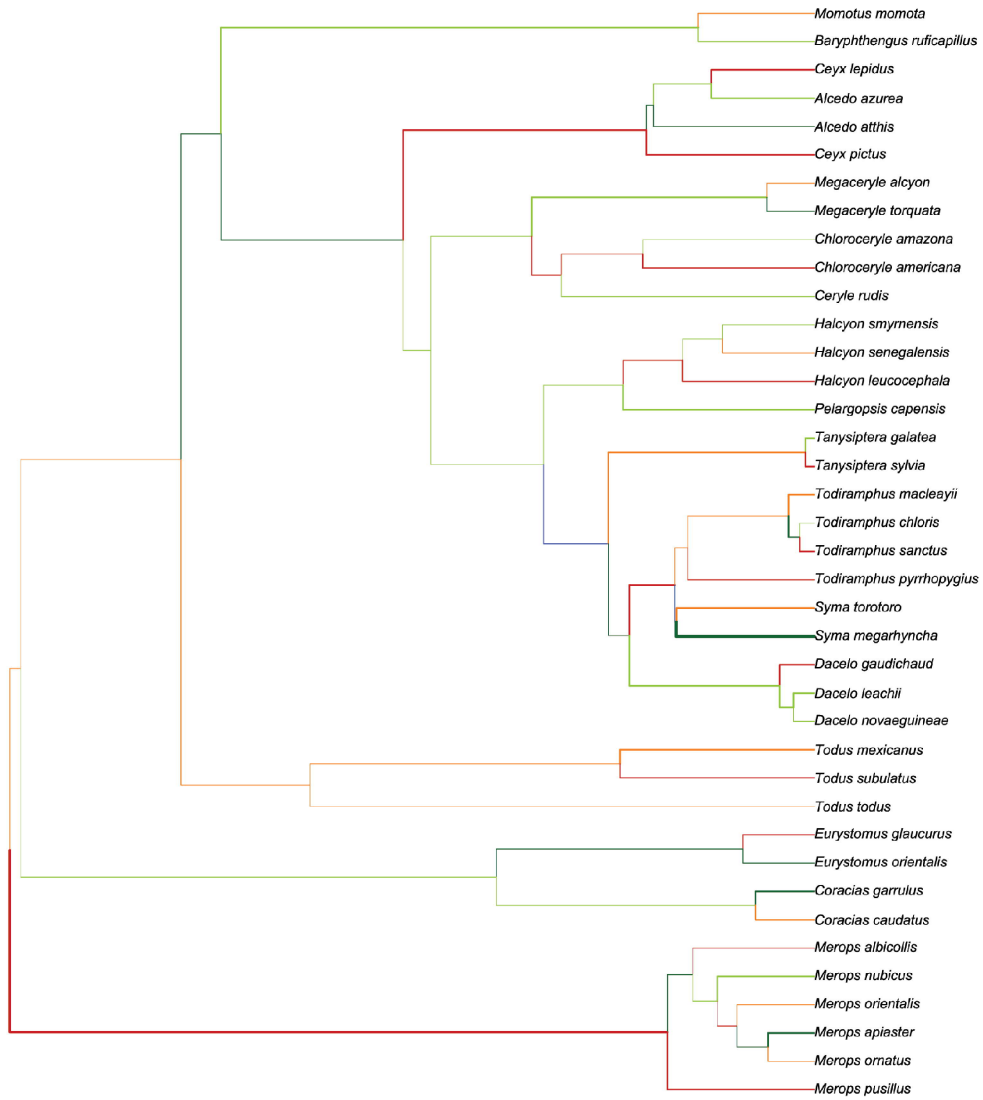
Trogoniformes



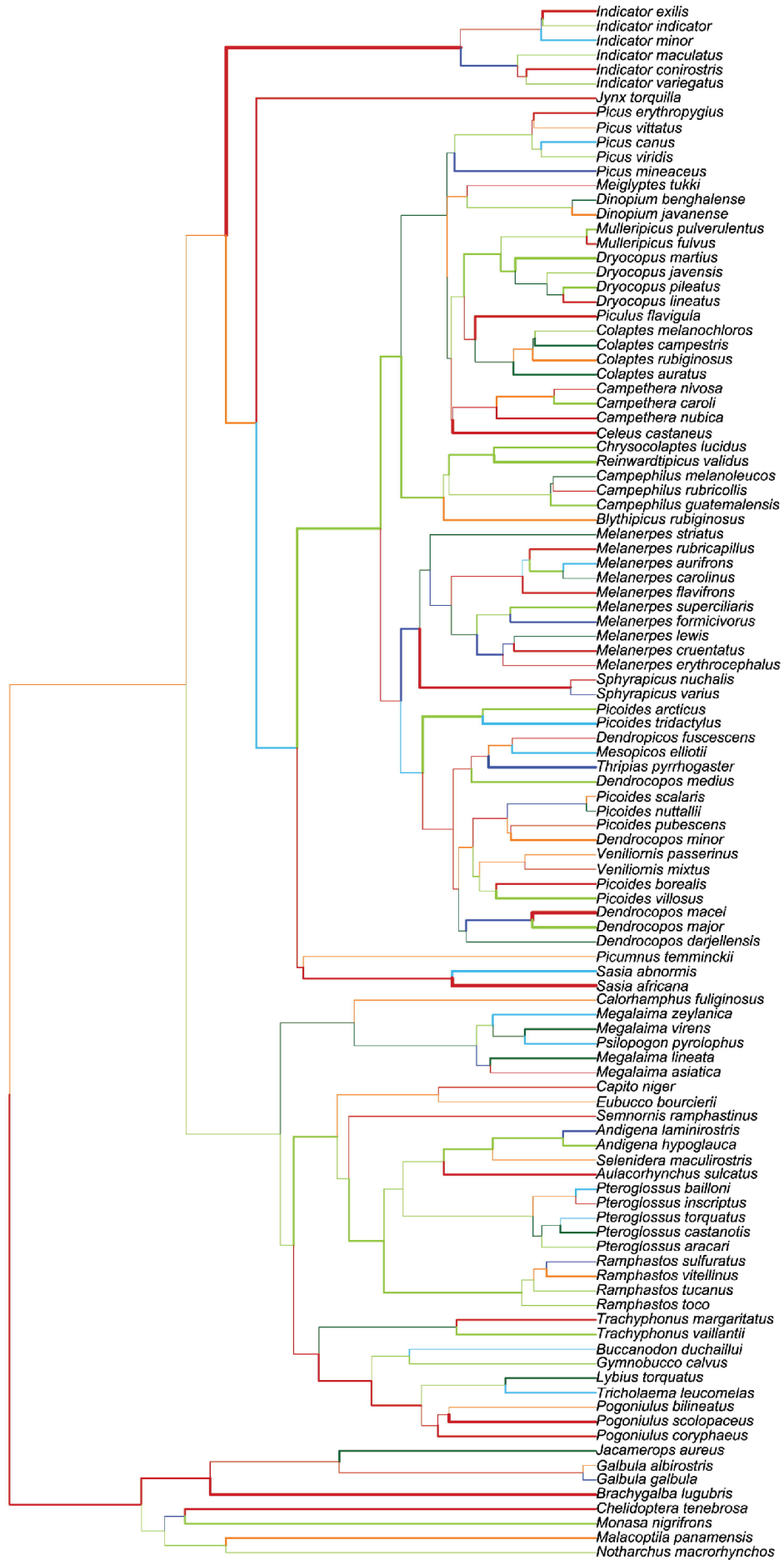
Bucerotiformes



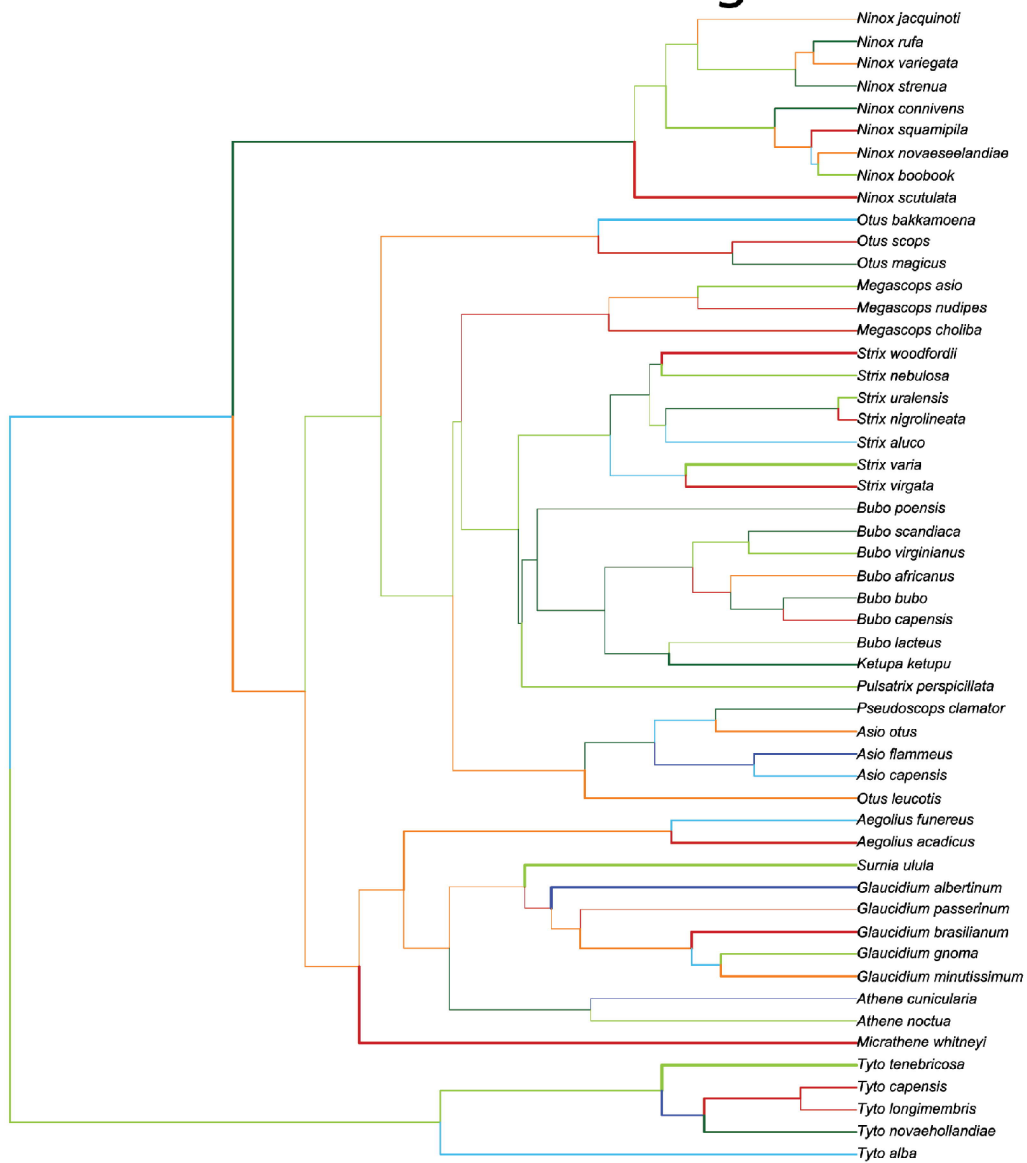
Coraciiformes



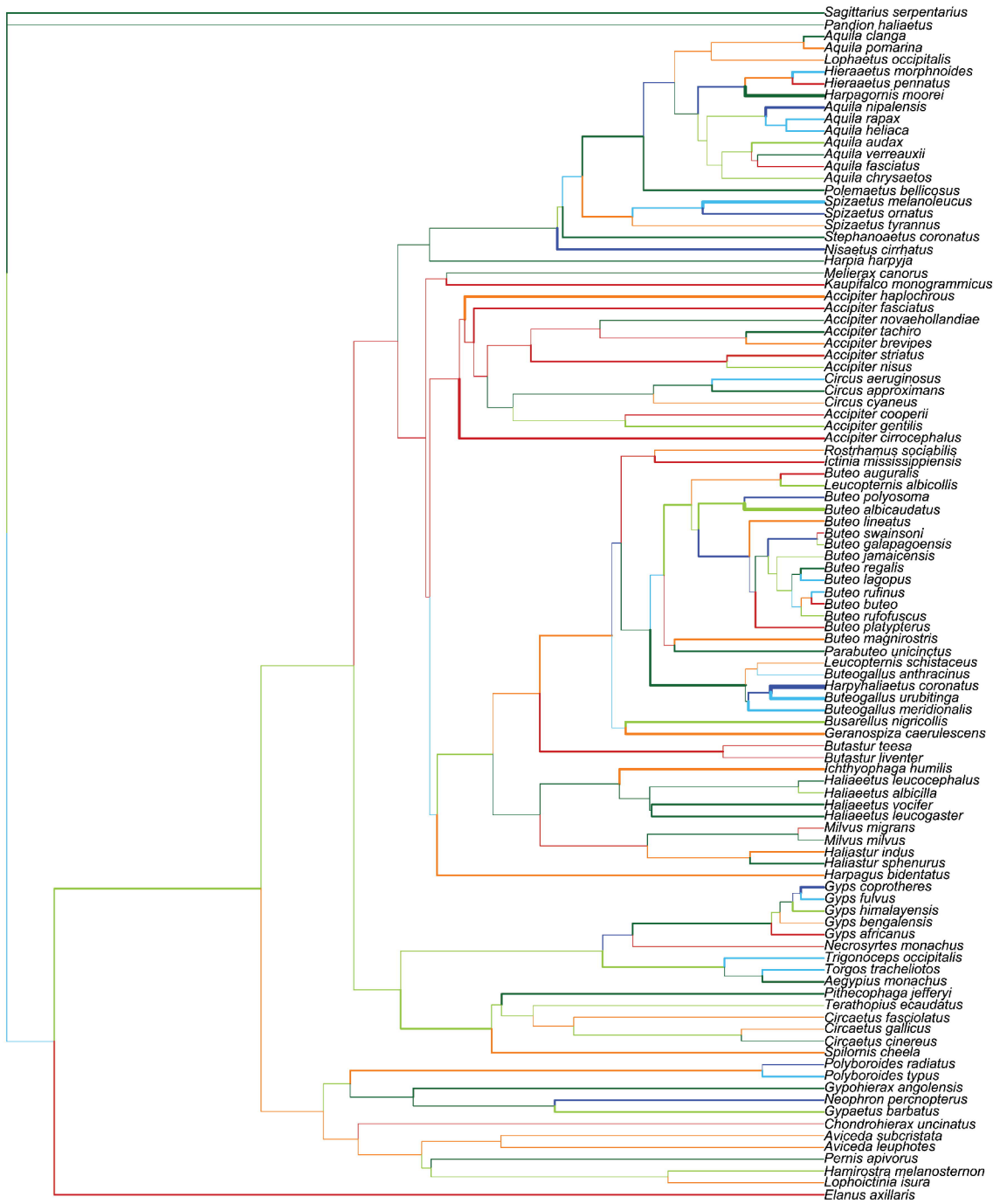
Piciformes



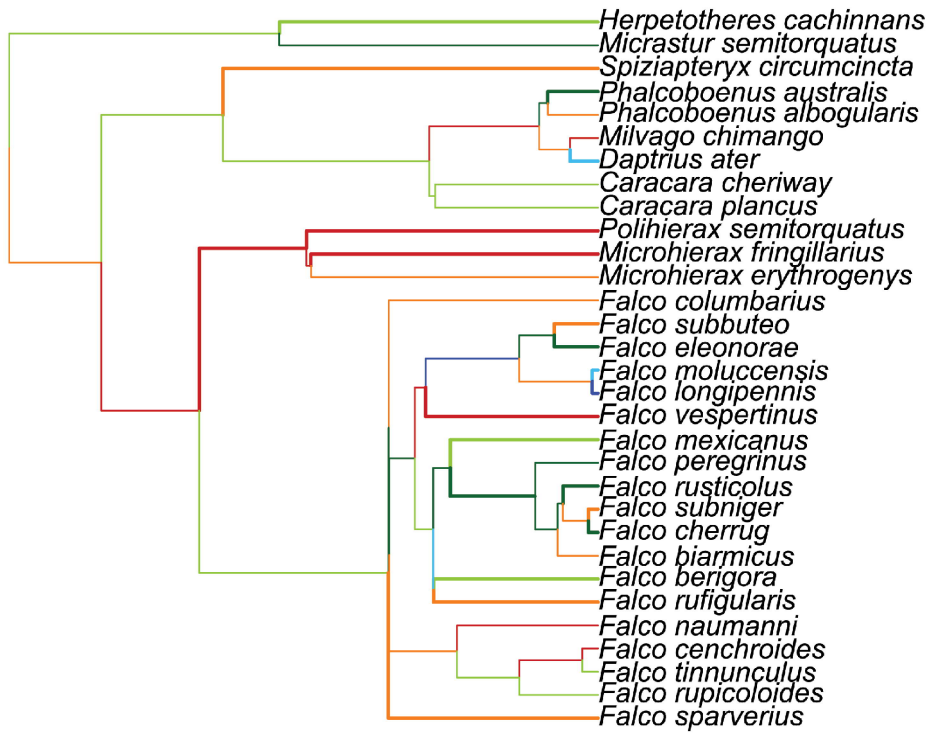
Strigiformes



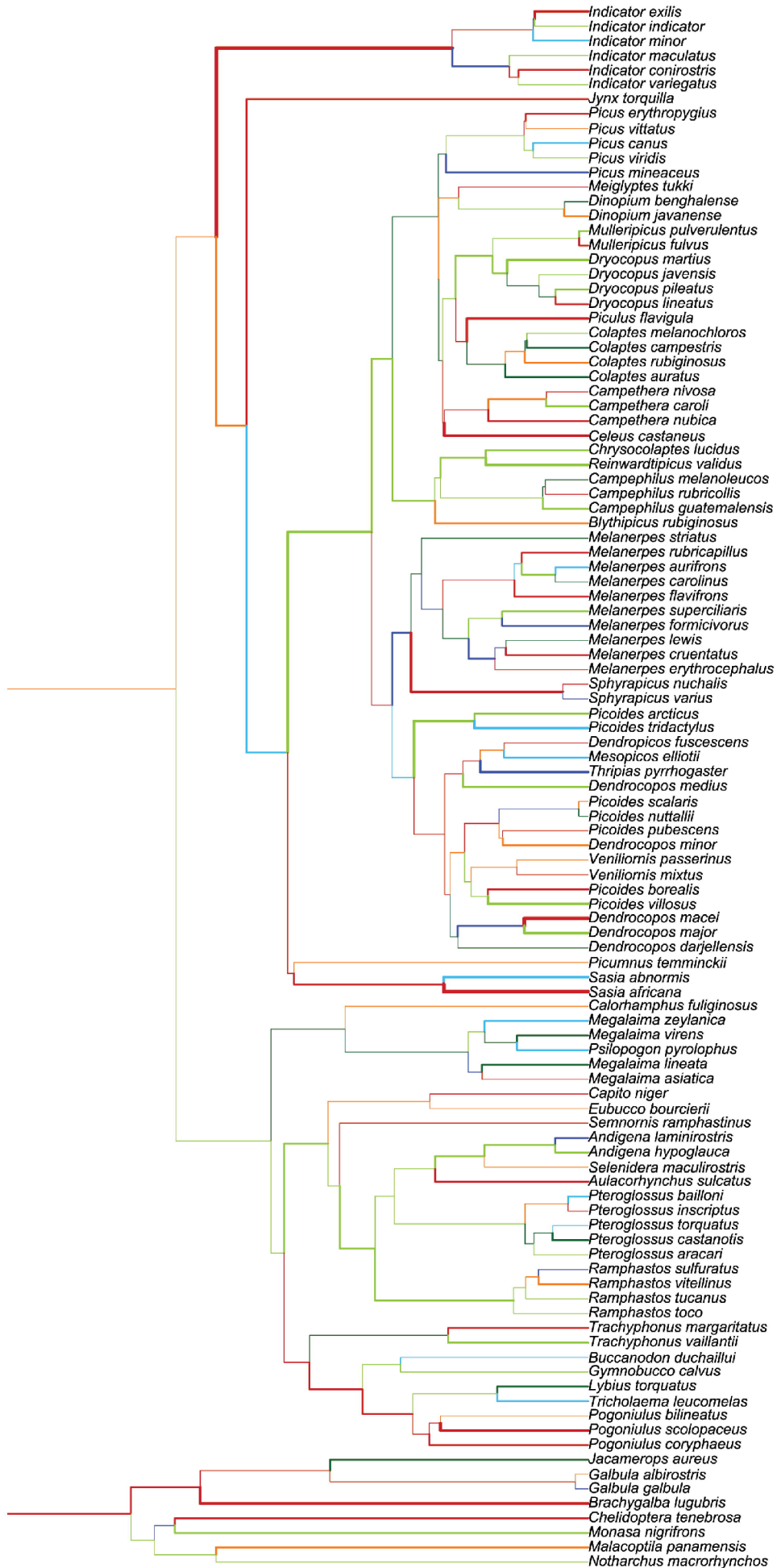
Accipitriformes



Falconiformes



Piciformes



Passeriformes

