

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy  
Katedra zoologie**



# **Evoluce zbarvení u ptáků: fylogenetická analýza u vybraných skupin papoušků**

**Bakalářská práce**

**Silvie Lišková**



**Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.  
Konzultantka: Mgr. Jana Marešová**

Praha 2007

## **Abstrakt:**

Tato práce shrnuje dosavadní znalosti o problematice ptačího zbarvení, mechanismů jednotlivých barviv – melaninů, karotenoidů a strukturních barev a jejich funkci, zabývá se mechanismy ptačího vidění, příčinami vzniku a udržování pohlavního dichromatismu, genetického polymorfismu i mezidruhových odlišností ve zbarvení. Dále je přehledem prací, které rekonstruuji evoluci barevných znaků na fylogenetických stromech jednotlivých ptačích druhů a popisuje i metodiku využívanou v těchto pokusech. Součástí práce je také experimentální část na papoušcích amazoňanech (rod *Amazona*), jež je sama touto rekonstrukcí a srovnává vývoj barevných znaků amazoňanů na třech různých fylogenetických stromech, molekulárním, který byl přejatý z práce Russella a Amata (2004), morfologickém a „total evidence“. Tyto stromy jsme porovnali a zjistili jsme, že formují podobné základní větve, a nacházíme díky jejich porovnání silně podpořené konvergence některých znaků.

## **Abstract:**

The aim of this thesis is to review modern theories about the birds coloration, color mechanisms and their function – melanins, carotenoids and structural colors, and to revise the function of birds vision, theories about the causes of formation and maintenance of the sexual dichromatism, genetic polymorphism and interspecific differences in coloration. Onwards, it reviews recent studies of phylogenetic reconstructions of colorful characters on clades specific to each bird species and the methodology used in such experiments. Another part of this thesis is made out of an experiment on the amazon parrots (Genus *Amazona*), which represents such phylogenetic reconstruction and compares the evolution of the parrots colorful characters on three phylogenetic trees. One of them is the molecular tree by Russello & Amato (2004), the other two, morphological and total evidence trees were made by us. By comparing the three trees we found that they form similar branches and strongly support convergences of some of the traits.

# Obsah:

1. Úvod.....	4
2. Literární přehled.....	4
2.1. Úvod do barevnosti ptáků .....	4
2.1.1 Mechanismy zbarvení .....	4
2.1.1.1 Melaniny a karotenoidy.....	5
2.1.1.2 Strukturální, UV a fluorescenční zbarvení.....	5
2.1.2 Ptačí zrak.....	6
2.1.2.1 Tetrachromatismus.....	6
2.1.2.2 Olejové kapičky.....	6
2.1.2.3 UV zření .....	7
2.2 Fylogeneze zbarvení.....	8
2.2.1 Fylogenetické rekonstrukce.....	8
2.2.1.1 Metodika fylogenetických rekonstrukcí.....	8
2.2.1.2 Výsledky fylogenetických rekonstrukcí.....	10
2.2.1.2.1 Konvergence opeření u vlvhvců ( <i>Icterus</i> ).....	10
2.2.1.2.2 MülleroVská mimeze u jedovatých pitohui ( <i>Pitohui</i> ) a další konvergence .....	13
2.2.1.2.3 Změny ve fylogenezi karotenoidového, melaninového a strukturního zbarvení .....	13
2.2.1.2.4 Zbarvení opeření nese slabý fylogenetický signál .....	14
2.2.2 Evoluce pohlavního dichromatismu.....	14
2.2.3 Příčiny evolučních změn I: Pohlavní dichromatismus.....	15
2.2.3.1 Pohlavní výběr působící na samce a vliv sociální struktury .....	15
2.2.3.2 Pohlavní výběr působící na samice .....	17
2.2.3.3 Přírodní výběr působící na samice .....	18
2.2.3.4 Rozdílné působení samců a samic na predátory.....	18
2.2.4 Příčiny evolučních změn II: Genetický polymorfismus.....	19
2.2.4.1 Apostatický (frekvenčně závislý) výběr.....	19
2.2.4.2 Disruptivní výběr.....	20
2.2.4.3 Alternativní strategie výběru kořisti.....	20
2.2.4.4 Nenáhodné párování.....	21
2.2.5 Příčiny evolučních změn III: Mezidruhová variabilita .....	21
2.2.4.1 Druhové rozpoznávání .....	21
2.2.4.2 Prostředí působící jako faktor mezidruhové odlišnosti .....	22
2.2.4.3 Signalizace predátorům.....	23
2.2.4.4 Nahánění kořisti (prey flushing hypothesis) .....	24
2.2.5 Mechanismy fylogeneze karotenoidů, melaninů a strukturních barev.....	24
2.2.5.1 Karotenoidy.....	24
2.2.5.1 Melaniny.....	26
2.2.5.1 Strukturní barvy.....	27
3. Experimentální část.....	28
3.1 Metodika.....	28
3.2 Výsledky.....	30
3.3 Diskuse.....	32
4. Závěr.....	35
5. Použitá literatura .....	35
6. Přílohy .....	48

# 1. Úvod

Obdivuhodná škála pestrých barev ptáků udivovala člověka již od pradávna. V moderním světě se nyní člověk snaží tento umělecký výtvar přírody vysvětlit na evolučním pozadí, chce pochopit jeho funkci a směr vývoje a také nahlédnout na jeho mechanismy a různorodost. Jaké mechanismy způsobily tak obrovskou variabilitu? Jak rychle se barvy mění? Jaký je význam pestrosti opeření a jakou roli hraje v životě ptáků? A také jakým způsobem ji sami ptáci vnímají? Těmito a dalšími otázkami se zabývá moje bakalářská práce, jež shrnuje většinu moderních poznatků na téma fylogeneze ptačího zbarvení. Dále obsahuje experimentální část, v níž se zabývá přímo evolucí barevných znaků exotických papoušků amazoňanů. Jejich základní zelené zbarvení je zdobeno mnoha ornamenty, převážně červenými, bílými, žlutými a modrými, v pestrých a různorodých kombinacích. Zároveň však taxon amazoňanů zahrnuje mnoho druhů a poddruhů a stává se tak vhodným pro fylogenetickou analýzu barevných znaků. Naším cílem bylo porovnat jejich vývoj na třech různých fylogenetických stromech, zjistit, jak se tyto liší, a zda jsou barevné znaky v evoluci výrazně proměnné.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Úvod do barevnosti ptáků

#### 2.1.1 Mechanismy zbarvení

Zbarvení peří může být buďto strukturální, založeno na interferenci a lomu světla od mikrostruktur keratinových vrstev per, nebo způsobené pigmenty. Pigmentózní se dělí na melaninové, karotenoidové a porfyrinové (Fox 1976, Brush 1978 ex. Badyaev & Hill 2000). Každé z těchto typů zbarvení produkuje určité barvy (ačkoliv se nedá vždy predikovat najisto, viz McGraw et al. 2004): Melaninové pigmenty jsou zodpovědné za černou, šedou, hnědou, červenohnědou a bledě žlutou barvu, karotenoidové za sytě červenou, oranžovou, žlutou či fialovou a porfyrinové ze zelenou, červenou a hnědou barvu. Strukturální barvy pak produkují bílou, modrou, zelenou a iridescentní barvu (Fox 1976, Brush 1978, Proctor & Lynch 1993 ex. Mahler et al. 2003). Výjimku tvoří červené zbarvení u papoušků, které je produkováno nikoliv karotenoidy, ale čtyřmi lipochromy psittacofulviny (McGraw & Nogare 2005, Stradi et al. 2001).

### 2.1.1.1 Melaniny a karotenoidy

Protože porfyriny se objevují převážně na těch částech peří, které nejsou přímo ukazovány na světlo (Brush 1978 ex. Gray 1996), nejčastěji studovanými barvivy u ptáků jsou karotenoidy a melaniny. Oba pigmenty se zásadně liší. Melaniny mohou být živočichy syntetizovány z aromatických aminokyselin fenylalaninu a tyrosinu (Hearing 1993), jejich exprese je dána především geneticky a není tak lehce ovlivněna prostředím, včetně stravování (Decker & McGinnis 1947, Fox 1976, Buckley 1987 ex. Badyaev & Hill 2000, ale viz Fitze & Richner 2002; McGraw 2003; Stoehr 2006), a tak melaninové zbarvení není v přírodě dobrým ukazatelem kvality jedince (McGraw et al. 2002). Melanin je silně ovlivněn hormony a jeho funkce je hlavně v signalizaci sociální dominance samců (Rohwer 1975). Oproti melaninům karotenoidy živočichové nedovedou syntetizovat (Fox 1976, Goodwin 1984 ex. Badyaev & Hill 2000), takže jejich exprese je silně závislá na jejich příjmu z potravy (Hadfield & Owens 2006; Fitze et al. 2003; Tschirren et al. 2003) a je drahá. Karotenoidy navíc plní důležité fyziologické funkce v imunologii a detoxifikaci organismu (Lozano 1994, Møller et al. 2000 ex. Mahler et al. 2003), takže syté karotenoidové zbarvení znamená nadbytek těchto pigmentů nad množství, které je potřeba fyziologicky, a je dobrým ukazatelem kvality jedince (Hill 1999). Na základně těchto rozdílů v nákladnosti obou pigmentů došli mnozí autoři k závěru, že karotenoidové zbarvení spíše podléhá pohlavnímu výběru a je zodpovědné za evoluci pohlavního dichromatismu (Gray 1996; Badyaev & Hill 2000; ale viz Mahler et al. 2003). Evoluci karotenoidového a melaninového zbarvení a faktorům, které ji ovlivňují, se dále věnuji ve vlastní kapitole.

### 2.1.1.2 Strukturální, UV a fluorescenční zbarvení

Mnohem menší pozornosti se dostává strukturálnímu zbarvení. To může být rozděleno na iridescentní a neiridescentní. Iridescentní barvy se mění s úhlem pohledu či osvětlením, zatímco neiridescentní zůstávají stejné nezávisle na geometrickém úhlu (Osorio & Ham 2002) a tvoří především tyrkysové, modré, fialové a také ultrafialové (UV) zbarvení (Prum et al. 1999; Shawkey et al. 2003; Doucet et al. 2004; Doucet et al. 2006). Málo se ví o jeho nákladnosti a možnosti signalizovat kvalitu jedince, ale např. McGraw et al. (2002) ukazuje, že strukturální barvy jsou indikátory zdraví a kondice jedince na vlhovci (*Molothrus ater*), Morimoto et al. (2006) dokazuje na morušce (*Tarsiger cyanurus*), že má význam v signalizaci při teritoriálních interakcích mezi samci a některé práce zabývající se opeřením odrážející UV

světlo nalézají jeho význam při mezipohlavních interakcích (Hunt et al. 1999; Pearn et al. 2001).

Papoušci mají ještě další zajímavý aspekt zbarvení, a tím je fluorescenční opěření. Fluorescence nastává, když světlo krátkých vlnových délek je pohlceno a poté znovu odraženo ve větších vlnových délkách (Mazel 1991 ex. Pearn et al. 2001). U papoušků je absorpce v UV délkách a odraz pak v lidem viditelném spektru. Pearn et al. (2001) ukazuje na andulkách (*Melopsittacus undulatus*), že UV zbarvení hraje roli při vybírání partnera, nikoliv však fluorescence jako taková. Její funkce v signalizaci je zatím velmi málo prozkoumaná a takřka neznámá.

## 2.1.2 Ptačí zrak

### 2.1.2.1 Tetrachromatismus

Abychom si mohli správně vykládat poskytované signály barev u ptáků, je třeba něco vědět o ptačím zraku, který se velmi liší od zraku lidského. Ptačí zrak má mnohé vlastnosti, které napovídají, že je velmi dobře uzpůsoben barevnému vidění. Jedním z nich je tetrachromaticita. Lidský zrak je pouze trichromatický, což znamená, že má tři druhy čípků, které mají absorpční maximum kolem 560, 530 a 430 nm (Goldsmith 1990; Zeki 1993 ex. Bennett et al. 1994). V tomto pořadí se tyto vlnové délky lidem jeví jako červená, zelená a modrá, a jejich mixováním pak mohou vnímat všechny (pro člověka poznatelné) barvy. S těmito třemi čípkami je možné proti sobě postavit dva nezávislé kanály a k nim třetí, čili dlouhovlnné světlo (L) a světlo střední délky (M) (+L -M = červená, -L + M = zelená) a ku těmto pak krátkovlnné světlo (S) (+M +L -S = žlutá, -M -L +S = modrá), takže jejich extrémy vzniknou čtyři základní odstíny. Oproti tomu ptačí tetrachromatický zrak je složen z nejméně čtyř typů čípků (nebo i z pěti), což jsou tři (nebo čtyři) nezávislé kanály, takže vznikne 6 (nebo 8) základních odstínů. Tyto odstíny nemohou být známy pro trichromatické živočichy (Goldsmith 1990).

### 2.1.2.2 Olejové kapičky

Ptačí sítnice obsahuje komplexní sadu fotoreceptorů, tyčinek, dvojitých čípků a alespoň čtyř jednoduchých čípků s maximální citlivostí na světlo krátkých, středních a dlouhých vlnových délek a pak fialové nebo ultrafialové světlo (Hart 2001a). Tyto čípky jsou charakteristické tím, že obsahují barevné kapičky oleje, což je znak typický pouze pro ptáky a plazy. Jsou to kulovité orgány na distálním konci vnitřních segmentů tyčinkových fotoreceptorů a

jsou položeny tak, že alespoň část světla vždy musí projít těmito kapičkami (Walls 1942, Meyer et al. 1965 ex. Hart 2001a). Byla objevena spousta funkcí, které tyto kapičky mohou zastávat, např. ochrana před nebezpečnou UV radiací (Kirschfeld 1982), zlepšení dopadu fotonů (Roaf 1929) nebo detekce zemského magnetického pole (Edmonds 1996). Největší důraz je dnes však kladen na jejich účinek na spektrální citlivost a rozlišení barev. Fungují jako filtry, které absorbují krátké vlnové délky (Roaf 1929). Výsledkem pak je redukce překrytu přiléhajících spektrálních tříd čípků, což zlepšuje rozlišení širokého spektra barevných podnětů a barevnou stálost (Vorobyev et al. 1998).

Je třeba brát v úvahu také mezidruhové odlišnosti v ptačím vidění. Pigmenty s maximální citlivostí na střední a dlouhé vlnové délky se mezi druhy liší jen minimálně, zato pigmenty citlivé na krátké vlnové délky se liší kolem 25 nm a ty nejkratší jsou nejvíce variabilní. Například zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*) a andulka vlnkovaná (*Melopsittacus undulatus*) mají maximální absorpční UV spektrum kolem 360-380 nm, zatímco holub (*Columba livia*) je má asi 409 nm (Bowmaker et al. 1997).

### 2.1.2.3 UV zření

Dalším již zmíněným aspektem ptačího zraku je schopnost vidět ultrafialové (UV) vlnové délky (300-400 nm), tedy část spektra, kterou člověk nevidí. Prvně byla schopnost vnímat UV zjištěna u holubů (*Columba livia*) a kolibříků (*Colibri serrirostris*; Huth & Burkhardt 1972, Wright 1972 ex. Hunt et al. 1999) a od té doby byla pozorována u většiny denních druhů ptáků (Bennett & Cuthill 1994), přestože UV vlnové délky mohou mít na organismus špatný vliv. Mohou poškozovat oční sítnici (Norren & Schellekens 1990 ex. Bennett & Cuthill 1994), nebo díky vysokému rozptylu od mikročástic v atmosféře mohou způsobovat horší rozlišitelnost objektů v UV světle (Lythgoe 1979 ex. Bennett & Cuthill 1994). Je proto málo pravděpodobné, že by UV vnímavost neměla žádnou adaptivní funkci.

První hypotéza vysvětluje funkci zraku citlivého na UV schopností orientace. Mnoho ptáků používá k orientaci sluneční kompas, takže díky poloze slunce na obloze a znalosti denního času dovede určit svůj směr (Schmidt-Koenig 1979, 1990 ex. Bennett & Cuthill 1994). K tomuto určení jsou ultrafialové vlnové délky vhodné, neboť jsou silně polarizované (Seliger et al. 1992 ex. Bennett & Cuthill 1994), nicméně informace o poloze slunce se dá získat i nezávisle na UV spektru z jiných zdrojů, a tak je tato funkce stále diskutabilní (Coemans & Vos 1992 ex. Bennett & Cuthill 1994).

Další funkcí by mohl být význam při sběru potravy. Protože mnoho plodů, semínek, květů či bezobratlých, kterými se ptáci živí, odráží UV světlo, zatímco podklady, jako jsou půda, kůra a listí ne (Silberglied 1979; Willson &

Whelan 1989; Church et al. 1998, 2001), viditelnost této potravy v UV světle by mohla být výrazně lepší. Například Church et al. (2001) zjistil význam UV světla v potravním chování zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*).

Hypotéza pohlavního výběru říká, že citlivost na UV světlo hraje roli při signalizaci v mezipohlavních interakcích nebo interakcích v rámci pohlaví. Tato hypotéza zní celkem věrohodně, neboť ptačí peří je uváděno jako častý příklad druhotných pohlavních znaků, které používají barevnost k hodnocení partnerů či k zapůsobení na rivaly (Bennett & Cuthill 1994). Navíc mnoho peří opravdu odráží UV spektrum (Burkhardt 1982, 1989 ex. Bennett & Cuthill 1994). Pro tuto teorii nachází podporu například práce na kosu černém (*Turdus merula*; Bright & Waas 2002), sýkoře modřince (*Parus caeruleus*; Hunt et al. 1999) nebo andulce vlnkované (*Melopsittacus undulatus*; Pearn et al. 2001).

Protože množství UV radiace se mění přes den (Endler 1993), mohla by další funkcí být kalibrace vnitřních hodin ptáků, což podporuje práce na kanárech (*Serinus canaria*) (Pohl 1992 ex. Bennett & Cuthill 1994). Dat je však stále málo, a aby byl objeven primární selekční faktor působící na evoluci UV vnímavosti, bude třeba ještě mnoho studií a rozsáhlých srovnávacích analýz všech možných druhů.

## 2.2 Fylogeneze zbarvení

### 2.2.1 Fylogenetické rekonstrukce

Mnoho prací se zabývá fylogenetickými rekonstrukcemi zbarvení ptačího opeření podle známých nebo nově vytvářených molekulárních fylogenetických stromů. Snaží se zjistit, které barevné znaky jsou původní, které jsou taxony mezi sebou sdíleny, protože pochází od stejného předka (tj. homologie), a které se vyvíjely nezávisle na sobě v konvergenci či paralelní evoluci (tj. homoplasie), tedy které znaky byly během evoluce získány a které naopak ztraceny. S tímto zjištěním se pak snaží vysvětlit příčiny těchto evolučních změn.

#### 2.2.1.1 Metodika fylogenetických rekonstrukcí

Aby bylo možné pracovat s barvami, je třeba získaná data, která se berou z muzejních exemplářů (Omland & Lanyon 2000; Badyaev & Hill 2000; Badyaev et al. 2002; Dumbacher & Fleischer 2001; Eaton 2006; Hofmann et al. 2007; Johnsen et al. 2006; Pavlova et al. 2005; Weibel & Moore 2005), živých vzorků (Johnsen et al. 2006) či knižních ilustrací



(Badyaev & Hill 2000; Badyaev et al. 2002), nejprve nějak zaznamenat a ohodnotit. Omland & Lanyon (2000) studovali vývoj samčího zbarvení u vlhovců a zaznamenali všechna místa peří, která se výrazně lišila v barevnosti v rámci celého studovaného taxonu (*Icterus*). Definovali každou „část peří“ jako kontinuální oblast peří s podobnou barevností a strukturou, čili tam, kde měly primární letky i krytky stejné zbarvení, byly určeny samostatně. Všechny tyto části pak označili, zda jsou bílé, černé či karotenoidové, a dále zaznamenali ostatní rozlišitelné znaky, jako mramorování, nerovný barevný přechod nebo holé části.

Pavlova et al. (2005) zhodnotili barvy u samců konipase bílého (*Motacilla alba*) podobně. Na ptácích určili 12 rozlišitelných částí, přičemž 9 z nich (barva čela, korunky, šíje, zad, stran krku, ušních krytek, tváří, brady a hrdla) dále označili jako bílé, šedé či černé. Jeden znak, proužek kolem oka, označili jako přítomný – nepřítomný, a další znak, velikost bílé plochy křídel, změřili pomocí programu Scion Image pro Windows a vydělili celkovou plochou křídla. Posledním znakem byla délka černé skvrny na hrudi, kterou ale z analýzy nakonec vynechali, protože se nedala objektivně měřit na muzejních exemplářích.

Johnsen et al. (2006) studovali modrou/UV skvrnu na hrudi slavíka modráčka (*Luscinia svecica*). Nejprve pomocí přístrojů (PS1000 diode-array spectrometer system, DH2000 deuterium-halogen light source) získali odrazové spektrum jednotlivých skvrn, a toto pak rozdělili do tří objektivních kolorimetrických měření – jas (brightness,  $R_{320-700}$ ), odstín [hue,  $\lambda(R_{max})$ ] a sytost barvy [chroma,  $(R_{max}-R_{min}) - R_{average}$ ].

Eaton (2005) se také zabýval UV zbarvením, a to na vlhovcovitých ptácích (*Icteridae*). Jeho metoda hodnocení barevných znaků spočívala v tom, že změřil přítomnost a absenci maximálního odrazu (peak reflectance, maximum reflectance) v UV rozsahu barevného spektra. Tyto hodnoty pak reprezentovaly ultrafialové zbarvení.

Badyaev & Hill (2000) zkoumali evoluci pohlavního dichromatismu u pěnkavovitých ptáků podčeledi *Carduelinae*. Barevnost samců a samic všech studovaných druhů hodnotili podle toho, zda se jednalo o karotenoidové či melaninové zbarvení. Karotenoidové zbarvení měřili pomocí přístroje Colortron, ručního odrazového spektrofotometru. Naměřili pomocí něj hodnoty odstínu, sytosti a jasu (hue, saturation, brightness) z obrázků z knížky a ze vzorků z muzea. Melaninové zbarvení dali zhodnotit nezávisle na sobě dvěma studentům, kteří nebyli informováni o testované hypotéze. Oba odhadem určili procenta celkového melaninového zbarvení ptáků z obrázků z knížky a použita byla pak střední hodnota obou odhadů.

Rekonstrukci původních znaků pak lze dělat dvěma metodami. Jednou z nich je postavení zhodnocených znaků k již známému molekulárnímu fylogenetickému stromu (např. Badyaev & Hill 2000), druhá pak představuje

vytvoření nového stromu na bázi těchto znaků. Omland & Lanyon (2000) rekonstruovali barevnost opeření vlhvců oběma způsoby. Vytvořili fylogenetický strom na základě molekulárních dat (Omland et al. 1999), do něhož pak zmapovali znaky opeření, a dále vytvořili „Total Evidence tree“, čili podkladem pro tento strom byla jak molekulární data, tak znaky opeření. Fylogenezi opeření postavili na základě jednoduché parsimonie (v níž zisky a ztráty jednotlivých znaků mají stejnou pravděpodobnost) v programu MacClade (Maddison & Maddison 1992 ex. Omland & Lanyon 2000). U obou vytvořených stromů ještě zjistili vzájemný konflikt pomocí programu PAUP\* (Swofford 2002).

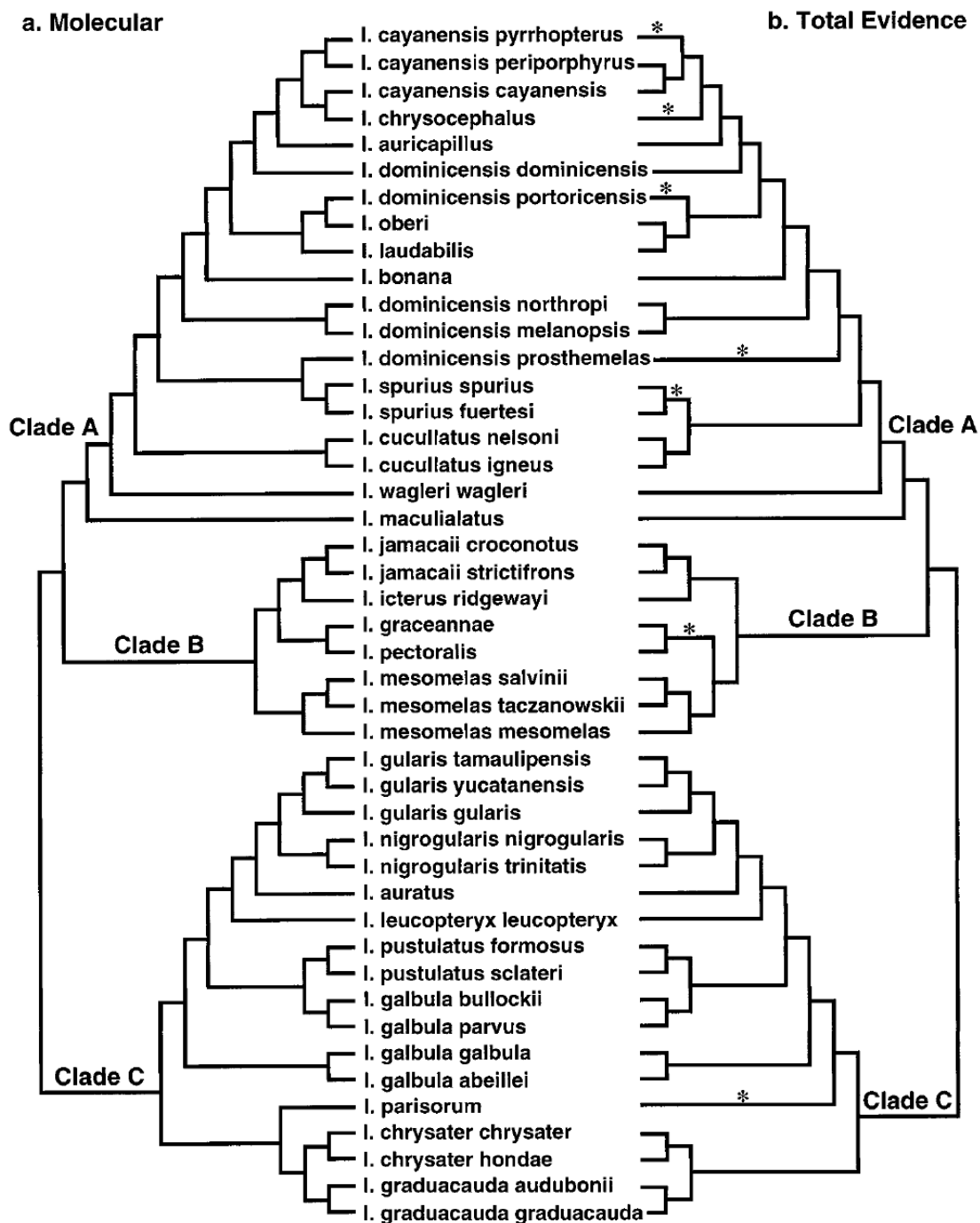
## 2.2.1.2 Výsledky fylogenetických rekonstrukcí

### 2.2.1.2.1 Konvergence opeření u vlhvců (*Icterus*)

Jako příklad studie fylogenetických rekonstrukcí zbarvení opeření zde uvádím práci na vlhovcovitých ptácích. Omland & Lanyon (2000) sestavili dva fylogenetické stromy, jeden na základě molekulárních dat (mitochondriální DNA) a druhý na základě „total evidence“, čili molekulárních dat i znaků opeření. Oba tyto stromy si celkem odpovídají s malými výjimkami (obr. 1.). Zaznamenali 48 znaků peří, přičemž 44 z nich se mezi taxony vlhvců lišilo. Když tyto znaky zmapovali na molekulárním stromě (a na stromě „total evidence“ byl výsledek podobný), vykazovaly opakované konvergence a reverze v rámci i mezi třemi hlavními větvemi vlhvců (Tyto konvergence navíc podpořila práce, která zmapovala opeření vlhvců na jiný molekulární fylogenetický strom sestavený na bázi jaderných intronů; Allen & Omland 2003). Například zmapování křídelních krytek ukázalo sedm nezávislých zisků černé barvy (obr. 2).

Celkové zbarvení vlhvců se dá rozdělit do dvou typů: Baltimorské opeření, které se vyznačuje černou hlavou a bílými okraji na většině křídelních krytek (sem patří například *Icterus galbula galbula*, *I. spurius* a *I. parisorum*), a Altamirské opeření, kde je hlava karotenoidová a nápadně bíle zbarvený okraj primárních krytek (např. *I. gularis*, *I. cucullatus* a *I. pectoralis*). Oba tyto typy zbarvení jsou různě rozmístěny na fylogenetickém stromě, např. trupiál zahradní (*I. spurius*, větev A) a trupiál černokápý (*I. parisorum*, větev C), zástupci Baltimorského zbarvení, vypadají velice podobně, ačkoliv jsou na naprosto odlišných místech na fylogenetickém stromě, a oba jsou také blízce příbuzní druhům, které se ve zbarvení nápadně liší. Tyto dva druhy jsou nejvýraznějším příkladem konvergence celkového opeření u vlhvců.

ORIOLE PLUMAGE CONVERGENCE

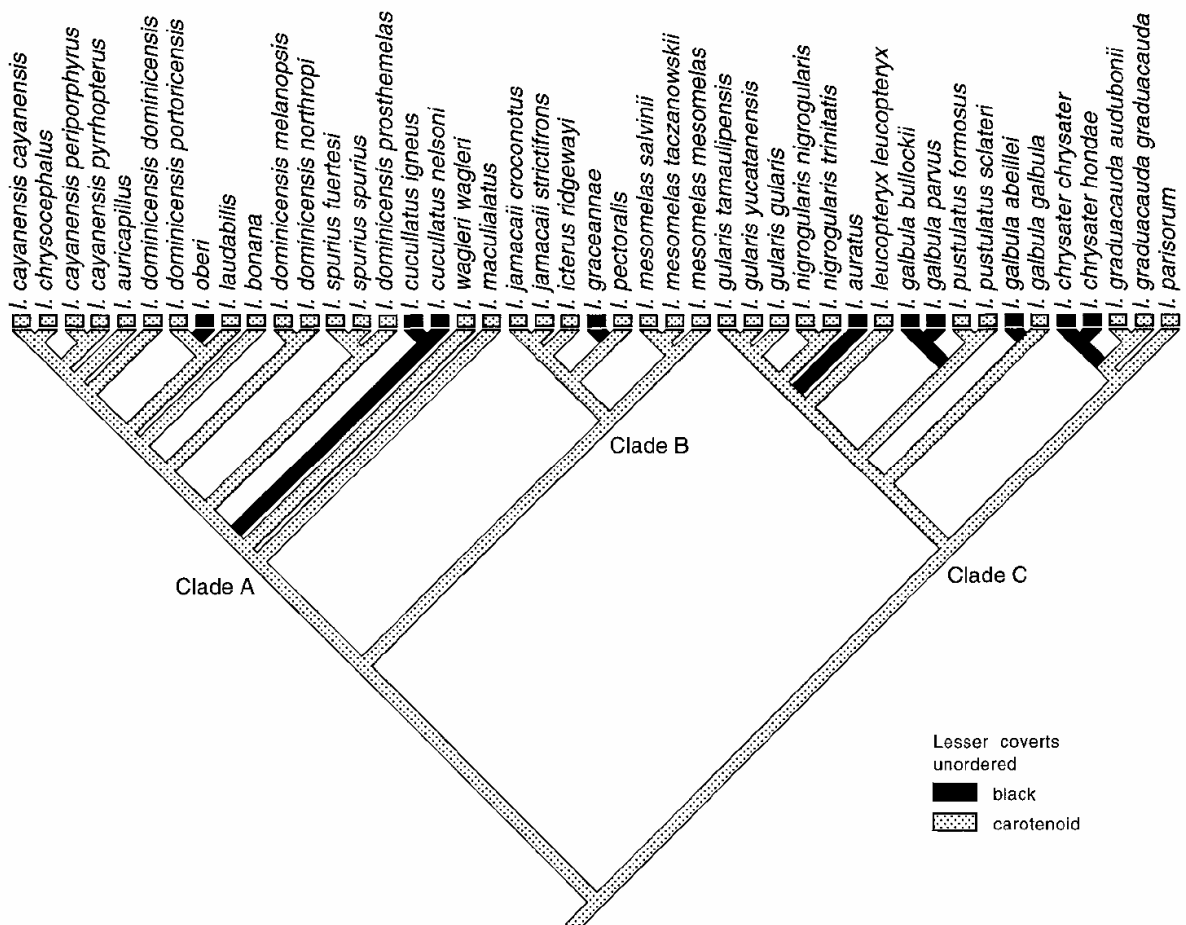


Obr. 1. Molekulární (a) a „total evidence“ (b) stromy použity k rekonstrukci samčího opeření u vlhvců. Oba stromy ukazují tři základní větve. Sedm větví, které se u stromů vzájemně liší, jsou označeny hvězdičkou na stromě „total evidence“. (Převzato z Omland & Lanyon, 2000)

Jaká je příčina těchto konvergenzí? Omland & Lanyon ukazují, že vývoj ptačího opeření je velmi rychlý a homoplastický. Příčinou konvergence by mohla být čistě kombinace rychlé evoluce a zároveň evolučních omezení (constraints), protože v rámci celého taxonu vlhovcovitých je jen omezený

počet proměnlivých znaků a barev. Mnoho změn jsou reverze ancestrálních stavů znaků nebo jsou tyto změny konvergentní ke změnám v ostatních liniích vlohovců. Evoluční omezení na celkový počet barev či barevných znaků by tedy mohlo způsobovat vznik homoplasií.

Vznik konvergencí by mohl být i adaptivní, např. u sympatricky žijících ptáků by mohl podpořit efektivnost signalizační a kryptické funkce. Mohl by také sloužit při obraně proti predátorům (Barnard 1979), nebo při sdružování různých druhů vlohovců (např. tři druhy Altamirského typu rády hnízdí blízko sebe; Howell & Webb 1995 ex. Omland & Lanyon 2000).



Obr. 2. Rekonstrukce ancestrálního stavu pro krovky druhého řádu ukazuje konvergenci ve zbarvení: Sedm nezávislých získků černého zbarvení. Dva ve větvi A, jeden v B a 4 ve větvi C. Černě je označena černá barva, tečkovaně karotenoidová. (Převzato z Omland & Lanyon 2000).

### 2.2.1.2.2 Müllerovská mimeze u jedovatých pitohui (*Pitohui*) a další konvergence

Dumbacher & Fleischer (2001) zjistili konvergentní vývoj výrazně barevného opeření u toxické novoguinejské skupiny *Pitohui*. Pištec černohlavý (*Pitohui dichrous*) má velmi kontrastní oranžovočerveně zbarvené břicho a záda vůči černé hlavě, křídlům a ocasu, což může být považováno za aposematické zbarvení, protože kůže i peří těchto ptáků obsahuje jedovaté látky. Pištec proměnlivý (*P. kirhocephalus*) má mnoho různě barevných poddruhů, přičemž čtyři z nich barevně velmi odpovídají pištci černohlavému. Podle sestaveného molekulárního stromu Dumbacher & Fleischer (2001) objevili, že tato podobnost je ve většině případů způsobená díky sdílení společného předka, protože původním stavem je tato pestře zbarvená forma. Avšak v jednom případě, u *P. kirhocephalus dohertyi*, byla tato původní barva ztracena už brzy v evoluci, a proto je možné považovat její nové objevení za konvergenci. Tuto konvergenci lze vysvětlit jako müllerovskou mimezi (stav, kdy dva rozdílné druhy sdílí stejné aposematické zbarvení, aby navykli predátory na svoji jedovatost či nebezpečnost).

Také další autoři našli mnohé konvergence ve zbarvení u různých druhů, např. černá záda nebo bílá brada se vyvinuly několikrát u poddruhů konipase bílého (*Motacilla alba*, Pavlova et al. 2005), konvergence byly zjištěny u strakapoudů (*Picoides*, Weibel & Moore 2005), datlů (*Veniliornis*, Moore et al. 2006), chřástalovitých (*Rallidae*, Krebs & Putland 2004), rackovitých (*Laridae*, Crochet et al. 2000), tukanů (*Ramphastos*, Weckstein 2005) či u poddruhů strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*, Zink et al. 2005). Výjimku tvoří například práce na rybácích (*Laridae: Sternini*, Bridge et al. 2005), která našla silný fylogenetický signál barev hlavy, korunky a šije v jejich svatebním šatu.

### 2.2.1.2.3 Změny ve fylogenezi karotenoidového, melaninového a strukturního zbarvení

Také fylogenetické rekonstrukce mechanismů zbarvení, tj. zda je barva způsobena melaniny, karotenoidy či strukturálně, potvrzují časté změny během evoluce. Hofmann et al. (2006) zjistili, že karotenoidové zbarvení u amerických vlhovců (*Icterus*) se kontinuálně mění od krátkovlnných (žlutých) po dlouhovlnné (červenější) karotenoidy, avšak ne usměrněnou evolucí od krátkovlnných k dlouhovlnným. Ancestrálním stavem jsou karotenoidy střední vlnové délky a ty se opakovaně mění na barvy dlouhých a krátkých vlnových délek.

Dále zjistili (Hofmann et al. 2007a), že bylo ancestrální karotenoidové zbarvení třikrát nezávisle nahrazeno melaninovým (karotenoidové pigmenty nebyly ztraceny, ale plně překryty melaniny, takže pro funkci signalizace jako by byly ztraceny; Hofmann et al. 2007b).

U vlhvců byla studována i fylogeneze UV (strukturního) zbarvení a bylo objeveno, že původně byli bez UV zbarvení a to se několikrát vyvinulo na různých částech těla jak u samců, tak u samic. U samců navíc došlo dvakrát k reverzi, což poukazuje na větší evoluční omezení ztrát UV barev oproti jejich zisku (Eaton 2006).

Prum & Torres (2003) provedli rozsáhlou analýzu strukturního zbarvení způsobeného koherentním rozptylem u 31 ptáka z 10 řádů a zjistili, že tento mechanismus se vyvinul více než 50krát nezávisle na sobě.

#### **2.2.1.2.4 Zbarvení opeření nese slabý fylogenetický signál**

Jak již bylo zmíněno, mnoho prací poukazuje na vysokou homoplasticitu zbarvení a tudíž varuje před používáním barevných znaků při tvorbě fylogenetických rekonstrukcí. Areekul & Quicke (2006) provedli rozsáhlou analýzu toho, jaký význam ve fylogenetických rekonstrukcích barevné znaky mohou mít oproti znakům morfologickým. Potvrdili, že barevné znaky nesou slabý fylogenetický signál, jedná-li se o barvy neaposematické a nemimetické. V případě barev, které představují aposematické či mimetické vzory (batesovská a müllerovská mimeze), vyšel fylogenetický signál podobný, jako u znaků morfologických, avšak s těmito byl ve vysokém konfliktu. Tento fakt poukazuje na možnost, že aposematické a mimetické barevné znaky jsou více evolučně omezeny, musí se vyvíjet v závislosti na celém vzorku, jsou méně plastické a zdánlivě mohou tvořit silně podpořený evoluční strom. Mělo by se tedy přece jen dávat pozor na využití těchto znaků při fylogenetických rekonstrukcích.

#### **2.2.2 Evoluce pohlavního dichromatismu**

U mnoha druhů ptáků mají samci mnohem barevnější a nápaditější peří, než samice. Vývoj takových rozdílů vyžaduje nejen příslušné mechanismy (jejichž souhrn uvádím níže), ale také přiměřenou genetickou variabilitu. Lande (1980) upozornil, že evoluce pohlavního dimorfismu může být omezena, neboť mnoho genů, které ovlivňují variabilitu u samců, tuto stejně ovlivňují i u samic. Výsledkem selekce samců by tedy byla odpovídající podobnost u samic, a bylo by třeba mnoho generací ovlivněných pohlavním výběrem, aby se projevila exprese té trošky genů, které ovlivňují samce a samice nezávisle. Price & Birch (1996) tuto hypotézu otestovali na pěvcích

(*Passeriformes*) a zjistili, že pohlavní dichromatismus se vyvinul alespoň 150krát, a že tedy evoluční omezení pro dichromatismus nebudou nikterak silná. Častěji se vyvinul monochromatismus z dichromatismu než naopak, a mezi pěvci je více monochromatických druhů. Burns (1998) zjistil u tangarovitých ptáků (*Thraupidae*) jako ancestrální stav dichromatismus, kdy samec je pestřejší, než samice. Kimball & Ligon (1999) naproti tomu zjistili (na základě proximálních mechanismů pohlavního dichromatismu), že ancestrálním stavem pro všechny ptáky by mohl být monochromatismus s oběma pohlavími pestře zbarvenými. Obě studie nasvědčují, že přechod mezi monochromatismem a dichromatismem je rychlý, a mnoho vědců se pokusilo najít důvody, proč tomu tak je. Uvádím zde několik základních hypotéz vzniku pohlavního dichromatismu.

## **2.2.3 Příčiny evolučních změn I: Pohlavní dichromatismus**

### **2.2.3.1 Pohlavní výběr působící na samce a vliv sociální struktury**

Snahou vysvětlit šíři těchto rozdílů mezi oběma pohlavími vzniklo několik hypotéz (které se ne vždy vylučují), přičemž nejvíce rozšířena je hypotéza, že toto barevné peří vzniká na základě pohlavního výběru. Klasická teorie pohlavního výběru zahrnuje dvě složky (Darwin 1871). Jednou z nich je kompetice samců – znak se rozšíří, pokud umožní samci zvítězit nad ostatními samci např. v soutěži o samice, a druhou složkou je samičí výběr, kde se znak rozšíří proto, že samice se páří přednostně se samci, kteří daný znak nosí. Složitým problémem však zůstává otázka *proč* samice preferují některé znaky nad jinými.

Fisher (1930 ex. Baker & Parker 1979) se domníval, že geny pro preferenci určitého znaku se rozšíří pouze, bude-li mít preferovaný samčí fenotyp nějakou počáteční výhodu. Předpokládejme, že samec nosí určitý znak (např. pestré zbarvení), který zvýší jeho šanci na páření. Samice, které budou preferovat tyto pestré samce, budou mít více vnoučat, protože jejich vlastní synové budou mít více dětí. To povede ke zvýšení frekvence samičích genů pro preferenci daného znaku (neboť dcery tento znak zdědí), což zároveň zvýší i výhodu pestrého zbarvení samců. Jestliže tedy samec vykazuje určitý druhotný pohlavní znak, je pravděpodobné, že ve svém genomu nese nejen od otce zděděnou alelu určující tento znak, ale i od matky zděděnou alelu pro jeho preferenci (Baker & Parker 1979).

Enquist & Arak (1993, 1994 ex. Flegr 2005) navrhli hypotézu smyslového tahu (sensory bias). Jedinec přijímá signály z prostředí pomocí svých smyslových orgánů. To platí i pro signály umožňující organismům získat informaci o přítomnosti nebo kvalitě potenciálního pohlavního partnera.

Kterýkoliv smyslový orgán je nesterpně citlivý k různým typům podnětů, například zrak lépe rozeznává určité barvy či určité tvary a hůře barvy a tvary jiné. Jestliže například zrak bažanta lépe rozeznává horizontální než vertikální rozměry předmětů, potom budou samice považovat za větší samce s delšími ocasními pery než samce, kteří jsou ve skutečnosti větší, ale ocasní pera mají kratší. Smyslový tah tedy může nakonec rozhodovat o tom, které znaky budou fixovány pohlavním výběrem. Navíc zde může hrát roli prostředí, ve kterém se daný organismus nachází (sensory drive; Endler 1992).

Také přírodní výběr může ovlivnit preference tam, kde příbuzné druhy žijí pohromadě, aby nedocházelo ke křížení, a může vyústit v diferenciaci sekundárních pohlavních znaků (viz Prum 1997 pro souhrn). Když se následně samice naučí preferovat dané znaky, které rozlišují samce vlastního druhu od druhu cizího, sílu přírodního výběru proti hybridům pak již plně převrší síla výběru pohlavního.

Dalším mechanismem vzniku samičích preferencí může být hypotéza indikátorů kvality. Tento mechanismus funguje skrze selekci pro preferenci těch znaků, které něco napovídají o kvalitě samců. Patří sem jednak hypotéza přímé výhody, předpokládající, že kvalitnější samci mohou věnovat více energie péči o potomstvo, nenakazí potomky ani samici parazity, případně mohou předat svoji vitalitu potomstvu negenetickou cestou, například prostřednictvím kulturní evoluce, a dále sem patří hypotéza nepřímé výhody nebo také hypotéza dobrých genů, jejíž jádrem je představa, že přítomnost určitých znaků může signalizovat kvalitu samčích genů, a tedy i kvalitu budoucího potomstva (viz Flegr 2005 pro souhrn). Zahavi (1975 ex. Baker & Parker 1979) dále navrhnul vysoce kritizovaný mechanismus, že samice mohou preferovat ty znaky, které přivodí samcům jakýsi handicap (např. dlouhý ocas nebo pestré barvy), a ten pak signalizuje, že takový samec musí být zdatnější než jiní samci bez daného handicapu, neboť dovedl lépe vzdorovat predátorům, než dorostl do dospělosti. Aby znak mohl plnit funkci indikátoru kvality, musí být jeho exprese nákladná. Je-li daný znak pro svého nositele zátěží, může si ho dovolit jen opravdu kvalitní jedinec. Takovým znakem může být například karotenoidové zbarvení u mnoha druhů ptáků, protože karotenoidy ptáci nedovedou syntetizovat a musí je přijímat z potravy, takže jejich množství je omezené. V případě pohlavního dichromatismu však může také záležet na proximálních mechanismech, které tento dichromatismus způsobují, protože například je-li způsoben estrogény, nedává barevnost samce samici žádnou informaci o své kvalitě. V tomto případě totiž barevné zbarvení způsobuje nepřítomnost estrogenu, zatímco jejich přítomnost vybarví ptáka bledě či krypticky. Naopak testosterony způsobený dichromatismus informaci poskytnout může, protože v tomto případě se barevně zbarví pouze samec, který má dostatek testosteronů (Kimball & Ligon 1999).



Pohlavní výběr silně souvisí se sociální strukturou. Klasická teorie pohlavního dichromatismu říká, že je výsledkem pohlavního výběru samců, a že vede ke změnám samčího opeření (tuto teorii podporuje např. práce na vrubozobých, *Anseriformes*; Figuerola & Green 2000). Tato klasická teorie předpokládá, že dichromatismus je vlastně následkem široké proměnlivosti v párovacích systémech, a že existence sytě barevného opeření samců koreluje s vysokou mírou polygamie (Darwin 1871). Samci s barevnějším peřím budou zvýhodněni v kompetici s jinými samci nebo při samičím výběru partnera, což může ve vysoce polygammích populacích vést k tomu, že otcem všech mlád'at bude jediný samec, pohlavní výběr se naplno projeví a povede samce k vytváření nápadných ozdob. Nedávné studie však ukázaly, že toto vysvětlení pohlavního výběru nemusí vždy odpovídat, protože polygammí druhy jsou často monomorfní a monogammí naopak vysoce dimorfní. Přestože většina ptáků je monogammí, u mnoha z nich molekulární studie otcovství objevily mimopárové rozmnožování. Toto mimopárové rozmnožování pochází z mimopárových kopulací, které většinou začínají samice, a pokud si tyto samice vybírají pestře zbarvené samce za opravdové otce svých dětí, pak budou tito samci zvýhodněni v pohlavním výběru. Møller & Birkhead (1994) ukázali, že barevnost samců, a tedy pohlavní dichromatismus, pozitivně koreluje s mírou „mimomanželského“ rozmnožování. Owens & Hartley (1998) tento výsledek, odporující klasické teorii, potvrdili. Existence mimopárových kopulací by proto mohla vysvětlit, proč je u tolika sociálně monogammích ptáků vyvinut pohlavní dichromatismus.

### 2.2.3.2 Pohlavní výběr působící na samice

Výše zmiňovaná teorie pohlavního výběru způsobující pohlavní dichromatismus u ptáků je zaměřená především na selekci samců. Novější studie, které porovnávají změny dichromatismu na fylogenetických stromech různých ptačích taxonů však ukazují, že spíše, než aby se měnilo opeření samců, mění se opeření u samic (Irwin 1994, Burns 1997). Např. u tangarovitých ptáků (*Thraupidae*) se ve fylogenezi mění častěji samičí zbarvení ve prospěch pestrosti (Burns 1997). Tento jev by se dal vysvětlit působením přírodního výběru na samice, ať už prostřednictvím kompetice mezi samicemi nebo samčího výběru (male mate choice).

Soutěž mezi samicemi může probíhat formou kompetice o samce (v případě, že samců je méně, nebo je mezi nimi vysoká variabilita co se týče kvality) a nebo o jiné zdroje, např. potraviny. Pestrost samic může hrát roli v signalizaci sociálního postavení, jak bylo prokázáno například u kolibříků (West-Eberhard 1983).

Protože se u mnoha druhů starají o mlád'ata oba rodiče, bylo by zřejmé, že by vybíravá byla obě pohlaví. Teorie, že i samci by vůči samičím byli

vybíraví, dnes dostává i empirickou podporu. Například u samic zebřiček (*Taeniopygia guttata*), které byly experimentálně krmeny stravou, co zvyšovala jejich fekunditu, si samci vybírali tyto oproti kontrolním samicím, ačkoliv byly pro lidského pozorovatele nerozlišitelné (Monaghan et al. 1996). Existenci vzájemných preferencí podpořila také práce na alkounkovi chocholatém (*Aethia cristatella*; Jones & Hunter 1999), ačkoliv u jiných druhů tyto preference nalezeny nebyly (Wolf et al. 2004).

### **2.2.3.3 Přírodní výběr působící na samice**

Dalším scénářem evoluce pohlavního dichromatismu je, že se nezvyšuje pestrost, ale naopak se mění opeření z původně nápadně zbarveného k nenápadnému u pohlaví, které se stará o potomky, neboť je náchylnější k predaci (Wallace 1889 ex. Owens & Hartley 1998). Tento scénář je v poslední době podpořen několika srovnávacími analýzami. Owens & Hartley (1998) zjistili, že celkový pohlavní dichromatismus koreluje s rozdíly v rodičovské péči. Kimball & Ligon (1999) na základě porovnání hormonálních mechanismů zjistili, že ancestrálním stavem by měl být estrogenem podpořený dichromatismus, tj. že monochromatismus, kde obě pohlaví jsou pestře zbarvená, by měl být původní, a také tento scénář podporuje již zmíněný fakt, že samicí opeření se mění častěji, než samčí (Irwin 1994). Martin & Badyaev (1996) poukázali na negativní korelaci mezi hnízdní predací a samicí (nikoliv však samčí) pestrostí na lesňáčkovitých (*Parulidae*) a pěnkavovitých ptácích (*Carduelinae*).

### **2.2.3.4 Rozdílné působení samců a samic na predátory**

Samčí pestré zbarvení může signalizovat predátorům, že kořist je pro ně nevýhodná, protože je jedovatá, nechutná, rychlá či jinak nebezpečná (Baker & Parker 1979; Götmark 1993). Když se toto působení predátorů, které zvýhodňuje barevné samce, zkombinuje se znevýhodněním barevnosti samic kvůli hnízdní predaci, může vést k rychlému pohlavnímu dimorfismu. Götmark (1993) potvrdil, že u některých druhů si predátor – krahujec obecný (*Accipiter nisus*) – za kořist vybírá pestré samce, zatímco u jiných se pestrého zbarvení snaží vyvarovat a vybírá si kryptické samice. Selekcční tlak na samčí i samicí zbarvení může být u různých druhů různý.

## 2.2.4 Příčiny evolučních změn II: Genetický polymorfismus

Polymorfismus, jak ho definoval Huxley (1955 ex. Galeotti et al. 2003), je „koexistence dvou či více ostře odlišných a geneticky determinovaných forem v jedné, vzájemně se křížící populaci, přičemž ta nejméně početná forma je přítomna častěji, než aby byla způsobena čistě opakující se mutací“. Z této definice jsou vyřazeny mezipohlavní, ontogenetické a sezónní rozdíly. Aby se takový polymorfismus udržel, musí mezi jednotlivými formami existovat vyvážená selekce, která každou z nich zvýhodňuje, ale zároveň i v něčem znevýhodňuje.

Barevný polymorfismus mezi ptáky je relativně vzácný, vyskytuje se jen asi u 3,5 % druhů, avšak tyto jsou z 61% řádů, nejvíce u sov (*Strigiformes*), kukaček (*Cuculiformes*), hrabavých (*Galliformes*) a brodivých (*Ciconiiformes*) ptáků. Potenciál pro tvorbu barevného polymorfismu se vyskytuje jak u ancestrálních, tak moderních ptačích taxonů, a nejspíš se vyvinul mnohokrát nezávisle na sobě (Galeotti et al. 2003). Existuje několik hypotéz mechanismů pro vznik a údržbu barevného polymorfismu. Roulin (2004b) napsal na toto téma rozsáhlou revizi.

### 2.2.4.1 Apostatický (frekvenčně závislý) výběr

Při apostatickém, nebo-li frekvenčně závislém výběru jsou zvýhodňovány takové formy ptačích predátorů, které jsou odlišné od většiny, takže pro potenciální kořist budou méně známé a rozpoznatelné, neboť ta se hůře naučí se jim vyhýbat. Tato hypotéza považuje za selekční agens kořist, a podstatné jsou také vizuální vlastnosti samotných barev (Paulson 1973; Rohwer 1983; Rohwer & Paulson 1987). Tento model může vysvětlit barevný polymorfismus predátorů u skupin, jako jsou dravci (*Falconiformes*) či chaluhy (*Charadriiformes*), které loví kořist s dobrým zrakem (ptáky a savce). Barevný polymorfismus je u nich většinou exprimován na břišní straně, tedy té straně, kterou potenciální kořist nejspíše zahlédne. Roulin & Wink (2004) v souladu s touto hypotézou otestovali vliv vztahu predátora a kořisti na barevný polymorfismus a zjistili, že u denních dravců polymorfismus pozitivně koreluje s lovem savců, tedy „inteligentní“ kořisti. Jiné práce však význam apostatického výběru nenalezly (Galeotti et al. 2003; Galeotti & Rubolini 2004; Fowlie & Krüger 2003).

Mechanismus apostatické selekce lze také aplikovat na ptáky, kteří jsou kořistí, a jako selekční agens na ně naopak působí predátoři, neboť ti se naučí lovit častější kořist, u které už jednou zaznamenali úspěch. Tak je tomu například u afrických tůhýků (*Laniidae*; Hall et al. 1966, Owen 1967 ex. Galeotti et al. 2003).

#### 2.2.4.2 Disruptivní výběr

Vyvážený barevný polymorfismus může způsobovat disruptivní výběr, který zvýhodňuje extrémny. Heterogenita v čase a prostoru je často předpokladem evoluce, neboť různé selekční tlaky v klimatu a prostředí mohou být zodpovědné za vznik barevného polymorfismu u druhů se širokou ekologickou nikou. Podstatné tu mohou být jak vizuální, tak fyziologické efekty (funkce) barevné pigmentace. Mezi vizuálními efekty hlavní funkci barevného polymorfismu může reprezentovat kryptické zbarvení. To může zamezit objevení predátorem (Baker & Parker 1979), nebo snížit šanci, že ptáka spatří jeho kořist (Götmark 1987 ex. Galeotti et al. 2003). V tomto případě jsou selekčními agens predátoři, kořist nebo kompetitoři, a výhodou kryptičtějších jedinců v rozdílném prostředí může být rozdílný úspěch v lovu, predační risk, nebo risk setkání kompetitorů.

Galeotti et al. (2003) ve své analýze polymorfismu ptáků celého světa našli podporu pro tuto teorii, neboť barevný polymorfismus byl nejvyšší mezi taxony žijícími v polootevřených habitatech, a zvláště pak mezi taxony, které jsou aktivní v noci i přes den. Různé světelné podmínky mohou hrát velmi důležitou roli v selekčních mechanismech údržby barevného polymorfismu. Ke stejnému výsledku došli i ve srovnávací analýze polymorfismu u sov, lelků a dravců (Galeotti & Rubolini 2004).

#### 2.2.4.3 Alternativní strategie výběru kořisti

Obdobnou hypotézou je „alternativní strategie výběru kořisti“ (alternative foraging strategies). Tento model je podobný modelu apostatické selekce, s tím rozdílem, že nově vznikající barevná forma nemá celkově výhodu ve shánění kořisti, ale pouze při lovu určitého druhu, na který se tak může specializovat (Skúlason & Smith 1995). To může být dáno tím, že alternativní kořist nemusí mít geneticky zakódováno rozpoznání a útěk před odlišně zbarveným predátorem. Důvodem by také mohla být skutečnost, že nesdílí stejné prostředí s barevnou formou, která je kryptičtější v jednom prostředí, zatímco druhá forma v jiném. Pak tato hypotéza vlastně spadá pod disruptivní selekci. Roulin (2004a) zjistil, že u švýcarské populace sovy pálené (*Tyto alba*) loví červenohnědě zbarvení jedinci především hraboše polní (*Microtus arvalis*), zatímco světle vybarvené sovy loví hlavně myšice (*Apodemus* spp.). U volavky červenavé (*Egretta rufescens*) zase světlé a tmavé formy volí různou strategii vyhledávání potravy tak, aby byly pro kořist co nejvíce kryptické – světlé formy loví převážně v středně hluboké vodě, tmavé naopak v mělké (Green 2005).

#### 2.2.4.4 Nenáhodné párování

Barevnost může být využívána ve vnitrodruhové komunikaci a údržba barevného polymorfismu pak může být výsledkem určitých preferencí ve výběru partnera. Jednou je pohlavní výběr, při kterém jsou výhody nápadných forem negovány vyšším riskem predace či vyšší energetickou nákladností takového zbarvení (viz předchozí kapitolu o pohlavním dichromatismu). Že by pohlavní výběr byl důležitým mechanismem při údržbě polymorfismu nepodporuje práce Galeottiho et al. (2003), kde nebyl nalezen větší barevný polymorfismus u pohlavně dichromatických druhů, a také je vzácný u polygammích druhů. Naopak Fowlie & Krüger (2003) u dravců (*Falconiformes*) korelaci mezi pohlavním dichromatismem a genetickým polymorfismem našli.

Druhou takovou preferencí je nenáhodné párování, při kterém může být barevný polymorfismus výsledkem preferencí v párování s partnerem, který je odlišný (Lowther 1961, Murton et al. 1973 ex. Galeotti et al. 2003). Toto nenáhodné párování může znamenat selekci pro optimální vzdálené křížení (outbreeding) tam, kde jsou zvýhodněna odlišná nebo heterozygotní mláďata. Barevnost v tomto případě značí rozlišné genotypy.

#### 2.2.5 Příčiny evolučních změn III: Mezidruhová variabilita

##### 2.2.4.1 Druhové rozpoznávání

Tradičním vysvětlením mezidruhové variability zbarvení signalizačního opeření je tzv. „species-recognition“, kdy různé barvy jednotlivých druhů slouží k druhovému rozpoznávání a minimalizují tak risk mezidruhového křížení. Adaptivní jsou tedy odlišnosti mezi druhy samy o sobě. S tímto vysvětlením přišel už Darwin (1871) a bylo nadále přezkoumáváno různými autory, např. Grant (1965) ho podpořil ve své práci o zbarvení pěvců mexických ostrovů Tres Mariás. Většina ostrovních druhů, která má příbuzné pevninské protějšky, se od těchto liší méně výrazným, jednotvárnějším zbarvením peří. Protože nenalezl žádné pozitivum pro toto chudší zbarvení, vysvětluje ho na základě toho, že ho není na ostrovech třeba, protože tam je mnohem menší druhové zastoupení a málokdy se tam druhy vyvíjejí sympatricky. Tuto interpretaci podkládá ještě tím, že ostrovní ptáci se méně mezi sebou liší i v repertoáru zpěvu, a že se u nich také častěji objevuje juvenilní zbarvení na jinak adultním opeření.

Dalším příkladem může být práce studující samce lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*), kteří žijí sympatricky s lejsky bělokrkými (*F. albicollis*). Ti samci lejska černohlavého, kteří se nápadně liší od bělokrkých

svým zbarvením a vypadají spíše jako bledé samice, netrpí tolik agresí dominantnějšího druhu lejska bělokrkého, a také je u nich nižší mezidruhové křížení (Alatalo et al. 1994).

#### **2.2.4.2 Prostředí působící jako faktor mezidruhové odlišnosti**

Alternativním a modernějším vysvětlením je „signalling environment“ (Endler 1993; Endler & Théry 1996; Endler et al. 2005) – různé druhy se od sebe liší zbarvením proto, že žijí v různě barevném prostředí. Endler (1993) přišel s předpovědí barev, které jsou nejvhodnější v určitém typu prostředí, na bázi maximálního kontrastu vůči barevnému pozadí. Kryptické zbarvení by mělo během doby s vysokým riskem predace odrážet spektrum stejné, jako pozadí, a mělo by mít malou sytost, protože nenasycené barvy se mění při nasvícení z okolí. Naopak barvy sloužící k signalizaci, ať už vnitrodruhové nebo mezidruhové (opylování, aposematické zbarvení), by měly být od pozadí co nejodlišnější a sytost by u nich měla být co největší, aby byly dobře rozpoznatelné při jakémkoliv nasvícení. Endler (1993) rozděluje světelná prostředí podle úhlu dopadu světla slunce, modré oblohy, mraků a vegetace společně s rozlišností počasí a denní dobou do pěti typů:

**Pralesní stín (forest shade):** Nazelenalé či žlutozelené prostředí bohaté na prostřední vlnové délky. Aby zde signální barvy dosáhly maximálního jasu, měly by být právě nazelenalé či žlutozelené, jenomže takové by splynuly s pozadím a staly by se kryptickými. Proto červené či oranžové barvy by pro signalizaci měly být vhodnější, a aby se zvýšil kontrast, mohly by obsahovat místy modrou či modrozelenou.

**Lesní stín (woodland shade):** Namodralé a šedomodré prostředí bohaté na nízké vlnové délky a UV. Signalizační barvy by maximálního jasu dosáhly, kdyby byly modré či modrozelené, a pro zvýšení kontrastu by také měly obsahovat červenou či oranžovou. Barvy by se v tomto prostředí měly lišit i s vertikální stratifikací stromového porostu, kde namodralé barvy by měly být ve větších výškách a barvy do červena blíže k zemi.

**Malé mezery (small gaps):** Načervenalé prostředí bohaté na delší vlnové délky. Maximálního jasu zde dosáhnou barvy červené, oranžové či žluté, které dosáhnou lepšího kontrastu, budou-li obsahovat modrá či fialová místa.

**Otevřené/zamračené (open/cloudy) prostředí:** Okolní osvětlení je bílé, proto zde nejsou žádné předpovědi, snad jen že nižší intenzita vlnových délek pod 450 nm může znevýhodnit modré nebo zelené zbarvení.

Ráno/večer (early/late): Nafialovělé prostředí s nedostatkem světla středních vlnových délek. Signální zbarvení by dosáhlo maximálního jasu modrou, červenou či fialovou a zvýšeného kontrastu přidáním žluté, žlutozelené a zelené.

Protože efektivita signalizace se mění s prostředím, tyto předpovědi by měly platit především u druhů, které signalizují převážně v jednom typu prostředí, nejvíce při slunečném počasí, a tam, kde jsou jednotlivé typy prostředí jednoznačné bez vzájemného překrytu. Endler & Théry (1996) otestovali tento vliv okolního prostředí na tři druhy lekujících ptáků, skalňáka oranžového (*Rupicola rupicola*), pipulku bělohřdlou (*Corapipo gutturalis*) a pipulku běločelou (*Lepidothrix serena*). Nápadné zbarvení zvýhodňující při ukazování se před samicemi s sebou nese risk predace, výsledná barevnost ptáka by tedy měla být v rovnováze mezi oběma selekčními faktory. U všech tří druhů byly samice a mláďata kryptické. Samci byli nápadnější, a měli na výběr z různých prostředí v rámci leku (stíny a mezery), přičemž během předvádění využívali osvětlené mezery a mimo něj stíny, takže nejnápadnější byli přímo během předvádění se, mimo něj méně, a navíc částečně kryptičtí na větší vzdálenost byli i během předvádění (rozdíl byl v barvě, nikoliv v jasu, a barvu lze na větší vzdálenost hůře rozpoznat).

Také čtyři druhy pipulkovitých ptáků (*Pipridae*) z amazonských deštných pralesů si vybírají leky tak, aby jejich zbarvení co nejvíce kontrastovalo s barevnými vlastnosti pozadí (Heindl & Winkler 2003). Bennett & Owens (2002), McNaught & Owens (2002) a Gomez & Théry (2004) také našli podporu pro teorii „signalling environment“.

### 2.2.4.3 Signalizace predátorům

Aposematické zbarvení může odvést predátory, ať už přímo tím, že je kořist nechutná či jedovatá, nebo nepřímo batesovskou mimizejí. Tato teorie je dlouho uznávaná u hmyzu či jiných živočišných skupin, ne však tolik u ptáků, ačkoliv i zde jsou doklady toho, že někteří ptáci jsou nechutní nebo jedovatí a že to souvisí s nápadným zbarvením, např. novoguinejští pitohui (Dumbacher & Fleischer 2001) nebo dropi bělolící (*Afrotis afra*; Meinertzhagen 1951 ex. Baker & Parker 1979).

Také je-li kořist „nezisková“ tím, že je obtížně polapitelná, může to signalizovat nápadným zbarvením. Predátor by měl optimalizovat svoji strategii lovu kořisti tak, aby byla co nejvýnosnější, a neměl by marnit energii na kořist, kterou je obtížné chytit. Kořist může být těžko polapitelná např. protože má dobrý zrak a únikové schopnosti (Baker & Parker 1979).

Další hypotéza říká, že nápadné zbarvení může zmást predátora při útoku (Humphries & Driver 1970 ex. Baker & Parker 1979). Paví oka na

ocasních perech nebo prodloužená pera rajek by takto na predátory mohla působit během doby, kdy je pták jinak zaneprázdněn, nebo jinak výrazně zbarvené části peří by mohly predátora zmást, když se pták vznese do vzduchu jako odpověď na jeho příchod. Spousta jinak nenápadných ptáků ukazuje nápadné zbarvení při letu, např. spodní křídla bahňáků, která jsou černobílá, a predátor může být překvapen náhlým zjevením takto kontrastních barev (Baker & Parker 1979).

#### **2.2.4.4 Nahánění kořisti (prey flushing hypothesis)**

Hypotéza nahánění kořisti může vysvětlit kontrastní světlá místa v opeření u některých hmyzožravých ptáků. Například budníčci (*Phylloscopus* spp.) během lovu kořisti provádějí různé pohyby ocasem a křídly a jejich světlé skvrny na tmavém opeření mohou sloužit ke zmatení hmyzích reflexů. Tato hypotéza je často opomíjena v pracích, které by jí mohly být dobře vysvětlitelné, jak kritizuje Jabłoński (1996).

#### **2.2.5 Mechanismy fylogeneze karotenoidů, melaninů a strukturních barev**

Znaky tvořené karotenoidovými pigmenty jsou obecně považovány za lepší indikátory kvality, než znaky melaninové. Tento rozdíl nejspíš pramení v tom, že karotenoidy jsou nákladnější na využití, protože na rozdíl od melaninů obratlovci neumí karotenoidy syntetizovat a musí je přijímat v potravě (Fox 1976, Goodwin 1984 ex. Badyaev & Hill 2000). Recentní studie však poukazují na to, že karotenoidy vůbec nemusí být v přírodě vzácné (Hudon 1994; Thompson et al. 1997), a navíc, že melaniny mohou kvalitu jedince signalizovat zrovna tak. Rozdíly mezi oběma pigmenty se nenápadně vytrácejí, a zdá se, že funkce obou barviv nebude tolik kontrastní a hlavně obecně aplikovatelná. Strukturní barvy se navíc také ukazují jako indikátory kvality ovlivnitelné stravou, hrající funkci při výběru partnera.

##### **2.2.5.1 Karotenoidy**

Komparativní studie pěvců ukázaly, že karotenoidová pigmentace koreluje se šířím pohlavního dichromatismu (Gray 1996; Badyaev & Hill 2000; ale viz Owens & Hartley 1998), a dále byly objeveny samičí preference samců, jenž měli výrazné karotenoidové zbarvení (Hill 1992). Aby na tyto znaky působil pohlavní výběr, měly by signalizovat kvalitu jedince (Kodric-Brown & Brown 1984), a tudíž by měly být nákladné na tvorbu a údržbu.



Pohled na proximální mechanismy způsobující nákladnost karotenoidového zbarvení však není jednotný, existuje několik hypotéz.

Původním vysvětlením je vzácnost karotenoidů v přírodě, navazující právě na fakt, že obratlovci tyto neumí syntetizovat, a jejich exprese v barevném peří může signalizovat schopnost jedince shánět potravu. Hill et al. (2002) našli souvislost mezi sytostí karotenoidového zbarvení u divokých populací hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) a koncentrací karotenoidů dostupných v potravě, a také další experimentální práce (Bortolotti et al. 2000; Hill 1992; Tschirren et al. 2003; Fitze et al. 2003) i mezidruhová srovnávací analýza (Olson & Owens 2005) zjistily souvislost mezi stravou a expresí karotenoidového zbarvení peří. Existují však dohady, že karotenoidy nejsou v přírodě vzácné, neboť jsou všudypřítomné ve stravě (Hudon 1994), a např. Thompson et al. (1997) žádný vliv koncentrace karotenoidů v potravě na jejich následnou expresi nezjistili. Nově je tato hypotéza doplněna také o limitující možnosti karotenoidy absorbovat, transportovat, metabolizovat a ukládat (Hill 2000; Hill et al. 2002; Cassey et al. 2005).

Druhé vysvětlení říká, že karotenoidy jsou tělu prospěšné v mnoha ohledech, a jejich nákladnost spočívá ve směně (trade-off) mezi nevratným ukládáním těchto pigmentů v peří a možností využívat je ve fyziologických procesech (Lozano 1994). Tyto fyziologické procesy zahrnují například prevenci před rakovinou a imunitu obecně, podporu pro syntézu steroidů, transport vápníku, jaterní funkce nebo funkce karotenoidů jako antioxidanty či prekurzory vitamínu A (viz Olson & Owens 1998 pro souhrn). Mnoho studií ukázalo pozitivní závislost mezi barvou a imunitní odpovědí nebo mezi barvou a úrovní parazitace (Dufva & Allander 1995; Thompson et al. 1997; Hill & Brawner 1998; Figuerola et al. 1999; Saino et al. 1999; Bortolotti et al. 2000; Saks et al. 2003; Peters et al. 2004; ale viz Fitze & Richner 2002). Jakkoliv přesvědčivé se však zdají být tyto práce, nerozlišují, zda je změna v karotenoidovém zbarvení způsobena ukládáním zdrojů do imunitního systému a tudíž mimo asimilaci karotenoidů, nebo přímou alokací samotných karotenoidů do funkce imunitního systému (Hadfield & Owens 2006).

Také studie ptáků v zajetí poukazují na to, že rozdíly ve zbarvení peří mohou odrážet rozdíly v samotné „kondici“ fyziologických procesů, které ovlivňují tvorbu a zpracování karotenoidů během přepečení. Je známo, že mnoho druhů ztratí v zajetí své pestré zbarvení, ačkoliv jsou krmeny dostatkem potřebných karotenoidů (Heinroth & Heinroth 1926, Weber 1953, 1961 ex. Thompson et al. 1997; Brush & Power 1976; Hill 1992). Např. Burley et al. (1992) zjistili, že zebřičky (*Taeniopygia guttata*) chované natěsnané ve stresujících podmínkách měly značně vybledlejší červenou barvu zobáku oproti zebřičkám chovaným nestísněně v lepších podmínkách krmeným stejnou stravou.

Třetí hypotéza vysvětluje, že nákladnost karotenoidů by mohla být způsobena škodlivými účinky těchto pigmentů na tělo organismu (Zahavi &

Zahavi 1997 ex. Olson & Owens 1998). Detoxikace karotenoidů, zvláště u býložravců, kteří jich přijímají největší množství, může být energeticky náročná, a pestré karotenoidové zbarvení si tak mohou dovolit pouze ti jedinci, kteří mají dostatek antioxidantních látek. Této hypotéze není věnováno příliš mnoho pozornosti. Přímo ji testovali zatím jen Tschirren et al. (2003) a ti nezjistili žádný efekt karotenoidových doplňků na pravděpodobnost přežití mládřat sýkory koňadry (*Parus major*).

### 2.2.5.1 Melaniny

Oproti karotenoidům se melaninům, které obratlovci umí syntetizovat z aromatických aminokyselin fenylalaninu a tyrosinu (Hearing 1993), nepřisuzuje tak významná role v signalizaci kvality, a pokud by měli tuto funkci plnit, tak především prostředím samčí kompetice při signalizaci dominance, kde jsou samci neustále testováni jinými samci a je pro ně obtížné si toto zbarvení udržet, nikoliv vytvořit (Rohwer 1975). Několik studií, které testovaly přímo vliv karotenoidových i melaninových barevných ozdob u jednoho druhu na signalizaci kvality jedinců, tuto funkci našly pouze u karotenoidů (Hill & Brawner 1998; McGraw & Hill 2000; Badyaev et al. 2002). Problémem v těchto studiích, na který poukázali Griffith et al. (2006), však bylo, že melaninové pigmenty zde nebyly pod tlakem pohlavního výběru, o nějž v tomto případě jde, takže se funkce obou signálů nedaly správně srovnávat. Fitze & Richner (2002) situaci obrátili, když naopak našli vliv melaninů na kondici sýkory koňadry (*Parus major*), ne však karotenoidů, u nichž u tohoto druhu není znám význam při pohlavním výběru. Griffith et al. (2006) ve své meta-analýze studií, které se daným problémem zabývaly, nenašli významný rozdíl mezi vlivem karotenoidů a melaninů na kondici jedince.

Bókony et al. 2003 ve fylogenetické komparativní analýze potvrdili vliv pohlavního výběru na melaninové zbarvení, a dále zjistili, že melanizace samčího opeření a pohlavní dichromatismus jsou spojeny s rozlišnostmi v předvádění - ti ptáci, co se předvádí při letu, jsou více melanizovaní. To může být vysvětleno jednak zvýšeným kontrastem při letu na světlejším pozadí, dále pak zvýšenou odolností per vůči opotřebením, neboť melaninové pigmenty zvyšují odolnost per. Bókony a Liker (2005) dále uvádějí, že samčí melaninové zbarvení a dichromatismus jsou vyšší u druhů s menší snůškou a samičí zbarvení negativně koreluje s délkou sezení. Mezidruhová variabilita v melanizaci je ovlivněna fekunditou a rodičovskou péčí skrze směnu (trade-off) mezi investicí do pohlavních signálů a výkonem rodičů. Vliv melaninů na rodičovskou péči zjistili dříve též Owens & Hartley (1998).

McGraw (2003) navrhuje mechanismus, proč by mohly být melaniny pravdivým ukazatelem kvality nositele. Živočichové vytváří melaniny

z aminokyselinových prekurzorů, jako je např. L-tyrosin, v buňkách zvaných melanocyty. Důležitý je při této výrobě enzym tyrosináza, nově však byly objeveny další neenzymatické regulátory, které vyžadují stimulační akce kovových iontů. Makroprvky (Ca, Na, K a Cl) a mikroprvky (stopové prvky, jako jsou Se, Fe, Zn, Cu a Mn) jsou v přírodě nedostatkové a zvířata mohou barevně signalizovat, že k nim mají přístup. Tyto prvky ale mohou kromě vlivu na zdraví a homeostatické funkce také mít na tělo negativní vliv. Pokud jsou požívány v nadbytku, mohou být toxické, a zvířata mohou velikostí melaninově barevných ploch signalizovat, že jsou schopni detoxikovat více škodlivých prvků.

### 2.2.5.1 Strukturní barvy

Funkce strukturních barev v signalizaci byla dlouho opomíjena a teprve v nedávné době se studie začaly zaměřovat na tento problém. Roste počet prací ukazujících, že na strukturní barvy má vliv pohlavní výběr, především tam, kde odrážejí UV světlo (Andersson & Amundsen 1997; Bennett et al. 1997; Andersson et al. 1998; Hunt et al. 1998; Johnsen et al. 1998; Hunt et al. 1999; Pearn et al. 2001; Delhey et al. 2003), a že často signalizují kvalitu jedince. Bylo zjištěno, že strukturní barvy korelují s mimopárovým otcovstvím (extra-bond paternity; Owens & Hartley 1998; Johnsen et al. 1998), že mají význam v signalizaci při teritoriálních interakcích mezi samci (Morimoto et al. 2006) a obraně většího teritoria (Keyser & Hill 2000), že jsou ovlivněny parazitární infekcí (Doucet & Montgomerie 2003) či nedostatkem živin během přepečení (McGraw et al. 2002).

Rozsáhlé práce vznikly o strukturním zbarvení salašníka modrého (*Silalia sialis*). To je malý modrý pěvec hnízdící v dutinách, pohlavně dimorfní v barvě i ve struktuře, která tuto barevnost způsobuje (Shawkey et al. 2005). Samci jsou sytě UV-modře zbarvení s tmavou melaninovou skvrnou na prsou. Siefferman & Hill (2003) ukázali, že strukturní i melaninové zbarvení jsou ukazatelem kvality samců a souvisí s reprodukční úspěšností. Zbarvení signalizuje schopnost samců bojovat o volná hnízda v dutinách, lépe zbarvení jedinci vyhrávají nad hůře zbarvenými a získávají hnízda dříve během jara. (Siefferman & Hill 2005c). U samic jsou strukturní barvy závislé na potravě, signalizují kvalitu a má na ně, zrovna jako na samce, vliv pohlavní výběr (Siefferman & Hill 2005a). Také bylo zjištěno, že barevnější samci častěji krmí samice zahřívající vejce v hnízdě, a že samice, které si vybírají takto zbarvené samce, v nich mohou získat přímou výhodu (Siefferman & Hill 2005b).

## 3. Experimentální část

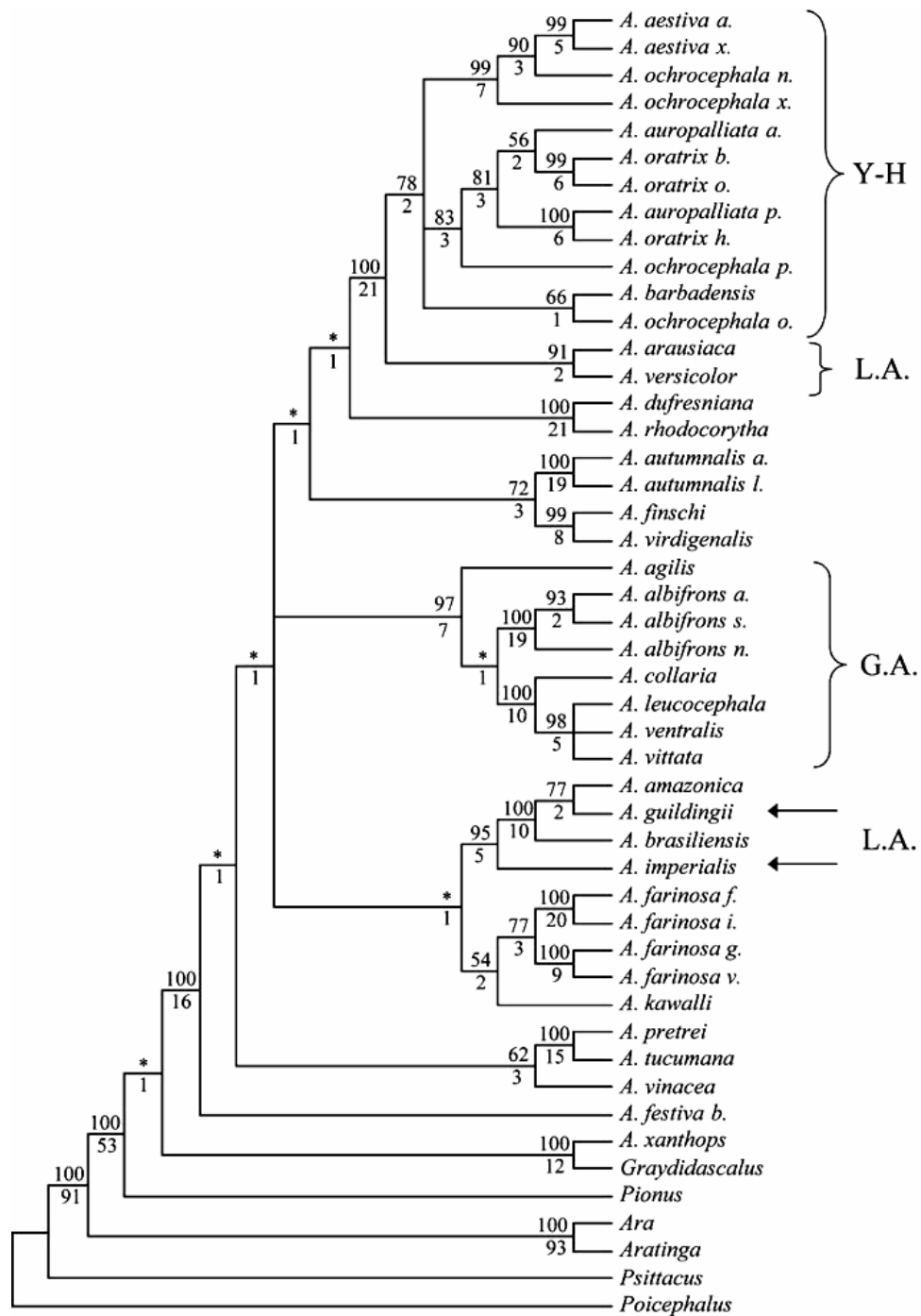
### 3.1 Metodika

Cílem mé experimentální práce bylo srovnat vývoj zbarvení amazoňanů na třech různých fylogenetických stromech. Russello & Amato (2004) vytvořili molekulární strom 42 taxonů amazoňanů a 6 taxonů příbuzných papoušků založený na šesti úsecích DNA, tři mitochondriálních - cytochrom oxidáza I (COI), 12s rDNA (12S) a 16s rDNA (16S) a tři jaderných –  $\beta$ -fibrinogen intron 7 ( $\beta$ -fibint7), ribosomální protein 40 intron 5 (RP40) a tropomyosin  $\alpha$ -podjednotka intron 5 (TROP). Fylogenetickou analýzu provedli v programu PAUP\*4.b10 (Swofford 2002) za použití metody maximální parsimonie (MP) i maximální věrohodnosti (maximum likelihood, ML). MP strom byl vyhledán heuristickou analýzou s 1000 náhodnými přidavnými replikacemi (addition replicates) a „TBR branch swapping“. Všechny znaky byly vyváženy stejně.

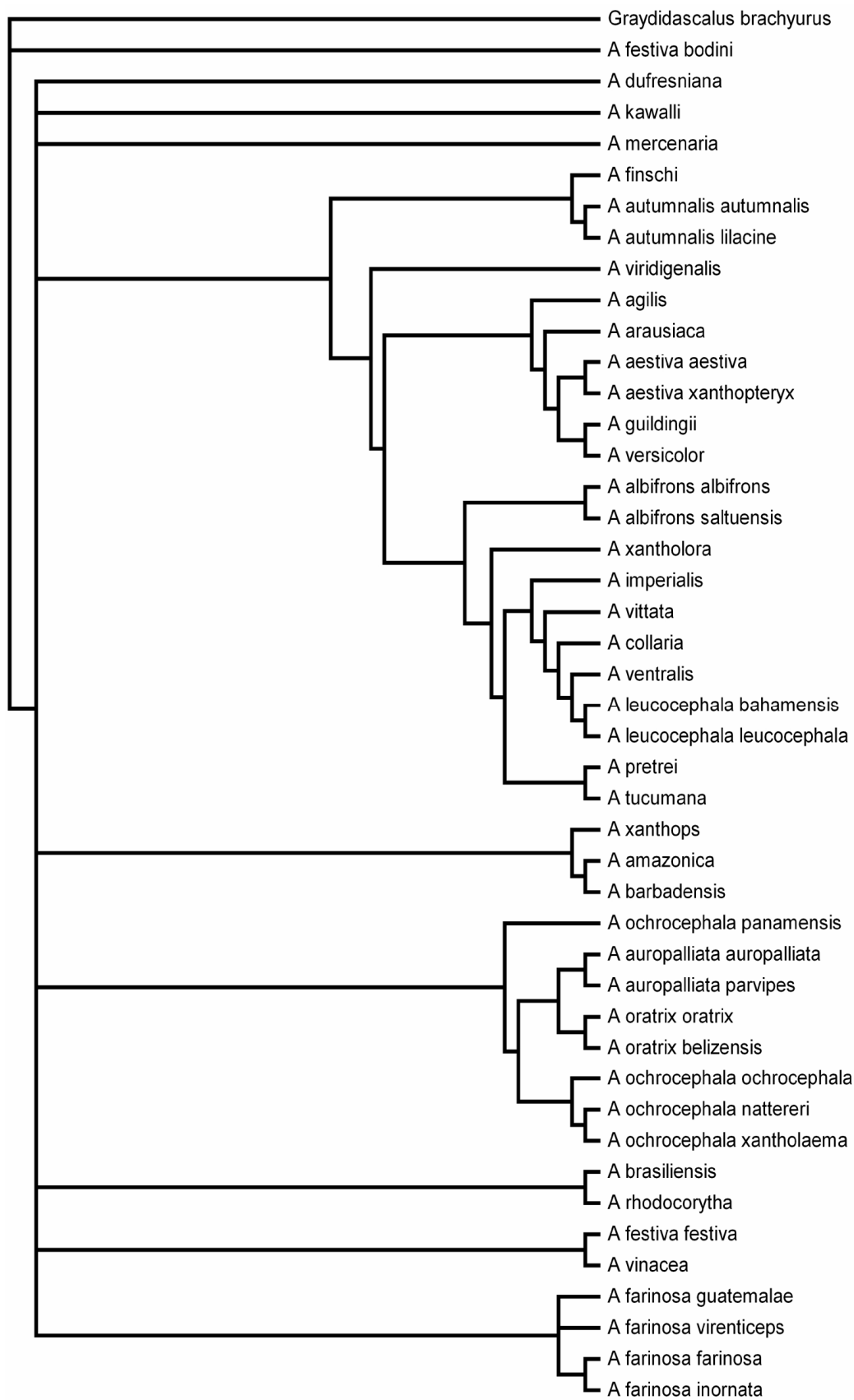
My jsme vytvořili shodným postupem metodou MP další dva fylogenetické stromy, jeden z morfologických dat (barevných znaků opeření) a druhý „total evidence“, čili z obou zmiňovaných sad znaků. Morfologická data jsme získali rozdělením plochy papouška do několika barevných plošek, které se více méně shodovaly ve všech zahrnutých taxonech (viz příloha I). Každá ploška byla označena příslušnou barvou a v matici znaků u každého papouška byla označena jako přítomná/nepřítomná. Informace o barvách jsme čerpali z knihy Parrots: a guide to the parrots of the world (Juniper & Parr 2003). Dostali jsme tak celkem 94 barevných znaků, ze kterých jsme vytvořili fylogenetickou analýzu v programu PAUP\*4.b10 (Swofford 2002) výše zmiňovaným postupem. Bylo zde zahrnuto 45 taxonů, všichni amazoňani z původní práce Russella a Amata bez *Amazona albifrons nana* a *A. oratrix hondurensis*, ke kterým nám chyběly informace o barvách. Z původní práce jsme sem dále zahrnovali amazoňanům příbuzného amazónka krátkoocasého (*Graydidascalus brachyurus*) a přidali jsme navíc 4 taxony amazoňanů: *A. leucocephala bahamensis*, *A. festiva festiva*, *A. mercenaria* a *A. xantholora*.

Pro tvorbu fylogenetického stromu „total evidence“ jsme z Internetu stáhli molekulární data použitá v práci Russella a Amata (2004). Všech 6 DNA úseků jsme zarovnali v programu ClustalX 2.0 a společně s morfologickými daty jsme provedli fylogenetickou analýzu stále stejnou metodou. Do této analýzy bylo zahrnuto celkem 47 taxonů, u 4 výše zmiňovaných, které byly přidány navíc, chyběla molekulární data a byla nahrazena otazníky. U tohoto stromu jsme dále provedli kontrolu podpory jednotlivých větví „bootstrap re-sampling“ s hodnotou „bootstrap replicates“ 300.

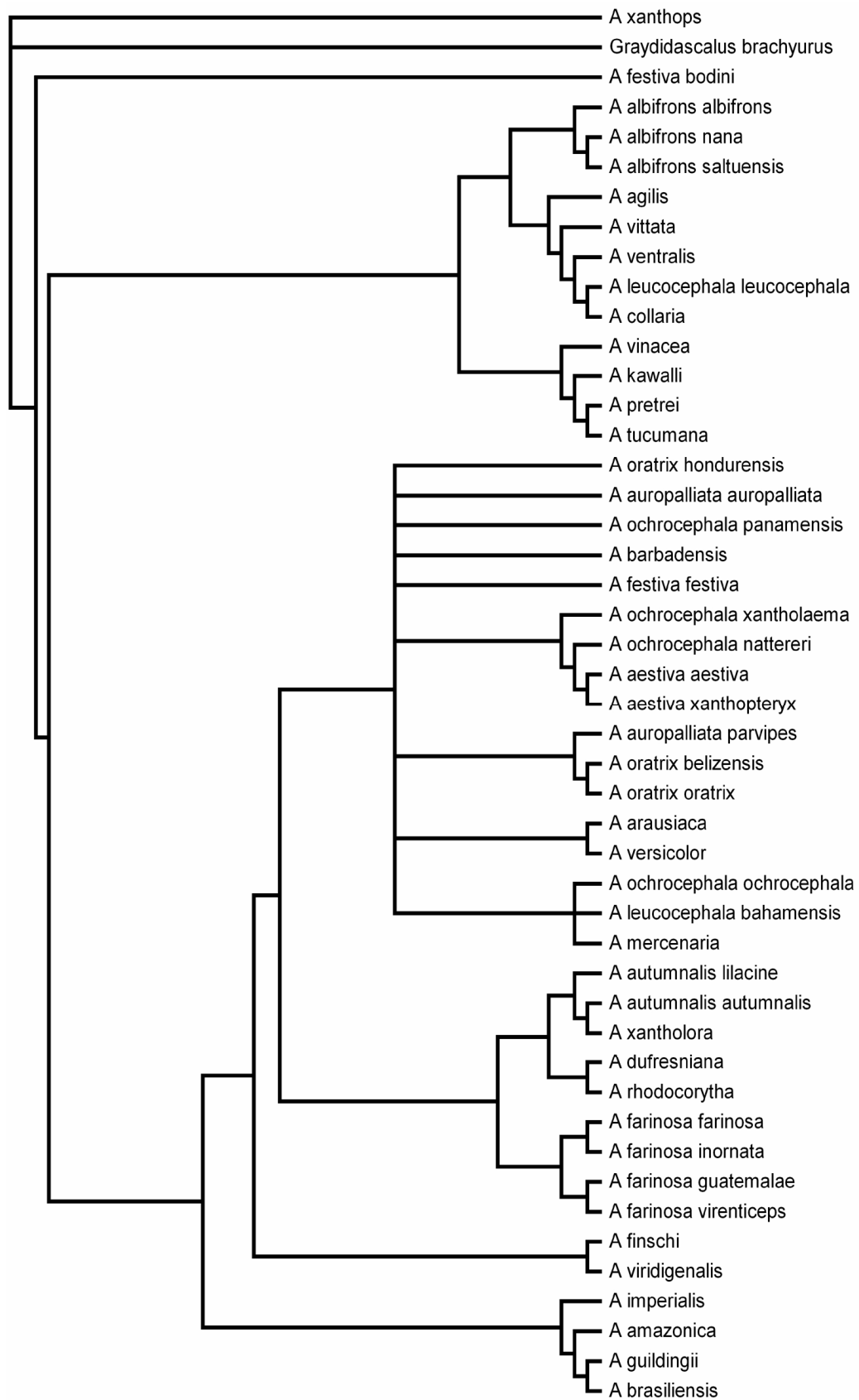
Pro srovnání barevnosti opeření jsme z knížky Parrots: a guide to the parrots of the world (Juniper & Parr 2003) přemalovali všechny zahrnuté druhy a některé poddruhy amazónanů do stejné morfologie a poté jsme je vyobrazili na každý ze stromů (obrázek amazónka *G. Brachyurus* je přímo z knížky; viz přílohy II, III a IV). Z práce Russella a Amata jsme použili striktní konsenzus všech stromů vzniklých MP analýzou, u našich stromů jsme vytvořili většinový (50% majority rule) konsenzus.



Obr. 3. Molekulární fylogenetický strom amazónanů - striktní konsenzus z 12 optimálních maximálně parsimoniálních (MP) stromů. Hodnoty „bootstrap“ a podpory jednotlivých větví jsou nad a pod uzly. Přejato z Russello & Amato 2004.



Obr. 4. Morfologický fylogenetický strom amazoňanů z 94 barevných znaků – většinový konsenzus z 1603 optimálních maximálně parsimoniálních (MP) stromů.



Obr. 5. „Total evidence“ strom amazoňanů složený z molekulárních i morfologických sad znaků – většinový konsenzus z 6 optimálních maximálně parsimoniálních (MP) stromů.

## 3.2 Výsledky

Molekulární strom dle Russella a Amata (2004) byl postavený na 3160 seřazených nukleotidových znacích. Z 803 proměnných znaků bylo 560 parsimoniálně informativních. Parsimoniální analýza znaků všech 48 taxonů vyústila ve 12 optimálních stromů délky 1718, s indexem konzistence (CI) 0,56 a indexem retence (RI) 0,70 (tab. 1).

Náš morfologický strom byl složený z 94 znaků, z nichž 90 bylo proměnných a 73 parsimoniálně informativních. Analýzou jsme dostali 1603 optimálních stromů s délkou 362 kroků a s CI = 0,25 a RI = 0,55.

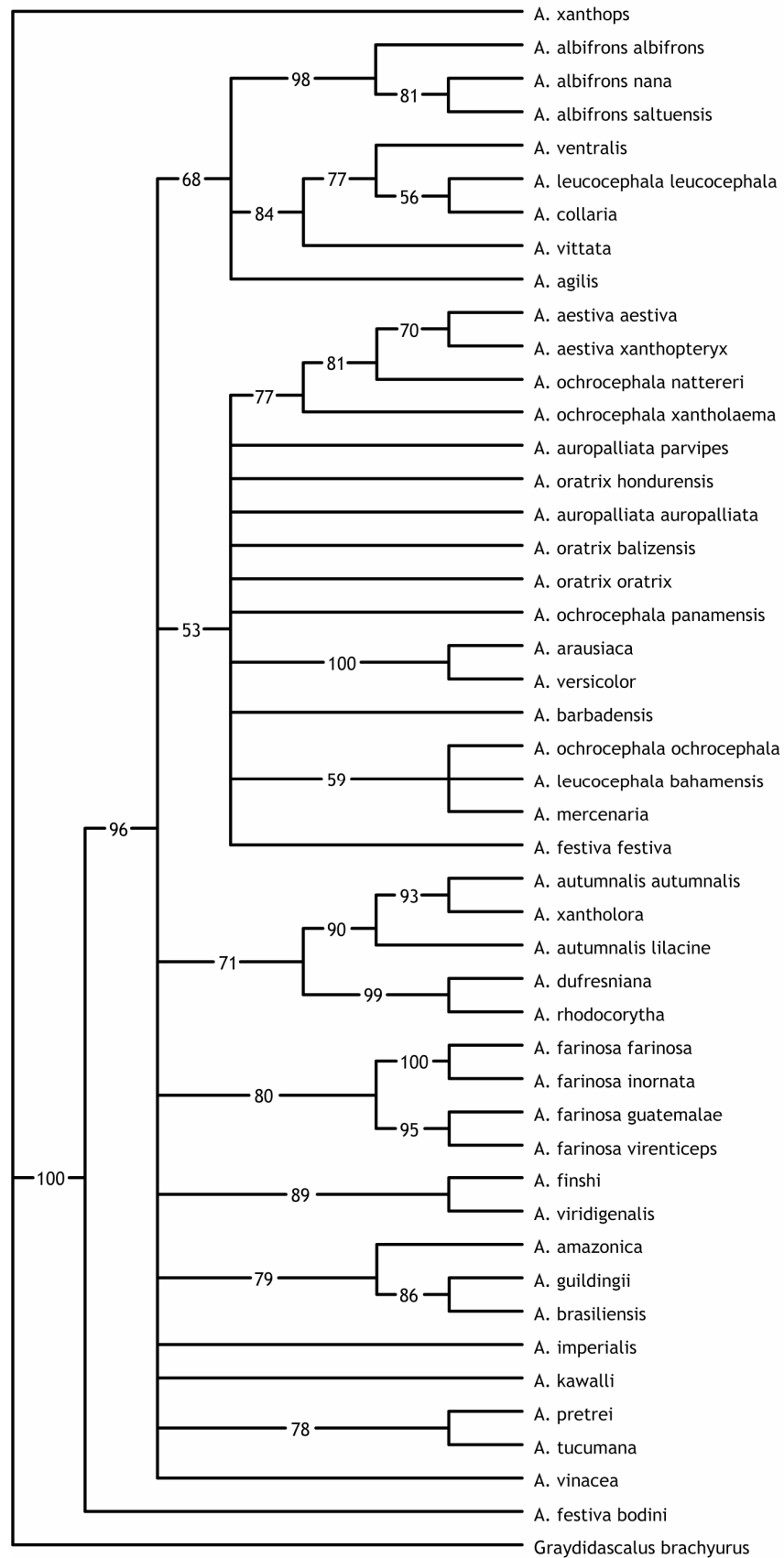
Analýza fylogenetického stromu složeného z obou sad znaků („total evidence“) obsahovala 3193 znaků, z nichž 549 bylo proměnných a 372 parsimoniálně informativních. Dostali jsme celkem 6 optimálních stromů délky 1605 kroků, CI = 0,37 a RI = 0,54. Jednotlivé větve byly slabě podpořeny bootstrapovými hodnotami (viz obr. 6.).

Naše stromy mají oproti molekulárnímu menší CI i RI (tab. 1). „Total evidence“ strom se neliší od molekulárního velmi výrazně. Svědčí pro podobnou fylogenezi základních větví, jako je skupinka pestře zbarvených amazoňanů z jižní Ameriky a Malých Antil *A. amazonica*, *A. guildingii*, *A. brasiliensis* a *A. imperialis*, nebo velká skupina běločelých papoušků střední Ameriky a Velkých Antil *A. albifrons*, *A. agilis*, *A. vittata*, *A. ventralis*, *A. leucocephala leucocephala* a *A. collaria*. Podporuje i mnoho sesterských skupin shodně s molekulárním stromem. Strom založený čistě na barevných znacích k sobě do dvou skupin spojil žlutohlavé amazoňany *A. xanthops*, *A. amazonica*, *A. barbadensis* a dále *A. auropalliata*, *A. oratrix* a *A. ochrocephala*, kteří jsou na molekulárním stromě rozmístěni do různých skupin. Naopak výše zmiňované pestře zbarvené papoušky jižní Ameriky a Malých Antil můžeme vidět rozházené do skupin s podobnými barvami. Podporuje však velikou skupinu běločelých amazoňanů i sesterské skupiny jako jsou *A. finshi* s *A. autumnalis autumnalis*, *A. pretrei* s *A. tucumana* a všechny tři stromy řadí *A. festiva bodini* bazálně do blízkosti amazónka *Graydidascalus brachyurus*, který byl použitý na zakořenění našich stromů jako outgroup (viz přílohy II, III a IV).

## 3.3 Diskuse

Naše fylogenetické stromy s porovnáním molekulárního stromu Russella a Amata (2004) svědčí pro horší kvalitu, zohledníme-li vzájemný poměr počtů homologií a homoplazií (CI, RI). Molekulární strom však nese svědčí pro výrazně jinou fylogenezi, než „total evidence“, neboť základní větve jsou zachovány v obou případech. Na stromě složeném z barevných





Obr. 6. Bootstrapové hodnoty podpory jednotlivých větví na „total evidence“ fylogenetickém stromě.

znaků opeření amazoňanů se základní skupiny a celá fylogeneze liší už kontrastněji, je zde výrazně vidět seskupení papoušků se žlutou hlavou a amazoňanů s podobným pestrobarevným zbarvením křídel a modré barvě na hlavě, *A. agilis*, *A. arausiaca*, *A. aestiva*, *A. guildingii* a *A. versicolor*, které molekulární strom nepodporuje. Je však otázkou, zda se tento morfologický strom liší průkazně, což ověříme v programu PAUP\*4.b10 během psaní této práce.

Barevné znaky nejlépe sedí na morfologickém stromě, což je patrné hlavně na zmiňované pestré skupině amazoňanů z jižní Ameriky a Malých Antil *A. amazonica*, *A. guildingii*, *A. brasiliensis* a *A. imperialis*, nebo na (dle molekulárního stromu) nepříbuzných *A. brasiliensis* a *A. rhodocorytha* z jižní Ameriky. Velká skupina běločelých papoušků a sesterské skupiny *A. finshi* s *A. autumnalis autumnalis* a *A. pretrei* s *A. tucumana* jsou podpořeny všemi třemi molekulárními stromy, což svědčí o robustnosti jejich fylogeneze.

Dle Jana Zrzavého (1997) je vhodné používat pro fylogenetickou analýzu všechny dostupné znaky, včetně těch, které právě studujeme. Zahrneme-li studované znaky do fylogenetické analýzy, zvětšíme tak pravděpodobnost, že se dané znaky objeví v jedné větvi (že jsou homologické). Svědčí-li pak fylogeneze pro jejich konvergenci, nejspíš opravdu vznikaly opakovaně, i když tlačíme na to, aby byly u sebe. Nulová hypotéza, jenž říká, že jakákoliv podobnost mezi dvěma či více druhy je považována za homologickou (synapomorfii), pokud není prokázán opak, musí být co nejsilnější, aby její falsifikace měla nějakou hodnotu. Chceme-li vysvětlit konvergenci či paralelní evoluci určitých znaků, musíme si být jistí, že jsou tyto opravdu homoplasiemi. Vložením studovaných morfologických znaků se buďto topologie stromu nezmění, nebo se změní směrem k nižšímu počtu homoplasii. Nulová hypotéza, že daný znak vznikl jen jednou, se tak stává stejnou nebo silnější. Na našem morfologickém stromě barevných znaků je vidět krásný příklad této podpory konvergence na žlutohlavých amazoňanech *A. xanthops*, *A. amazonica*, *A. barbadensis* a dále *A. auropalliata*, *A. oratrix* a *A. ochrocephala*. Zde jsou řazeni ve dvou skupinách k sobě, avšak na „total evidence“ fylogenetickém stromě je jejich postavení ve větším souladu se stromem molekulárním. Lze tedy říci, že je tu velmi vysoká pravděpodobnost konvergence žlutého zbarvení hlavy u těchto ptáků, protože fylogeneze „total evidence“ ukazuje homoplasii, ačkoliv tlačíme na jejich spojení do jedné skupiny. Nápadná je i skupina amazoňanů *A. brasiliensis* a *A. rhodocorytha*, která se na morfologickém stromě jeví jako sesterská, zatímco na molekulárním je *A. rhodocorytha* sesterský *A. dufresniana*, zatímco *A. brasiliensis* se řadí do příbuznosti dvou amazoňanů *A. amazonica* a *A. guildingii*. Naše fylogenetické stromy tedy podporují větší množství barevných konvergencí a podporují teorii, že barevné znaky jsou velmi plastické a rychle se mění v evoluci.

	Molekulární strom	Total evidence	Morfologický strom
Délka stromu	1718	1605	362
Index konzistence (CI)	0,56	0,37	0,25
Index retence (RI)	0,7	0,54	0,55
Index homoplazity (HI)	-	0,63	0,75
Škálovaný index konzistence (RCI)	-	0,2	0,14
CI bez neinformativních znaků	-	0,28	0,21
HI bez neinformativních znaků	-	0,72	0,79

Tab. 1. Srovnání hodnot tří fylogenetických stromů amazoňanů – molekulárního (Russello & Amato 2004), „total evidence“ a morfologického z barevných znaků.

## 4. Závěr

Tato práce shrnuje většinu moderních poznatků o evoluci ptačího zbarvení, mechanismech vzniku pohlavního dichromatismu, genetického polymorfismu i mezidruhové variability a popisuje práce zabývající se fylogenetickými rekonstrukcemi barevných znaků jednotlivých ptačích druhů. Jejím obsahem je i krátký úvod do problematiky ptačího zraku a mechanismů karotenoidového, melaninového a strukturálního zbarvení, jejichž studie jsou dnes v popředí zájmu mnoha vědců.

V experimentální části této práce jsme srovnali evoluci zbarvení peří amazoňanů na třech různých fylogenetických stromech, molekulárním, morfologickém a kombinovaném z obou datových sad. Zjistili jsme, že fylogenetický strom „total evidence“ se neliší výrazně od molekulárního, a že využití všech dostupných dat pro tvorbu fylogenetické analýzy může pozitivně přispět k identifikaci konvergentních znaků. Naše práce také podporuje všeobecný náhled na to, že barevné znaky bývají v evoluci velmi plastické a že vznikaly průběžně několikrát.

## 5. Použitá literatura

**Alatalo, R. V.; Gustafsson, L. & Lundberg, A.** (1994), 'Male coloration and species recognition in sympatric flycatchers', *Proceedings: Biological Sciences* **256**(1346), 113–118.

**Allen, E. S. & Omland, K. E.** (2003), 'Novel intron phylogeny supports plumage convergence in orioles (*Icterus*)', *The Auk* **120**(4), 961–969.

**Amundsen, T.** (2000), 'Why are female birds ornamented?', *Trends in Ecology & Evolution* **15**(4), 149–155.

- Andersson, S. & Amundsen, T.** (1997), 'Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats', *Proceedings: Biological Sciences* **264**(1388), 1587–1591.
- Andersson, S.; Ornborg, J. & Andersson, M.** (1998), 'Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1395), 445–450.
- Areekul, B. & Quicke, D. L. J.** (2006), 'The use of colour characters in phylogenetic reconstruction', *Biological Journal of the Linnean Society* **88**(2), 193–202(10).
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E.** (2000), 'Evolution of sexual dichromatism contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration', *Biological Journal of the Linnean Society* **69**(2), 153–172(20).
- Badyaev, A. V.; Hill, G. E. & Weckworth, B. V.** (2002), 'Species divergence in sexually selected traits: Increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches', *Evolution* **56**(2), 412–419.
- Baker, R. R. & Parker, G. A.** (1979), 'The evolution of bird coloration', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **287**(1018), 63–130.
- Barnard, C. J.** (1979), 'Predation and the evolution of social mimicry in birds', *The American Naturalist* **113**(4), 613–618.
- Bennett, A. T.; Cuthill, I. C.; Partridge, J. C. & Lunau, K.** (1997), 'Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**(16), 8618–8621.
- Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C.** (1994), 'Ultraviolet vision in birds: What is its function?', *Vision Research* **34**(11), 1471–1478.
- Bennett, A. T. D.; Cuthill, I. C. & Norris, K. J.** (1994), 'Sexual selection and the mismeasure of color', *The American Naturalist* **144**(5), 848–860.
- Bennett, P. & Owens, I.** (2002), *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*, Oxford University Press, Oxford.
- Bortolotti, G. R.; Tella, J. L.; Forero, M. G.; Dawson, R. D. & Negro, J. J.** (2000), 'Genetics, local environment and health as factors influencing plasma carotenoids in wild American kestrels (*Falco sparverius*)', *Proceedings: Biological Sciences* **267**(1451), 1433–1438.
- Bowmaker, J. K.; Heath, L. A.; Wilkie, S. E. & Hunt, D. M.** (1997), 'Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds', *Vision Research* **37**(16), 2183–2194.

- Bridge, E. S.; Jones, A. W. & Baker, A. J.** (2005), 'A phylogenetic framework for the terns (Sternini) inferred from mtDNA sequences: implications for taxonomy and plumage evolution', *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**(2), 459–469.
- Bright, A. & Waas, J. R.** (2002), 'Effects of bill pigmentation and UV reflectance during territory establishment in blackbirds', *Animal Behaviour* **64**(2), 207–213.
- Brush, A. H.** (1978), *Avian pigmentation*, In: Brush AH, ed. Chemical zoology, vol. X, Aves. New York: Academic Press, 141–161..
- Brush, A. H. & Power, D. M.** (1976), 'House finch pigmentation: carotenoid metabolism and the effect of diet', *Auk* **93**, 725–739.
- Buckley, P. A.** (1987), *Mendelian genes*, In: Cooke F, Buckley PA, eds. Avian Genetics. New York: Academic Press, 1–44..
- Burkhardt, D.** (1989), 'UV vision: A bird's eye view of feathers', *Journal of Comparative Physiology A* **164**, 787–796.
- Burkhardt, D.** (1982), 'Birds, berries and UV', *Naturwissenschaften* **69**, 153–157.
- Burley, N. T.; Price, D. K. & Zann, R. A.** (1992), 'Bill color, reproduction and condition effects in wild and domesticated zebra finches', *Auk* **109**(1), 13–23.
- Burns, K. J.** (1998), 'A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage', *Evolution* **52**(4), 1219–1224.
- Bókony, V. & Liker, A.** (2005), 'Melanin-based black plumage coloration is related to reproductive investment in cardueline finches', *The Condor* **107**(4), 775–787.
- Bókony, V.; Liker, A.; Székely, T. & Kis, J.** (2003), 'Melanin-based plumage coloration and flight displays in plovers and allies', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**(1532), 2491–2497.
- Cassey, P.; Ewen, J. G.; Boulton, R. L.; Blackburn, T. M.; Møller, A. P.; Biard, C.; Olson, V. & Karadas, F.** (2005), 'Egg carotenoids in passerine birds introduced to New Zealand: relations to ecological factors, integument coloration and phylogeny', *Functional Ecology* **19**(4), 719–726.
- Church, S. C.; Bennett, A. T. D.; Cuthill, I. C. & Partridge, J. C.** (1998), 'Ultraviolet cues affect the foraging behaviour of blue tits', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1405), 1509–1514.
- Church, S. C.; Merrison, A. S. L. & Chamberlain, T. M. M.** (2001), 'Avian ultraviolet vision and frequency-dependent seed preferences', *The Journal of Experimental Biology* **204**(14), 2491–2498.
- Coemans, M. A. M. J. & Vos, J. J.** (1990), *On the perception of polarized light by the homing pigeon*, Utrecht: Universiteit Utrecht.

**Crochet; Bonhomme & Lebreton** (2000), 'Molecular phylogeny and plumage evolution in gulls (Larini)', *Journal of Evolutionary Biology* **13**(1), 47–57.

**Darwin, C.** (1871), *The descent of man and selection in relation to sex*, London: John Murray.

**Decker, A. & McGinnis, J.** (1947), 'Black pigmentation in feathers of buff orpington chicks is caused by vitamin D deficiency', *Proceedings of the Society for Experimental Biology* **66**, 224–228.

**Delhey, K.; Johnsen, A.; Peters, A.; Andersson, S. & Kempenaers, B.** (2003), 'Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*)', *Proceedings: Biological Sciences* **270**(1528), 2057–2063.

**Doucet, S. M. & Montgomerie, R.** (2003), 'Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection', *Journal of Avian Biology* **34**(3), 237–242.

**Doucet, S. M.; Shawkey, M. D.; Hill, G. E. & Montgomerie, R.** (2006), 'Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour', *The Journal of Experimental Biology* **209**(2), 380–390.

**Dufva, R. & Allander, K.** (1995), 'Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in great tit (*Parus major*) males', *Functional Ecology* **9**(5), 785–789.

**Dumbacher, J. P. & Fleischer, R. C.** (2001), 'Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds?', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**(1480), 1971–1976.

**Eaton, M. D.** (2006), 'A phylogenetic perspective on the evolution of chromatic ultraviolet plumage coloration in grackles and allies (Icteridae)', *The Auk* **123**(1), 211–234.

**Edmonds, D. T.** (1996), 'A sensitive optically detected magnetic compass for animals', *Proceedings: Biological Sciences* **263**(1368), 295–298.

**Endler, J. A.** (1993), 'The color of light in forests and its implications', *Ecological Monographs* **63**(1), 1–27.

**Endler, J. A.** (1992), 'Signals, signal conditions, and the direction of evolution', *The American Naturalist* **139**, S125–S153.

**Endler, J. A. & Théry, M.** (1996), 'Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds', *The American Naturalist* **148**(3), 421–452.

- Endler, J. A.; Westcott, D. A.; Madden, J. R. & Robson, T.** (2005), 'Animal visual systems and the evolution of color patterns: Sensory processing illuminates signal evolution', *Evolution* **59**(8), 1795–1818.
- Enquist, M. & Arak, A.** (1994), 'Symmetry, beauty and evolution', *Nature* **372**, 169–172.
- Enquist, M. & Arak, A.** (1993), 'Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses', *Nature* **361**, 446–448.
- Figuerola, J. & Green, A. J.** (2000), 'The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes', *Functional Ecology* **14**(6), 701–710.
- Figuerola, J.; Munoz, E.; Gutierrez, R. & Ferrer, D.** (1999), 'Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the ciril bunting, *Emberiza cirillus*', *Functional Ecology* **13**(5), 594–601.
- Fisher, R. A.** (1958), *The genetical theory of natural selection, 2nd ed.*, New York: Dover.
- Fitze, P. S. & Richner, H.** (2002), 'Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids', *Behavioral Ecology* **13**(3), 401–407.
- Fitze, P. S.; Tschirren, B. & Richner, H.** (2003), 'Carotenoid-based colour expression is determined early in nestling life', *Oecologia* **137**(1), 148–152.
- Flegr, J.** (2005), *Evoluční biologie*, Praha: Academia.
- Fowlie, M. K. & Krüger, O.** (2003), 'The evolution of plumage polymorphism in birds of prey and owls: the apostatic selection hypothesis revisited', *Journal of Evolutionary Biology* **16**(4), 577–583.
- Fox, D. L.** (1976), *Animal biochromes and structural colors*, Berkeley: University of California Press.
- Galeotti, P. & Rubolini, D.** (2004), 'The niche variation hypothesis and the evolution of colour polymorphism in birds: a comparative study of owls, nightjars and raptors', *Biological Journal of the Linnean Society* **82**(2), 237–248.
- Galeotti, P.; Rubolini, D.; Dunn, P. O. & Fasola, M.** (2003), 'Colour polymorphism in birds: causes and functions', *Journal of Evolutionary Biology* **16**(4), 635–646.
- Goldsmith, T. H.** (1990), 'Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes', *The Quarterly Review of Biology* **65**(3), 281–322.

- Gomez, D. & Théry, M.** (2004), 'Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community', *Ecology Letters* **7**(4), 279–284.
- Goodwin, T. W.** (1984), *The biochemistry of carotenoids*, New York: Chapman and Hall.
- Grant, P. R.** (1965), 'Plumage and the evolution of birds on islands', *Systematic Zoology* **14**(1), 47–52.
- Gray, D. A.** (1996), 'Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds', *The American Naturalist* **148**(3), 453–480.
- Green, M. C.** (2005), 'Plumage dimorphism in the reddish egret: does plumage coloration influence foraging habitat use and tactics?', *Waterbirds* **28**(4), 519–524.
- Griffith, S. C.; Parker, T. H. & Olson, V. A.** (2006), 'Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red?', *Animal Behaviour* **71**(4), 749–763.
- Götmark, F.** (1993), 'Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others', *Proceedings: Biological Sciences* **253**(1337), 143–146.
- Götmark, F.** (1987), 'White underparts in gulls function as hunting camouflage', *Animal Behaviour* **35**(6), 1786–1792.
- Hadfield, J. D. & Owens, I. P. F.** (2006), 'Strong environmental determination of a carotenoid-based plumage trait is not mediated by carotenoid availability', *Journal of Evolutionary Biology* **19**(4), 1104–1114.
- Hall, B. P.; Moreau, R. E. & Galbraith, I. C. J.** (1966), 'Polymorphism and parallelism in the African Bush-Shrikes of the genus *Malaconotus* (including *Chlorophoneus*)', *Ibis* **108**, 160–181.
- Hart, N. S.** (2001b), 'Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds', *Journal of Comparative Physiology A* **187**(9), 685–97.
- Hart, N. S.** (2001a), 'The visual ecology of avian photoreceptors', *Progress in Retinal and Eye Research* **20**(5), 675–703.
- Heindl, M. & Winkler, H.** (2003), 'Vertical lek placement of forest-dwelling manakin species (Aves, Pipridae) is associated with vertical gradients of ambient light', *Biological Journal of the Linnean Society* **80**(4), 647–658.
- Heinroth, O. & Heinroth, M.** (1926), *Die vogel Mitteleuropas. Vol. 1*, Leipzig: Edition Leipzig.
- Hill, G. E.** (2000), 'Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration', *Journal of Avian Biology* **31**(4), 559–566.



- Hill, G. E.** (1999), 'Is there an immunological cost to carotenoid-based ornamental coloration?', *The American Naturalist* **154**(5), 589–595.
- Hill, G. E.** (1992), 'Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches', *Auk* **109**, 1–12.
- Hill, G. E. & Brawner, W. R.** (1998), 'Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1401), 1105–1109.
- Hill, G. E.; Inouye, C. Y. & Montgomerie, R.** (2002), 'Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches', *Proceedings: Biological Sciences* **269**(1496), 1119–1124.
- Hofmann, C.; Cronin, T. & Omland, K.** (2006), 'Using spectral data to reconstruct evolutionary changes in coloration: carotenoid color evolution in New World orioles', *Evolution* **60**, 1680–1691.
- Hofmann, C. M.; Cronin, T. W. & Omland, K. E.** (2007a), 'Melanin coloration in New World orioles II: ancestral state reconstruction reveals lability in the use of carotenoids and phaeomelanins', *Journal of Avian Biology* **38**(2), 172–181.
- Hofmann, C. M.; McGraw, K. J.; Cronin, T. W. & Omland, K. E.** (2007b), 'Melanin coloration in New World orioles I: carotenoid masking and pigment dichromatism in the orchard oriole complex', *Journal of Avian Biology* **38**(2), 163–171.
- Howell, S. N. G. & Webb, S.** (1995), *The birds of Mexico and northern Central America*, Oxford: Oxford University Press.
- Humphries, D. A. & Driver, P. M.** (1970), 'Protean defence by prey animals', *Oecologia* **5**(4), 285–302.
- Hunt, S.; Bennett, A. T. D.; Cuthill, I. C. & Griffiths, R.** (1998), 'Blue tits are ultraviolet tits', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1395), 451–455.
- Hunt, S.; Cuthill, I. C.; Bennett, A. T. D. & Griffiths, R.** (1999), 'Preferences for ultraviolet partners in the blue tit', *Animal Behaviour* **58**(4), 809–815(7).
- Huth, H. H. & Burkhardt, D.** (1972), 'Der spektrale Sehbereich eines Violetta-Kolibris', *Naturwissenschaften* **59**, 650.
- Huxley, J.** (1955), 'Morphism in birds', *Acta. Int. Congr. Ornithol.* **XI**, 309–328.
- Jabłoński, P.** (1996), 'Dark habitats and bright birds: warblers may use wing patches to flush prey', *Oikos* **75**(2), 350–352.

- Johnsen, A.; Andersson, S.; Fernandez, J. G.; Kempenaers, B.; Pavel, V.; Questiau, S.; Raess, M.; Rindal, E. & Lifjeld, J. T.** (2006), 'Molecular and phenotypic divergence in the bluethroat (*Luscinia svecica*) subspecies complex', *Molecular Ecology* **15**(13), 4033–4047.
- Johnsen, A.; Andersson, S.; Ornborg, J. & Lifjeld, J. T.** (1998), 'Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): a field experiment', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1403), 1313–1318.
- Jones, I. L. & Hunter, F. M.** (1999), 'Experimental evidence for mutual inter- and intrasexual selection favouring a crested auklet ornament', *Animal Behaviour* **57**(3), 521–528(8).
- Juniper, T. & Parr, M.** (2003), *Parrots: a guide to the parrots of the world*, London: Publishers Ltd..
- Keyser, A. J. & Hill, G. E.** (2000), 'Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks', *Behav. Ecol.* **11**(2), 202–209.
- Kimball, R. T. & Ligon, J. D.** (1999), 'Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective', *The American Naturalist* **154**(2), 182–193.
- Kirschfeld, K.** (1982), 'Carotenoid pigments: their possible role in protecting against photooxidation in eyes and photoreceptor cells', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **216**(1202), 71–85.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J. H.** (1984), 'Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection', *The American Naturalist* **124**(3), 309–323.
- Krebs, E. A. & Putland, D. A.** (2004), 'Chic chicks: the evolution of chick ornamentation in rails', *Behavioral Ecology* **15**(6), 946–951.
- Lande, R.** (1980), 'Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters', *Evolution* **34**(2), 292–305.
- Lowther, J. K.** (1961), 'Polymorphism in the white-throated sparrow, *Zonotrichia Albicollis* (Gmelin)', *Can. J. Zool.* **39**, 281–292.
- Lozano, G. A.** (1994), 'Carotenoids, parasites, and sexual selection', *Oikos* **70**, 309–311.
- Lythgoe, J. N.** (1979), *The ecology of oisison*, Oxford: Oxford University Press.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R.** (1992), 'MacClade: analysis of phylogeny and character evolution 3.04', Sunderland: Sinauer.
- Mahler, B.; Araujo, L. S. & Tubaro, P. L.** (2003), 'Dietary and sexual correlates of carotenoid pigment expression in dove plumage', *The Condor* **105**(2), 258–267.

- Martin, T. E. & Badyaev, A. V.** (1996), 'Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males', *Evolution* **50**(6), 2454–2460.
- Mazel, C.** (1991), *Black night, black light: underwater fluorescence*, Ocean Realm Summer, 63–68.
- McGraw, K. J.** (2003), 'Melanins, metals, and mate quality', *Oikos* **102**(2), 402–406.
- McGraw, K. J. & Hill, G. E.** (2000), 'Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration', *Proceedings: Biological Sciences* **267**(1452), 1525–1531.
- McGraw, K. J.; Mackillop, E. A.; Dale, J. & Hauber, M. E.** (2002), 'Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage', *The Journal of Experimental Biology* **205**(23), 3747–3755.
- McGraw, K. J. & Nogare, M. C.** (2005), 'Distribution of unique red feather pigments in parrots', *Biology Letters* **1**(1), 38–43.
- McGraw, K. J.; Wakamatsu, K.; Ito, S.; Nolan, P. M.; Jouventin, P.; Dobson, F. S.; Austic, R. E.; Safran, R. J.; Siefferman, L. M.; Hill, G. E. & Parker, R. S.** (2004), 'You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins and domestic chickens', *The Condor* **106**(2), 390–395.
- McNaught, M. K. & Owens, I. P. F.** (2002), 'Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment?', *Journal of Evolutionary Biology* **15**(4), 505–514.
- Meinertzhagen, R.** (1951), 'Desert Colouration', *Proc. 10th Int. Omith. Congr.* **1950**, 155–162.
- Meyer, D. B.; Cooper, T. G. & Gernez, C.** (1965), *Retinal oil droplets*, In: The structure of the eye: II Symposium, ed. J. W. Rohen. Stuttgart: Schattauer, 521–533.
- Monaghan, P.; Metcalfe, N. B. & Houston, D. C.** (1996), 'Male finches selectively pair with fecund females', *Proceedings: Biological Sciences* **263**(1374), 1183–1186.
- Moore, W. S.; Weibel, A. C. & Agius, A.** (2006), 'Mitochondrial DNA phylogeny of the woodpecker genus *Veniliornis* (Picidae, Picinae) and related genera implies convergent evolution of plumage patterns', *Biological Journal of the Linnean Society* **87**(4), 611–624.

- Morimoto, G.; Yamaguchi, N. & Ueda, K.** (2006), 'Plumage color as a status signal in male-male interaction in the red-flanked bushrobin, *Tarsiger cyanurus*', *Journal of Ethology* **24**(3), 261–266.
- Murton, R.; Westwood, N. & Thearle, R.** (1973), 'Polymorphism and the evolution of a continuous breeding season in the pigeon, *Columba livia*', *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)* **19**, 563–577.
- van Norren, D. & Schellekens, P.** (1990), 'Blue light hazard in rat', *Vision Research* **30**, 1517–1520.
- Olson, V. A. & Owens, I. P. F.** (2005), 'Interspecific variation in the use of carotenoid-based coloration in birds: diet, life history and phylogeny', *Journal of Evolutionary Biology* **18**(6), 1534–1546.
- Olson, V. A. & Owens, I. P. F.** (1998), 'Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required?', *Trends in Ecology & Evolution* **13**(12), 510–514.
- Omland, K. E. & Lanyon, S. M.** (2000), 'Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): repeated convergence and reversal in patterns', *Evolution* **54**(6), 2119–2133.
- Omland, K. E.; Lanyon, S. M. & Fritz., S. J.** (1999), 'A molecular phylogeny of the New World orioles (*Icterus*): the importance of dense taxon sampling', *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**, 224–239.
- Osorio, D. & Ham, A. D.** (2002), 'Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage', *The Journal of Experimental Biology* **205**(14), 2017–2027.
- Owen, D.** (1967), 'The interpretation of polymorphism in the African Bush-Shrikes', *Ibis* **109**, 278–279.
- Owens, I. P. F. & Hartley, I. R.** (1998), 'Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism?', *Proceedings: Biological Sciences* **265**(1394)(1394), 397–407.
- Paulson, D. R.** (1973), 'Predator polymorphism and apostatic selection', *Evolution* **27**(2), 269–277.
- Pavlova, A.; Zink, R. M.; Rohwer, S.; Koblik, E. A.; Red'kin, Y. A.; Fadeev, I. V. & Nesterov, E. V.** (2005), 'Mitochondrial DNA and plumage evolution in the white wagtail *Motacilla alba*', *Journal of Avian Biology* **36**(4), 322–336.
- Pearn, S. M.; Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C.** (2001), 'Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**(1482), 2273–2279.

- Peters, A.; Denk, A. G.; Delhey, K. & Kempenaers, B.** (2004), 'Carotenoid-based bill colour as an indicator of immunocompetence and sperm performance in male mallards', *Journal of Evolutionary Biology* **17**(5), 1111–1120.
- Pohl, H.** (1992), 'UV radiation: A zeitgeber for the circadian clock in birds', *Naturwissenschaften* **79**, 227–229.
- Price, T. & Birch, G. L.** (1996), 'Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds', *The Auk* **113**, 842–848.
- Proctor, N. S. & Lynch, P. J.** (1993), *Manual of ornithology*, New Haven: Yale University Press.
- Prum, R. O.** (1997), 'Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae)', *The American Naturalist* **149**(4), 668–692.
- Prum, R. O. & Torres, R.** (2003), 'Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays', *The Journal of Experimental Biology* **206**(14), 2409–2429.
- Prum, R. O.; Torres, R.; Williamson, S. & Dyck, J.** (1999), 'Two-dimensional fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs', *Proceedings: Biological Sciences* **266**(1414), 13–22.
- Roaf, H. E.** (1929), 'The absorption of light by the coloured globules in the retina of the domestic hen', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* **105**(738), 371–374.
- Rohwer, S.** (1983), 'Formalizing the avoidance-image hypothesis: critique of an earlier prediction', *Auk* **100**, 971–974.
- Rohwer, S.** (1975), 'The social significance of avian winter plumage variability', *Evolution* **29**(4), 593–610.
- Rohwer, S. & Paulson, D. R.** (1987), 'The avoidance-image hypothesis and color polymorphism in Buteo hawks', *Ornis Scandinavica* **18**(4), 285–290.
- Roulin, A.** (2004b), 'The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds', *Biological Reviews* **79**(4), 815–848.
- Roulin, A.** (2004a), 'Covariation between plumage colour polymorphism and diet in the Barn Owl *Tyto alba*', *Ibis* **146**(3), 509–517.
- Roulin, A. & Wink, M.** (2004), 'Predator-prey relationships and the evolution of colour polymorphism: a comparative analysis in diurnal raptors', *Biological Journal of the Linnean Society* **81**(4), 565–578.

**Russello, M. A. & Amato, G.** (2004), 'A molecular phylogeny of Amazona: implications for Neotropical parrot biogeography, taxonomy, and conservation', *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**(2), 421–437.

**Saino, N.; Bertacche, V.; Ferrari, R. P.; Martinelli, R.; Møller, A. P. & Stradi, R.** (2002), 'Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**(1501), 1729–1733.

**Saks, L.; Ots, I. & Hõrak, P.** (2003), 'Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence', *Oecologia* **134**(3), 301–307.

**Schmidt–Koenig, K.** (1990), 'The sun compass', *Experientia* **46**, 336–342.

**Schmidt–Koenig, K.** (1979), *Avian orientation and navigation*, New York: Academic Press.

**Seliger, H. H.; Lail, A. B. & Biggley, H. H.** (1992), 'Optimization for spectral dependence of polarization sensitivity', *American Zoologist* **32**, 163A.

**Senar, J. C.** (1999), 'Plumage coloration as a signal of social status', *Proceedings of the 22nd international ornithology congress* **22**, 1669–1686.

**Shawkey, M. D.; Estes, A. M.; Siefferman, L. & Hill, G. E.** (2005), 'The anatomical basis of sexual dichromatism in non-iridescent ultraviolet-blue structural coloration of feathers', *Biological Journal of the Linnean Society* **84**(2), 259–271.

**Shawkey, M. D.; Estes, A. M.; Siefferman, L. M. & Hill, G. E.** (2003), 'Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**, 1455–1460.

**Siefferman, L. & Hill, G. E.** (2005c), 'UV-blue structural coloration and competition for nestboxes in male eastern bluebirds', *Animal Behaviour* **96**, 67–72.

**Siefferman, L. & Hill, G. E.** (2005b), 'Blue structural coloration of male eastern bluebirds *Sialia sialis* predicts incubation provisioning to females', *Journal of Avian Biology* **36**(6), 488–493.

**Siefferman, L. & Hill, G. E.** (2005a), 'Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*)', *Evolution* **59**(8), 1819–1828.

**Siefferman, L. & Hill, G. E.** (2003), 'Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds', *Behav. Ecol.* **14**(6), 855–861.

**Silberglied, R. E.** (1979), 'Communication in the ultraviolet', *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 373–398.

- Skúlason, S. & Smith, T. B.** (1995), 'Resource polymorphisms in vertebrates', *Trends in Ecology & Evolution* **10**(9), 366–370.
- Stoehr, A. M.** (2006), 'Costly melanin ornaments: the importance of taxon?', *Functional Ecology* **20**(2), 276–281.
- Stradi, R.; Pini, E. & Celentano, G.** (2001), 'The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage', *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **130**(1), 57–63.
- Swofford, D. L.** (2002), 'PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), v.4.0b10', Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Thompson, C. W.; Hillgarth, N.; Leu, M. & McClure, H. E.** (1997), 'High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait', *The American Naturalist* **149**(2), 270–294.
- Tschirren, B.; Fitze, P. S. & Richner, H.** (2003), 'Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (*Parus major* L.)', *Journal of Evolutionary Biology* **16**(1), 91–100.
- Vorobyev, M.; Osorio, D.; Bennett, A. T. D.; Marshall, N. J. & Cuthill, I. C.** (1998), 'Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours', *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **183**(5), 621–633.
- Wallace, A. R.** (1889), *Darwinism, 2nd edn.*, London: Macmillan.
- Walls, G. L.** (1942), *The vertebrate eye and its adaptive radiation*, New York: Hafner.
- Weber, H.** (1961), 'Über die Ursache des Verlustes der roten Federfarbe bei gekafigten Birkenzeisigen', *Journal für Ornithologie* **102**, 158–163.
- Weber, H.** (1953), 'Bewirkung des Farbwechsels bei männlichen Kreuzschnabeln', *Journal für Ornithologie* **94**, 342–346.
- Weckstein, J. D.** (2005), 'Molecular phylogenetics of the *Ramphastos* toucans: implications for the evolution of morphology, vocalizations, and coloration', *The Auk* **122**(4), 1191–1209.
- Weibel, A. C. & Moore, W. S.** (2005), 'Plumage convergence in picoides woodpeckers based on a molecular phylogeny, with emphasis on convergence in downy and hairy woodpeckers', *The Condor* **107**, 797–809.
- West-Eberhard, M. J.** (1983), 'Sexual selection, social competition, and speciation', *The Quarterly Review of Biology* **58**(2), 155–183.
- Willson, M. F. & Whelan, C. J.** (1989), 'Ultraviolet reflectance of fruits of vertebrate-dispersed plants', *Oikos* **55**(3), 341–348.

**Wolf, W. L.; Casto, J. M.; Nolan, V. & Ketterson, E. D.** (2004), 'Female ornamentation and male mate choice in dark-eyed juncos', *Animal Behaviour* **67**(1), 93–102.

**Wright, A. A.** (1972), 'Psychometric and psychophysical hue discrimination functions for the pigeon', *Vision Research* **12**, 1447–1464.

**Zahavi, A.** (1975), 'Mate selection – A selection for a handicap', *Journal of Theoretical Biology* **53**(1), 205–214.

**Zehavi, A. & Zahavi, A.** (1997), *The handicap principle: a missing piece of darwin's puzzle*, Oxford: Oxford University Press.

**Zeki, S.** (1993), *A vision of the brain*, Oxford: Blackwell Scientific.

**Zink, R. M.; Rising, J. D.; Mockford, S.; Horn, A. G.; Wright, J. M.; Leonard, M. & Westberg, M. C.** (2005), 'Mitochondrial DNA variation, species limits, and rapid evolution of plumage coloration and size in the savannah sparrow', *The Condor* **107**(1), 21–28.

**Zrzavý, J.** (1997), 'Phylogenetics and ecology: all characters should be included in the cladistic analysis', *Oikos* **80**(1), 186–192.

## 6. Přílohy

### 6.1 Seznam příloh:

Příloha I: Členění plošek amazoňana pro barevnou matici znaků

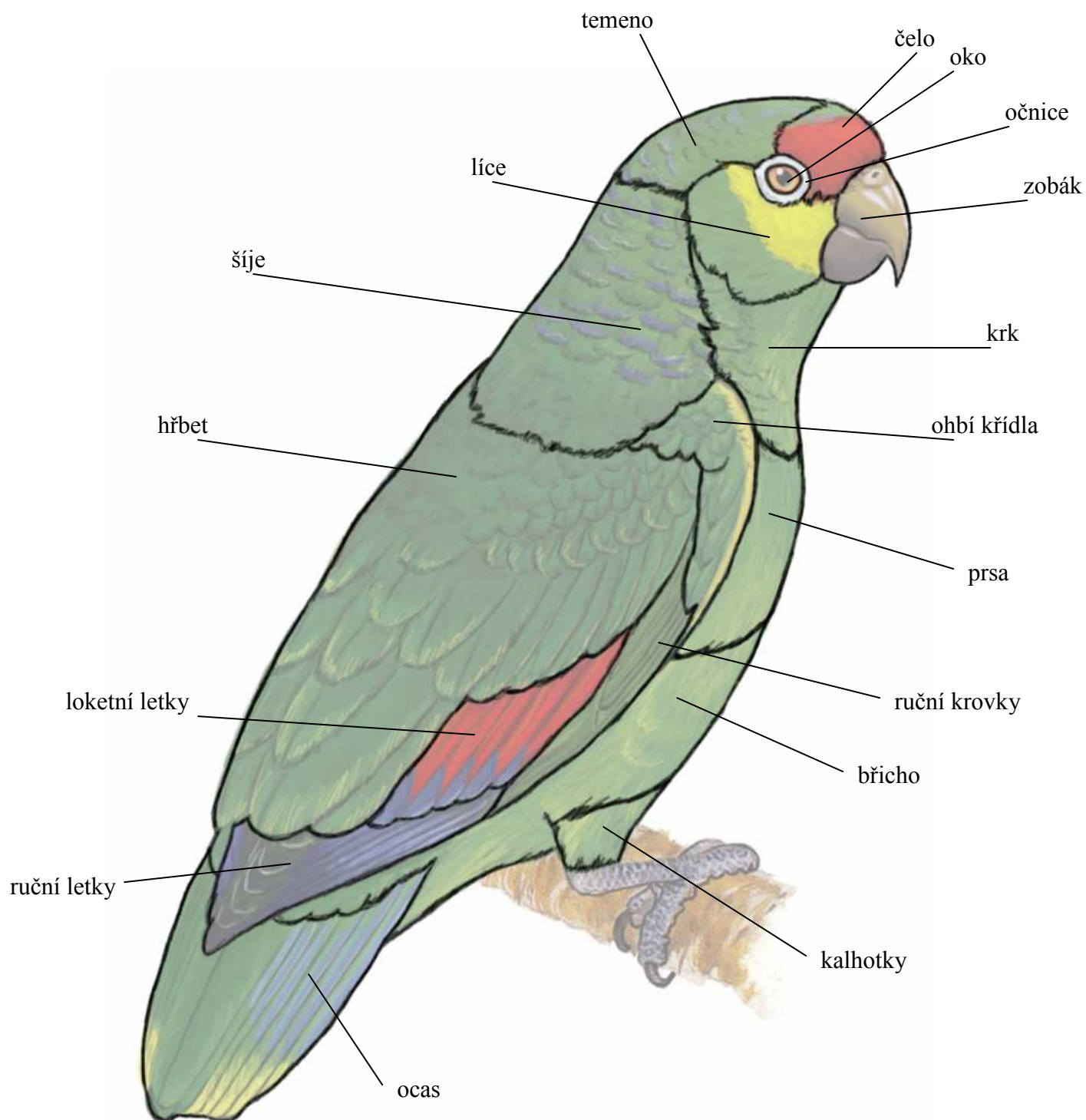
Příloha II: Molekulární strom s vyobrazenými amazoňany

Příloha III: Strom „total evidence“ s vyobrazenými amazoňany

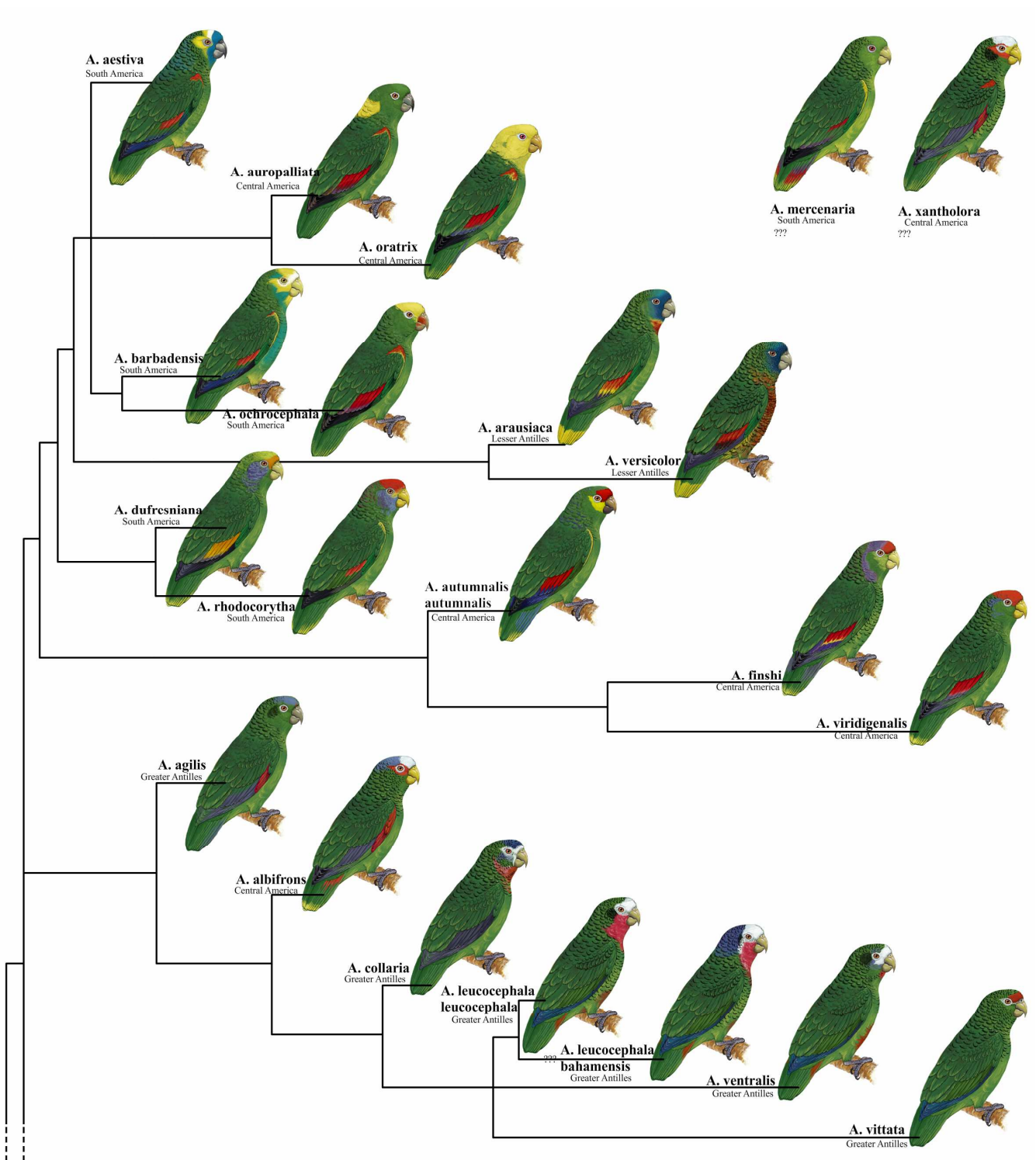
Příloha IV: Morfologický strom s vyobrazenými amazoňany



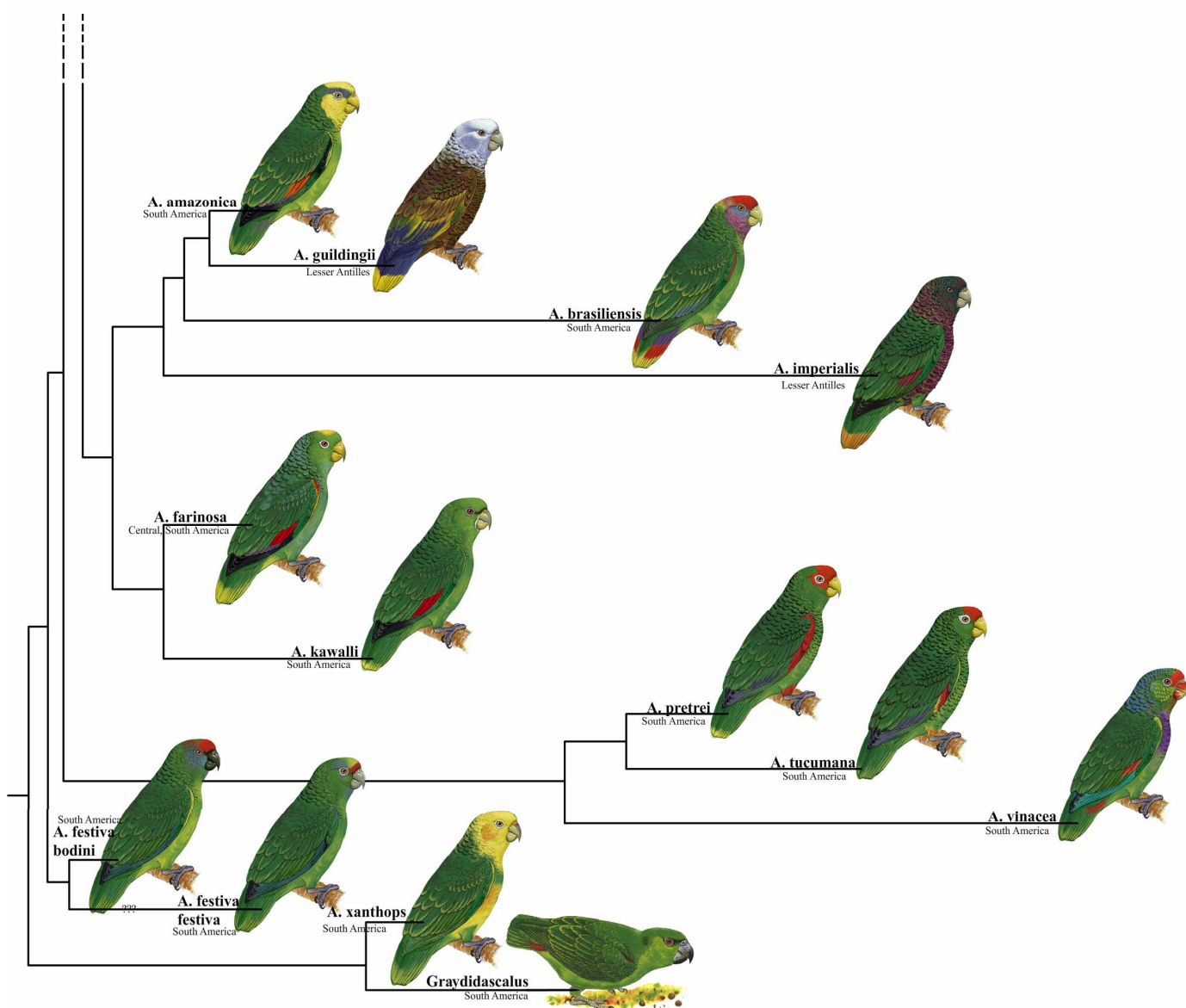
## Příloha I: Členění plošek amazoňana pro barevnou matici znaků



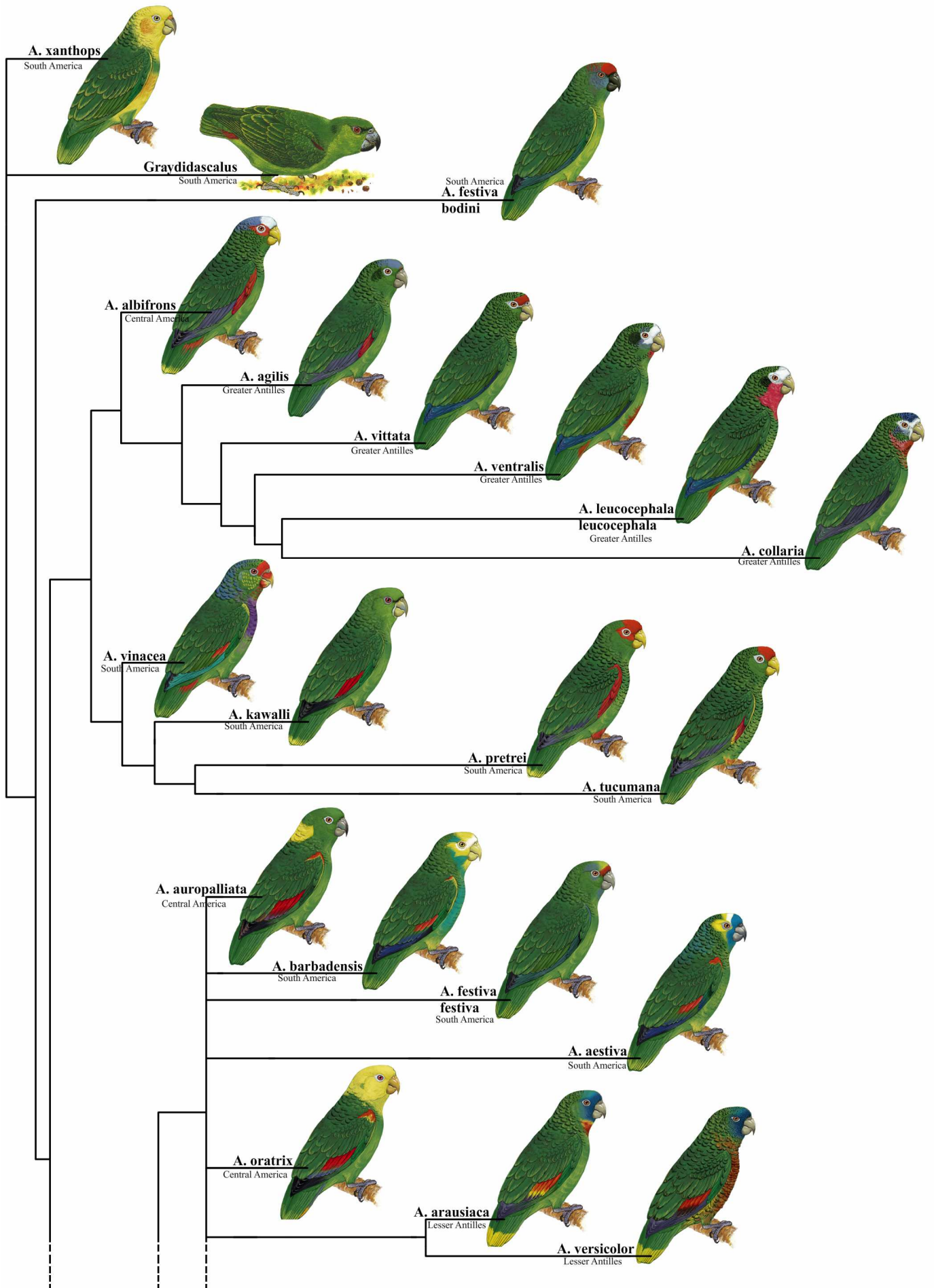
## Příloha II: Molekulární strom s vyobrazenými amazoňany



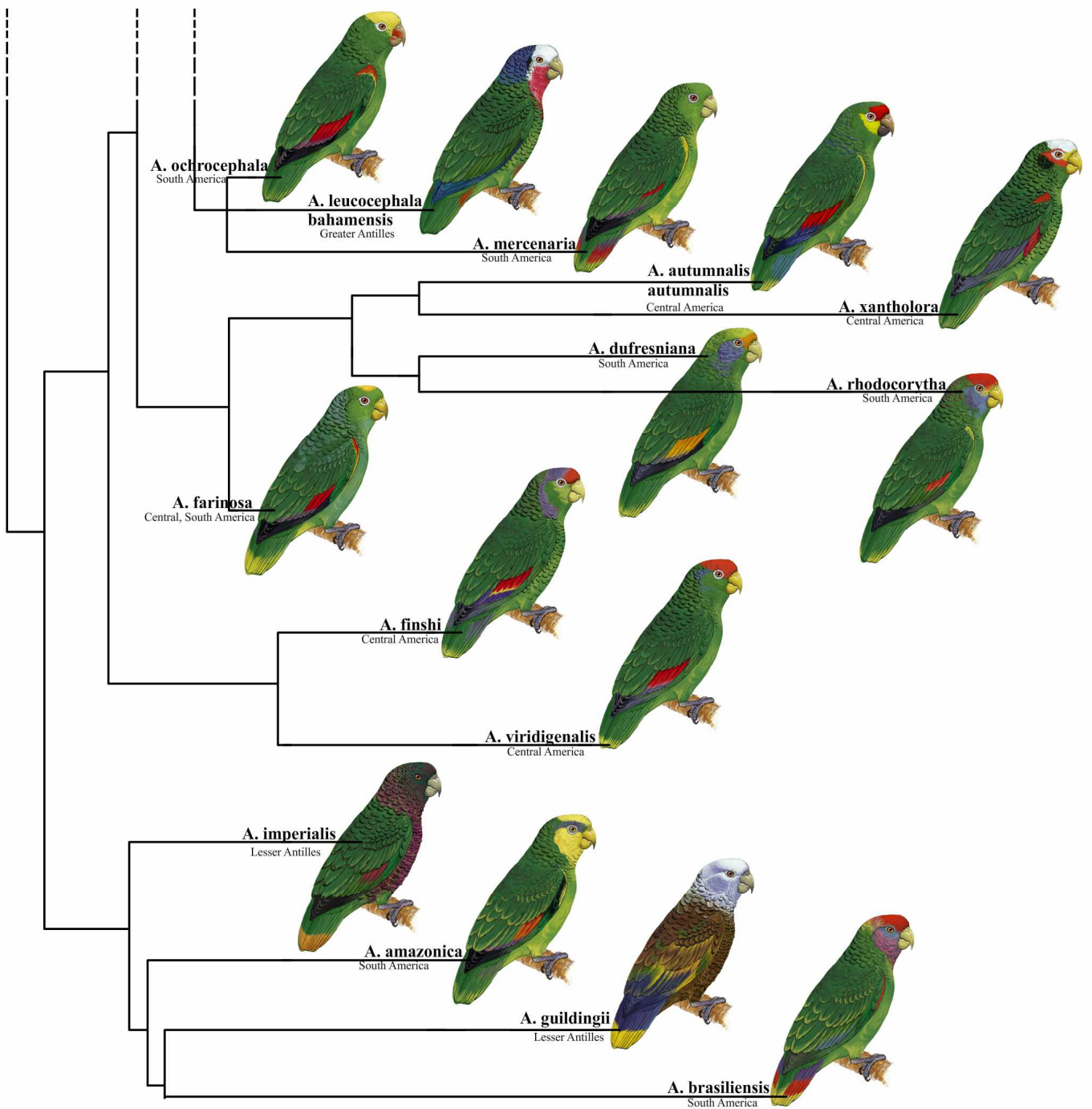
## Příloha II - pokračování



# Příloha III: Strom „total evidence“ s vyobrazenými amazoňany



# Příloha III - pokračování



# Příloha IV: Morfologický strom s vyobrazenými amazoňany



## Příloha IV - pokračování

