

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra zoologie

## **Evoluce zbarvení v řádu hrabavých**

Diplomová práce



Vypracovala: Bc. Zdeňka Valenzová

Vedoucí práce: RNDr. Roman Fuchs, CSc

Konzultant: prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc

Rok vypracování: 2010

Valenzová Z. (2010): Evoluce zbarvení v řádu hrabavých. [Evolution of coloration in the Galliformes, Mgr. Thesis, in Czech], Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:** The coloration of plumage and ornaments in the groups Numididae, Odonthophoridae and Phasianidae (within the order Galliformes) was detailed described and analyzed. The ecological factors affecting the evolution of dichromatism and conspicuousness were tested.

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracovala sama, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1999 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 1. ledna 2010

.....

## **PODĚKOVÁNÍ**

Chtěla bych především poděkovat svému školiteli RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc. za velkou trpělivost při společných konzultacích, udílení cenných rad a za časově náročné korigování mých nárazových snah. Dále děkuji prof. RNDr. Janu Zrzavému, CSc. za zadání práce a podnětné připomínky. Velice bych chtěla poděkovat doc. RNDr. Ing. Hynkovi Lauschmannovi, CSc. za uvedení do světa analýzy obrazu a zpracování mého materiálu. Děkuji Honzovi Robovskému za četné konzultace při zpracování fylogenetických výsledků, Zdeňku Fricovi za vysvětlování práce s programem PDAP a Simoně Polákové za pomoc při statistickém zpracování. Jindře Mourkové jsem vděčná za rady při formulování textů a psychickou podporu. Chtěla bych poděkovat svým rodičům za umožnění studia a všestrannou podporu při psaní diplomové práce a svému příteli Martinu Koubkovi za trpělivost a podporu rovněž všestrannou.

## **Seznam příloh**

- A. Návrh objektivizace odhadu kontrastu ptáka proti pozadí**
- B. Barevné znaky a jejich hodnocení**
- C. Názvy zkoumaných druhů**
- D. Korelace prvků zbarvení (RDA) s ordinačními osami**
- E. Řazení ptáků podle kontrastu**
- F. Areály sympatrických druhů**

# Obsah

<b>1. Úvod .....</b>	<b>3</b>
1.1. Pестrost u ptáků .....	3
1.1.1 Pестré zbarvení je signál .....	3
1.1.2 Jak se zbarvení vytváří .....	3
1.1.3 Náklady na pестré zbarvení .....	4
1.1.4 Evoluce pестrosti .....	5
1.2. Párovací systém a sexuální dichromatismus .....	6
1.2.1 Pестré zbarvení, pernaté a kožní útvary u hrabavých .....	7
1.3. Způsoby měření zbarvení u ptáků .....	8
1.4. Cíle .....	9
<b>2. Metodika .....</b>	<b>10</b>
2.1. Kladogram zkoumané linie .....	10
2.2. Popis zbarvení a změn při toku .....	10
2.3. Popis ekologie druhů .....	11
2.4. Statistické zpracování .....	11
<b>3. Výsledky .....</b>	<b>13</b>
3.1. Variabilita vzhledu .....	13
3.1.1 Variabilita vzhledu samců .....	13
3.1.2 Variabilita vzhledu samic .....	21
3.2. Evoluce dichromatismu a pестrosti .....	27
3.2.1 Evoluce dichromatismu .....	27
3.2.2 Evoluce pестrosti samců .....	27
3.2.3 Evoluce pестrosti samic .....	28
3.2.4 Dichromatismus versus pестrost .....	28
3.2.5 Dichromatismus a ekologie .....	32
3.2.6 Pестrost a ekologie .....	33
<b>4. Diskuse .....</b>	<b>34</b>
4.1. Variabilita zbarvení .....	34
4.1.1 PCA – prvky zbarvení samců .....	34
4.1.2 RDA – prvky zbarvení v korelaci k prostředí .....	34
4.1.3 RDA – prvky zbarvení samic .....	36
4.1.4 RDA – pigmenty x prostředí (samci) .....	36
4.1.5 RDA – pigmenty samice .....	37
4.2. Variabilita toku .....	38
4.2.1 RDA variability toku .....	38

4.3.	Evoluce dichromatismu .....	39
4.3.1	Interpretace kladogramu .....	39
4.3.2	Korelace mezi dichromatismem a barevnými znaky – nezávislé kontrasty.....	40
4.3.3	Které environmentální proměnné korelují s dichromatismem.....	40
4.4.	Evoluce pestrosti samců a samic .....	41
4.4.1	Evoluce pestrosti samců .....	41
4.4.2	Které environmentální proměnné korelují s pestrostí samců .....	42
4.4.3	Evoluce pestrosti samic .....	42
4.4.4	Které environmentální proměnné korelují s pestrostí samic .....	42
4.5.	Vztah evoluce pestrosti a evoluce dichromatismu .....	43
<b>5.</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>45</b>
<b>6.</b>	<b>Literatura .....</b>	<b>47</b>
<b>7.</b>	<b>Přílohy .....</b>	<b>51</b>

# 1. Úvod

## 1.1. Pestrůst u ptáků

### 1.1.1 Pestré zbarvení je signál

Ptáci jsou skupinou, u níž se mimořádně rozvinulo využívání barev povrchu těla (opeření) jako signálu, především vůči sexuálnímu partnerovi či kompetitorovi. Je to podmíněno jejich podstatně dokonalejším viděním barev. Ptáci rozlišují dvojnásobek barevných odstínů než člověk a čtyřnásobek než většina ostatních savců Hastad (2003).

Větší množství odstínů je dáno též viděním v UV světle a vnímáním odlišné polarizace odraženého světla (Burkhard 1991). U ptáků je vidění tetrachromatické, tj. základními barvami jsou červená, zelená, modrá a fialová až ultrafialová. Burhardt (1988) uvádí, že jejich mísením vznikají také nové barevné odstíny „ptačí purpurová“ (červená + UV) a „zeleně purpurová“ (zelená + UV). Bennett a Cuthill (1994) považují ptačí vidění v UV světle za významné nejen pro orientaci a získávání kořisti, ale také pro vnitrodruhovou signalizaci, především sexuální.

Výměna signálů při komunikaci je mnohostupňovým procesem. Odesílatel může do značné míry volit intenzitu a druh signálu, aby byl dobře viditelný pro požadovaného příjemce a již méně pro nežádoucí svědky, např. predátory. Pták může svoji pestrůst naplno projevit jen v podmínkách, kdy je to nutné a nepříjde to příliš drahé. Např. pipulky (*Pipra*) se předvádějí především ve stinném prostředí, takže zblízka jsou velmi nápadné, na dálku však již podstatně méně (Heind a Winkler 2003).

### 1.1.2 Jak se zbarvení vytváří

Zbarvení může být vytvářeno různými mechanismy. Pigment melanin odpovídá za černé zbarvení a různé odstíny hnědé, pigmenty karotenové vytvářejí odstíny červené, astaxantin výrazně červenou. Kovově lesklé fyzikální zbarvení je dáno odrazem světla na strukturách pera. Jednotlivé mechanismy se mohou překrývat, jak to zjistili Doucet et al. (2004) u australského pěvce *Malurus leucopterus*, kde u ostrovní formy vzniklo černé zbarvení melaninovým překrytím původnějšího modrého fyzikálního zbarvení.

Z hlediska mé práce je důležité, jak je pestrůst vytvořená jednotlivými mechanismy interpretována příjemcem, tj. sexuálním partnerem. Většina prací podporuje názor, že karotenové zbarvení samečka je v úzké kladné korelaci s kondicí a tudíž je jako signál kvality věrohodnější než zbarvení melaninové, které je na kondici nezávislé. Badyaev (2000) uvádí,

že dichromatismus u ptáků je často tvořen karotenovým zbarvením a je s ním v kladné korelaci. Podle Dale (2000) však zbarvení peří u afrického pěvce *Quelea quelea* (částečně karotenové) není korelováno s tělesnou kondicí ani s reprodukční úspěšností, je determinováno geneticky a nemůže být považováno za věrohodný signál kvality samečka. Melaninové zbarvení je ve starších výzkumech považováno za nezávislé na kondici a tudíž za nevěrohodný signál. McGraw (2008) však uvádí, že melaninové skvrny u pěvců jsou rovněž závislé na prostředí, především na mikroelementech a aminokyselinách v potravě a na hladině testosteronu v krvi. Strukturální zbarvení považuje Fitzpatrick (1998) za dobrý ukazatel kvality peří a tím i jedince. Podle Sieffermanna a Geoffreya (2005) je strukturální zbarvení u severoamerického pěvce *Sialia sialis* závislé na kondici a funguje jako kritérium pro sexuální výběr.

Hormonálními mechanismy vzniku zbarvení se zabývají Kimball a Ligon (1999). Rozlišují zbarvení vyvolané hladinou estrogenu (v jeho nepřítomnosti vzniká samčí zbarvení), hladinou testosteronu či luteinizačního hormonu hypofýzy (v přítomnosti hormonů vzniká samčí zbarvení) a zbarvení hormonálně nepodmíněné. Estrogenově závislé zbarvení je považováno za původnější, vyskytuje se u bazální linie, tj. u Struthioniformes, Anseriformes a Galliformes. Z toho odvozují, že za původnější lze považovat pestré monochromatické zbarvení peří.

Bokony et al. (2008) považují melaninové zbarvení za věrohodný signál kvality jen tam, kde je závislé na hladině testosteronu, tj. u Charadriiformes a Corvidae, a nikoliv u Galloanseriformes. Bortolotti (2006) však u *Alectoris rufa* došel k závěru, že melaninové svíslé pruhy na peří mohou být považovány za ukazatel kondice a tím signál pro samici, neboť samci ve špatné kondici nebyli schopni pigmentovat celé pero. Pruhy považuje za daleko výhodnější pestrý signál než celkové zbarvení, protože v případě nutnosti je lze skrýt. Mechanismem vzniku sekundárních sexuálních znaků u hrabavých se zabývali Owens a Short (1995). Upozorňují, že zatímco ostruhy a laloky jsou závislé na testosteronu, pestré zbarvení nikoliv. Kastrace samečka nemá vliv na vytvoření pestrého opeření, u kastované samičky se však vyvine typické samčí opeření, protože zde zmizel tlumivý vliv estrogenu.

### 1.1.3 Náklady na pestré zbarvení

Pestré zbarvení samců u dichromatických druhů je obecně považované za drahé (Olson a Owens 1999). Práce zabývající se pestrým zbarvením jako takovým ale toto pokaždé nepotvrzují. Badyaev a Ghalambor (1998) tento předpoklad ověřovali u skupiny Carduelinae, kde vzali rozsah nadmořských výšek využívaných pro hnízdění jako ukazatel odolnosti. Došli

k závěru, že korelace tohoto rozsahu a pestrosti samců je spíše kladná. Tedy pestřejší druhy jsou více odolné k rozdílným klimatickým podmínkám.

Pestré zbarvení však není pouze zátěž pro metabolismus a kritérium pro samičí volbu, pigmentované peří lépe udržuje tepelnou i vodní bilanci, méně podléhá otěru a je lepší ochranou před UV zářením (Galeotti et al. 2003).

Gotmark (1992, 1994, 1995, 1997) na základě hypotézy „nevhodné kořisti“ dokazuje, že pestrost nezvyšuje predanční riziko. Dravci v jeho experimentech napadali nápadnou kořist podstatně méně.

#### **1.1.4 Evoluce pestrosti**

Evoluce nápadných vizuálních znaků je tradičně spojována především s pohlavním výběrem, resp. se samičí volbou. Druhotný pohlavní znak, jenž je pro svého nositele záležitostí nákladnou, funguje jako handicap (Zahavi 1975) a následně jako indikátor kvality samce (Anderson 1986).

Ryan a Keddy-Hector (1992) ve své review navrhuje použít pro vysvětlení evoluce nápadných znaků teorii „sensory exploitation“. Tato teorie předpokládá, že vývoj samčích znaků jen využil již existující samičí „předpojatosti“. Proti experimentálním pracím, dokládajícím, že samice preferují znaky co nejvýraznější, však tito autoři namítají, že experimenty s uměle zvětšenými znaky probíhaly v nepřírodných podmínkách a nedokazují, že v přirozených podmínkách není volba průměrné kvantity znaku obvyklejší.

Změny v pestrosti se častěji objevují u samců než u samic. Evoluce pestrých samčích znaků u obratlovců se objevuje snáze u druhů, u nichž jsou samice heterogametickým pohlavím (Hastings 1994).

Sexuální monomorfismus je pravděpodobně u ptáků původní (Temrin a Sillén-Tullberg 1994 ex. Cuervo a Moller 1999). Evoluční změna vedoucí k přítomnosti ozdobných strukturálních znaků je často spojena se změnou v párovacím systému (změna monogamie na polygynii či lek). U polygynních druhů tanager (Thraupidae) je barevný dimorfismus častější než u druhů monogamních (Irwin 1994). Někdy však nárůst ozdobnosti změnu v párovacím systému postrádá, může mít tedy jiné důvody (Cuervo a Moller 1999).

Vztahem párovacího systému a dichromatismu se zabývali Figuerola a Green (2000). V práci na čeledi Anatidae potvrdili, že evoluční změny ve zbarvení jsou častější u samců než u samic. Změny v párovacím systému jsou prokazatelně spojeny se změnami pestrosti u obou pohlaví a s nárůstem dichromatismu. Ostrovní druhy mají výraznější velikostní dimorfismus a méně výrazný dichromatismus.



U některých skupin ptáků však pestrost nekoreluje s představami o fungování v párovacích systémech. U mnoha monogamních zástupců lesňáčkovitých (Parulidae) a pěnkavovitých (Fringillidae) je popisován dimorfismus, zatímco kolibříkovití (Trochilidae) jsou polygynní, a často monomorfní (Bleiweiss 1992: ex. Burns 1998). Moller (2008) zkoumal evropské druhy pěvců a zjistil, že polygynní druhy nejsou častěji dimorfní než druhy monogamní. U pěvců byl také dokázán pozitivní vztah mezi počtem dichromatických druhů a mírou druhové bohatosti jednotlivých rodů (Barraclough et al., 1995 ex. Figuerola a Green 2000). Typ dimorfismu „pestrý samec, nepestrá samice“ se u vrubozobých objevuje s nárůstem počtu sympatrických druhů (Figuerola a Green 2000).

Nenápadné zbarvení samice je interpretováno jako následek přírodního výběru (zejména predančních tlaků při hnízdění), nevyžadující zvláštní vysvětlení (Muma a Weatherhead 1989, Hill 1993 ex. Rohde et al., 1999). Pestrost samice může být neadaptivním vedlejším produktem genetické korelace samčího znaku (Hill 1993 ex. Rohde et al., 1999), anebo může hrát roli v samčím pohlavním výběru (Rohde et al., 1999).

Amundsen (2000) v review uvádí, že samičí ozdoby se vyvíjely nikoliv jako vedlejší důsledek selekce u samců, ale zcela nezávisle pod tlakem samčí partnerské volby a skryté kompetice mezi samicemi (Muma a Weatherhead 1989, Hill 1993 ex. Figuerola a Green 2000). Pestrost samice se s větší pravděpodobností vyskytuje tam, kde se samec podílí na péči o mláďata (Trivers 1972 ex. Rohde et al., 1999).

Irwin (1994) uvádí, že u vlhovců (Icteridae) a tanager (Thraupidae) se objevuje zvýšení pestrosti častěji u samic než u samců. Podle Burnse (1998) je nárůst pestrosti u těchto samic dán samčím výběrem a zřejmě souvisí s nárůstem agresivity pestrých samic.

## **1.2. Párovací systém a sexuální dichromatismus**

U ptačích skupin, kde k péči o potomstvo stačí jeden z rodičů, dochází k intenzivnějšímu pohlavnímu výběru, objevuje se polygynie či lek (Andersson a Iwasa 1996). Ačkoliv je mezi všemi ptačími druhy 90 % monogamních, jak uvádí Lack (1964: ex. Hoyo 1994), u Galliformes je monogamních daleko méně, cca 66 % (Hoyo 1994). Jelikož nidifugní mláďata hrabavých jsou brzy pohyblivá a jsou schopna si hledat potravu, potřeba rodičovské péče je omezená a přítomnost dalšího dospělého nezvyšuje významně její efektivnost. Důsledkem je krátké trvání partnerského pouta, přičemž samec se uvolňuje pro hledání další partnerky. Nastává intenzivní kompetice o omezený počet dosud volných samic, v důsledku toho narůstá selekční tlak a tím se také zvyšuje význam jakékoliv morfologické nebo

behaviorální inovace, ať už se jedná o extravagantní opeření či schopnost zvítězit v souboji s jiným samcem (Hoyo 1994).

Tato zjištění jsou v souladu s výsledky Sigursjónsdóttira (1981), který uvádí, že samci, kteří se méně podílejí na péči o potomstvo, bývají velikostně i barevně dimorfnější. Dunn (2001) uvádí silnou pozitivní korelaci mezi dichromatismem a polygynií, resp. lekem. Podle práce Bleiweisse (1997) bývají samci lekových druhů dichromatičtí a pestří, naopak samice nelekových druhů v jeho práci vycházejí jako nepestré. Čím je větší dichromatismus, tím jsou samci lekujících druhů pestřejší.

U druhů polygynních nebo lekových byl zjištěn výraznější velikostní a barevný dimorfismus a celkově pestřejší zbarvení samců než u monogamních druhů, kde se i samci v různé míře podílejí na péči o potomstvo (Dunn 2001).

Badyaev et al. (2002) se zabývali vztahem mezi pestrostí peří a komplexitou zpěvu jako dvěma nejznámějšími příklady sexuálně selektovaných znaků. Podle jejich výsledků u rodu *Carduelis* je mezi nimi záporná korelace, tj. samečci druhů s pestřejším opeřením měli méně komplexní zpěv. Zřejmě je mezi těmito znaky vztah trade-off.

Efekt zbarvení je u některých druhů zesílen či nahrazen pernatými ozdobami. Cuervo a Möller (2000) ve své review provedli fylogenetickou analýzu jejich vzniku. Pokud velikost ozdoby začala být v poměru k velikosti těla nadměrná, znak se stal pro samice příliš nákladným a rozvinula se selekce směrem k sexuálnímu dimorfismu v tomto znaku.

### 1.2.1 Pestré zbarvení, pernaté a kožní útvary u hrabavých

U Galliformes jsou především mezi bažantovitými rozšířeny **specializované kožní či pernaté struktury**, někdy velmi nápadné. Tyto struktury slouží jako kritérium pro samičí volbu a v některých případech jsou rovněž předváděny při kompetici s jinými samci (Ligon et al., 1998).

**Mezi kožní útvary** patří hřebínky, laloky po stranách hlavy a lalůčky umístěné na hrdle. Laloky a lalůčky bývají v klidu relativně nenápadné, ale při předvádění se mohou několikanásobně zvětšit. U *Lophura bulweri* se laloky v klidu jen mírně přesahují obrysy hlavy, při excitaci mohou dosáhnout až 18 cm délky (Johnsgard 1986). Podobně se mnohonásobně zvětší a zvýrazní lalůčky u rodu *Tragopan* (Islam 1991).

**Útvary vytvořené z peří** zahrnují chocholky, různé typy "růžků" a "oušek", okružní na krku a prodloužené křídelní letky či ocasní pera (krovky ocasní). Útvary na hlavě opět mohou být v klidové fázi poměrně nenápadné a nepřilíš zatěžující svého nositele, při předvádění se pera

zvýšením tonusu příslušných svalů napřímí a vytvoří typický vzhled (Rimlinger 1984). Méně již to platí o prodloužených perech letek či ocasu, které sice mívají v klidu podstatně menší objem či plochu, nicméně jejich délka je konstantní a z hlediska predace a zřejmě i jiných faktorů představuje významnou zátěž (Hoyo 1994).

Nápadnost ozdobného **zbarvení** se může měnit i v rámci jednoho rodu. Kimball et al. (2001) se zabýval zbarvením u jednotlivých druhů rodu *Polyplectron*. Na základě analýzy cytochromu B zjistil, že dva druhy s nejméně výraznými charakteristickými oky na opeření se vyvinuly jako poslední. K redukci ok mohlo dojít nezávislou selekcí u těchto druhů nebo u jejich společného předka. Nápadné je, že tyto druhy (*P. inopinatum* a *P. chalcurom*) obývají horské oblasti, kdežto druhy s výraznými oky obývají nížiny. Autor uvažuje o selekčním vlivu omezených zdrojů a kratší rozmnožovací sezóny v horách.

### 1.3. Způsoby měření zbarvení u ptáků

Zbarvení bylo buď subjektivně hodnoceno posuzovateli, nebo měřeno přístrojově fotokolorimeticky.

Při měření jasu a odstínů tmavosti opeření užívali McNaught a Owens (2002) spektrometrii. Fowlie a Krüger (2003) měřili kontrast barev na obrázcích sov a dravců zvláštním počítačovým programem.

Plochu regíí černé barvy na ilustracích krátkokřídlých měřil Bókony et al. (2003). Badyaev a Ghalambor (1998) při studiu dimorfního zbarvení pěnkav hodnotili třístupňovým obodováním dichromatismus tří tělesných regíí (trup, prsa, hlava). Toto hodnocení doplnili přístrojovým měřením na přístroji Colortron.

Dichromatismus ptáků podle celkového barevného dojmu (na základě apriorně stanovených pravidel), resp. podle kontrastu s prostředím, posuzoval Burns (1998) při studiu tanager (Thraupidae), dále Figuerola & Green (2000) u vrubozobých (Anseriformes). Poměr zvolených barev na zástupcích hlavních taxonů ptáků vizuálně určoval Fitzpatrick (1998).

Lauschmann (2009, nepublik.) ve spolupráci se mnou použil obrazy ptáků, které zpracovával metodou analýzy obrazu, rozpracovanou a běžně používanou v defektologii materiálů. Tento interdisciplinární postup považuji za nový, a proto jsem jeho popis i s výsledky přidala do příloh (viz příloha A).

## 1.4. Cíle

Cílem mé práce bylo analyzovat evoluci zbarvení u odvozenějších hrabavých (skupin Numididae, Odontophoridae, Phasianidae). Mým úkolem bylo:

- popsat variabilitu zbarvení jednotlivých druhů hrabavých
- analyzovat vliv prostředí (biotop, ostrovní poloha areálu, velikost areálu), sociálních vztahů (typ partnerských svazků, účast samce na hnízdění) a výskytu sympatrických druhů na zbarvení a formu toku
- zmapovat evoluci pohlavního dichromatismu a pestrého zbarvení
- analyzovat vliv prostředí, sociálních vztahů a výskytu sympatrických druhů na vznik pohlavního dichromatismu a pestrého zbarvení

## 2. Metodika

Práce se sestává z popisu zbarvení a změn při toku, namapování vybraných znaků na převzatý kladogram a fylogeneticko-statistického zpracování souvislostí mezi rozložením některých znaků a ekologií příslušných druhů.

### 2.1. Kladogram zkoumané linie

Pro určení fylogenetických příbuzností byla převzata část kladogramu z práce Eo et al. (2008), tedy celá linie sesterská k tabonům a hokům (zahrnuje bývalé skupiny Numididae, Odontophoridae a Phasianidae). Strom byl na základě rešeršní práce vyhodnocen jako nejlepší použitelný. Vznikl formou supertree na základě kombinace genetických, klasických morfologických a etologických znaků. Supertree je vytvořený metodou maximální parsimonie a poskytuje robustní výsledky studované skupiny (výskyt polytomií je v malém rozsahu). Linie zahrnuje 163 druhů (75 % známých druhů) v 64 rodech (všechny známé rody). Počet větví na stromu je 154, což je dáno polytomiemi. Celý strom obsahující kompletní Galloanserae má podporu vyjádřenou rQS 0,265 (skupina Galliformes má hodnotu rQS 0,252). Veličina rQS (reduced qualitative support) měří specifickou podporu pro uzly v supertree.

Supertree byl přepsán do formy matice, následně byly přidány 3 znaky spojené se sexuálním dimorfismem (přítomnost dimorfismu a celkové pестrosti samce, resp. samice). Aby nedošlo k změně topologie, původní supertree byl převážen (váha 100:1). Výsledná matice byla vyhodnocena v programu Nona 2.0 (Goloboff, 1993) a Winclada 1.00.08 (Goloboff et al., 1999) – heuristické hledání (heuristic search) při tisíci replikací (number of replication 1000 \* starting trees per rep 100). Program vyhodnotil klasifikační standartní znaky (délka stromu, konzistenční index, retenční index) a umožnil optimalizaci námi zvolených znaků. Nebyl upřednostněn ani ACTRAN ani DELTRAN, tudíž naše optimalizace přiznává všechny neurčitosti v rekonstrukci evoluce znaku (unambig optimization).

### 2.2. Popis zbarvení a změn při toku

Morfologické údaje, týkající se především zbarvení, byly získány z barevných ilustrací a doprovodného textu v publikaci del Hoyo (1994). K doplnění údajů o zbarvení byly použity fotografie daného druhu, nalezené pomocí vyhledavače Google na důvěryhodných webových stránkách. Ilustrace byly naskenovány, v programu Adobe PhotoShop odstraněno pozadí,

sjednocen kontrast a vytvořeny karty jednotlivých druhů jako pracovní materiál. Fotografie byly staženy a v případě potřeby rovněž graficky upraveny.

Pro účely morfologického popisu bylo tělo ptáka rozděleno na regie (hlava, krk, břicho, křídla – záda, ocas). Při popisu zbarvení bylo binárně kódováno celkem 48 znaků pro barvu a 29 znaků pro skvrnitost (tab. B v příloze). Bylo spočítáno, kolik se na ptákovi nachází barevně odlišných partií, kolik má na sobě regii s jásavými barvami a kolik regii skvrnitých. Mechanismy zbarvení byly charakterizovány určením přítomnosti pigmentů (melanin, phaeomelanin, karotenoidy, astaxantin), resp. fyzikálního zbarvení pro celého ptáka i pro jednotlivá regie. Vždy byl hodnocen zvlášť samec a samice.

Pro rozpracování metody analýzy obrazu (příloha A) jsem hodnotila spolu s dalšími dvěma hodnotiteli kontrast ptáků proti vybranému pozadí (ukázka práce se nachází v příloze E)

Informace o toku byly navíc čerpány z popisů a obrázků publikací Cramp (1988) a Johnsgard (1994). Tok byl popsán pozicí k samicím (frontální, laterální, střídavě frontální i laterální) a třístupňovým hodnocením zvětšení hlavy, trupu a ocasu oproti klidové siluetě. Dále bylo určeno, které regie je na samci nejnápadnější.

### **2.3. Popis ekologie druhů**

Data o ekologii druhů jsem čerpala z publikace del Hoyo (1994). Bylo zjišťováno, zda je samec monogamní a zda pomáhá při inkubaci. Habitat byl charakterizován jednak biotem (tropický les, savana, step, poušť, listnatý les mírného pásma, tajga, tundra a/nebo horská tundra), jednak otevřeností (tmavý les - prales; světlý les, traviny vysoké, traviny nízké, skály).

Biogeografické poměry byly definovány tím zda obývá pouze ostrov, pouze pevninu nebo obojí, rozlohou areálu (porovnáním velikosti areálu s velikostí geografického útvaru o známé ploše) a počtem sympatrických druhů (v rámci rodu; mapky překryvu areálů nejzajímavějších rodů se nacházejí v příloze F).

### **2.4. Statistické zpracování**

Variabilita prvků zbarvení, mechanismů zbarvení a změn při toku byly vizualizovány a hodnoceny pomocí PCA a RDA v programu CANOCO for Windows (Braak a Šmilauer 1998). Vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných byl testován postupným MonteCarlo permutačním testem.

Metodou nezávislých kontrastů v programu PDAP 5.0 (Garland et al., 2002) byly testovány korelace dvou kvantitativních proměnných, resp. binární a kvantitativní proměnné. Pro rychlý výběr potenciálně korelujících proměnných byl použit neparametrický Spearmanův test.

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1. Variabilita vzhledu

##### 3.1.1 samců

První čtyři osy v analýze hlavních komponent (PCA) vysvětlují 24,9 % variability zbarvení samců (obr. 1). **První** ordinační osa rozděluje druhy podle barevné nápadnosti. Na její **záporné** straně se nacházejí ptáci nepestrých barev (šedá, hnědá, skořicová), doplněných příčným nebo podélným pruhováním. Jsou to například zástupci křepelek (*Coturnix*, *Ammoperdix*) a bývalých frankolínů (*Scleroptila*, *Peliperdix*, *Pternistis*, *Francolinus*). Na **kladné** straně **první** osy se uskupily, byť méně korelovaně, druhy se znaky nápadnými, jako jsou barevné kožnaté a pernaté ozdoby na hlavě kombinované s kovovým zbarvením těla. Jedná se o zástupce bažantů, pávů a krocanů (*Lophura*, *Polyplectron*, *Agriocharis*) a z bývalých koroptví rod *Rollulus*.

Na **kladné** straně **druhé** ordinační osy se ocitají druhy s bílým a černým, resp. červeným peřím. Fylogeneticky jsou rozmanité, jedná se o všechny zástupce perliček (*Guttera*, *Acrylium*, *Numida*), některé zástupce bažantů (*Tragopan*, *Crossoptilon*), tetřevů (*Falciennis*, *Bonasia*, *Lagopus*), výjimečně křepelů (*Colinus*). **Záporná** strana **druhé** osy není znaky ani ptáky tak dobře definována, ale patří k ní opět nápadnější rody s kovovým zbarvením z řad pávů, tetřevů a bažantů a rovněž některé druhy z rodů, v nichž převažuje nenápadnost (*Scleroptila*, *Tympanuchus*).

Ke zjištění vlivu environmentálních charakteristik jednotlivých druhů na zbarvení samce byla použita redundanční analýza (RDA) s forward selection (obr. 2). Průkazné environmentální proměnné vysvětlují 11% variability ve zbarvení samců (tab. 1). Přehled všech prvků zbarvení korelujících s první a druhou osou shrnuje tab. D.1 v příloze.

Tab. 1. Environmentální proměnné vysvětlující variabilitu prvků zbarvení u samců (RDA)

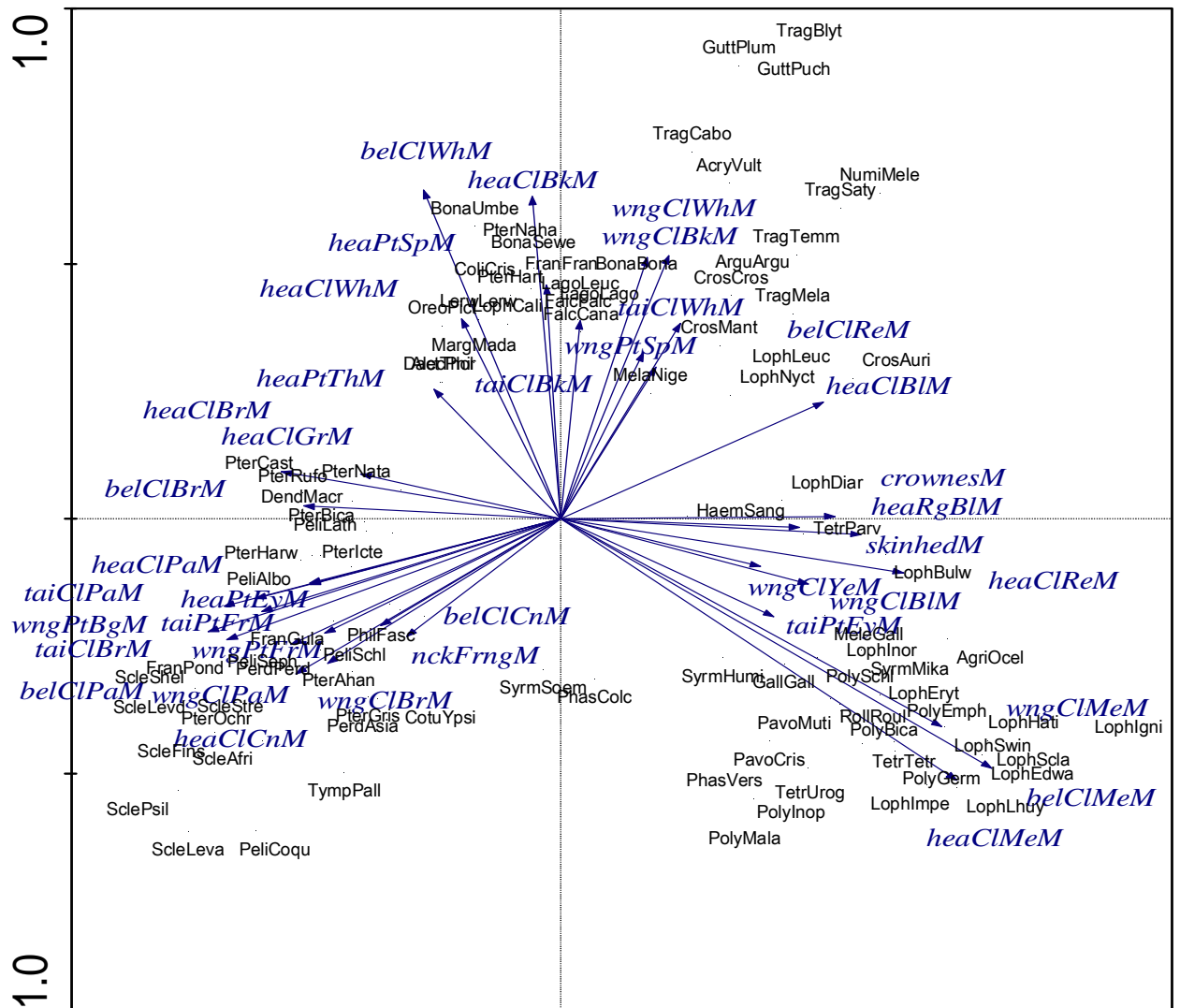
Environmentální proměnná	Parciální efekt	F	p
Listnatý les	2 %	2,33	0,002
Monogamie	2 %	2,81	0,002
Ostrov i pevnina	1 %	2,31	0,002
Ostrov	1 %	2,61	0,002
Tráva vysoká	1 %	2,00	0,004
Počet sympatrických druhů	1 %	1,90	0,006
Savana	1 %	1,63	0,020
Prales	1 %	1,53	0,022
Samec sedí	1 %	1,69	0,024



Na *záporné* straně *první* osy nalezneme druhy obývající lesy v mírném (listnatý les) a tropickém (pralesy) klimatickém pásmu. Areály těchto druhů navíc častěji zahrnují pevninu. Tyto druhy charakterizuje výskyt kovového nebo červeného zbarvení, přítomnost „ok“ na ocase, chocholek a holé kůže na hlavě. Na *kladné* části *první* osy nalezneme druhy obývající otevřené biotopy s vysokou bylinnou vegetací. Tyto druhy se dále vyznačují monogamií a vysokým počtem sympatrických druhů. Jejich zbarvení charakterizují nenápadné barvy (hnědé, bledé) v kombinaci se skvrnami (podélné nebo příčné pruhování, čepička na hlavě či skvrny na perech uspořádané v oka).

*Druhá* osa rozděluje druhy na ostrovní a pevninské. Pro první (ostrovní) skupinu je navíc charakteristická účast samců při inkubaci. Ostrovní druhy jsou rozličně skvrnité (krční límec, složité skvrny na bříše, perličkový vzorek na ocase), s břichem bílé, hnědé černé barvy, s hlavou a ocasem šedým. Pevninské druhy osobité prvky zbarvení postrádají, silněji je s nimi korelován výskyt skořicového a kovového zbarvení na hlavě; křídla jsou hnědá, často olemovaná či podélně pruhovaná.

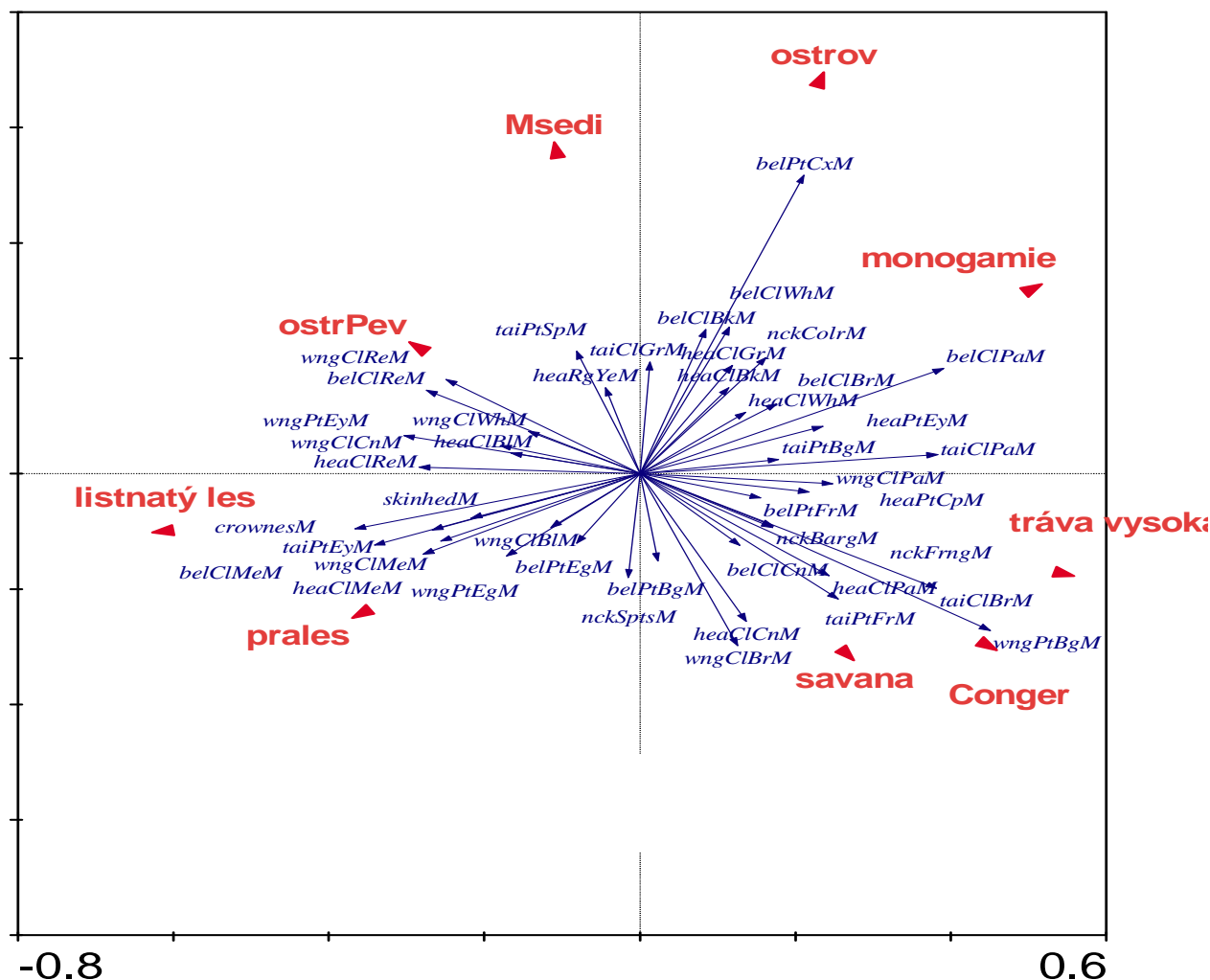
První ordinační osa vysvětluje 9,8 %, druhá osa 5,9 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 24,9 % variability. Pro přehlednost je na grafu zobrazeno pouze 90 % nejlépe fitujících druhů. Zkratky názvů druhů se nalézají v příloze C.



Obr. 1. PCA variabilit vzhledu samců (1. a 2. ordinační osa).

**Zkratky prvků zbarvení:**

**belC IBkM** -Černé zbarvení na bříše, **belC IBIM** -Modré zbarvení na bříše, **belC IBrM** -Hnědé zbarvení na bříše, **belC ICnM** -Skořicové zbarvení na bříše, **belC IGrM** -Šedé zbarvení na bříše, **belC IMeM** -Kovové zbarvení na bříše, **belC IOrM** -Oranžové zbarvení na bříše, **belC IPaM** -Bledé zbarvení na bříše, **belC IReM** -Červené zbarvení na bříše, **belC IWWhM** -Bílé zbarvení na bříše, **belC IYeM** -Žluté zbarvení na bříše, **belP tBgM** -Podélný pruh na peři na bříše, **belP tCxM** -Složitý vzor skvmění na bříše, **belP tEgM** -Lemy na perech na bříše, **belP tFrM** -Příčné pruhování per na bříše, **belP tSpM** -Perličky na perech břicha, **crow nesM** -Chocholka, **heaC IBkM** -Černé zbarvení na hlavě, **heaC IBIM** -Modré zbarvení na hlavě, **heaC IBrM** -Hnědé zbarvení na hlavě, **heaC ICnM** -Skořicové zbarvení na hlavě, **heaC IGrM** -Šedé zbarvení na hlavě, **heaC IMeM** -Kovové zbarvení na hlavě, **heaC IPaM** -Bledé zbarvení na hlavě, **heaC IReM** -Červené zbarvení na hlavě, **heaC IWWhM** -Bílé zbarvení na hlavě, **heaC IYeM** -Žluté zbarvení na hlavě, **heaP tCpM** -Čepička na hlavě, **heaP tEYM** -Oka na hlavě, **heaP tSpM** -Perličky na hlavě, **heaP tStM** -Proužek na krku, **heaP tThM** -Hrdelní skvma, **heaR eWhM** -Červený oční kroužek, **heaR gBIM** -Modrý oční kroužek, **heaR gWhM** -Bílý oční kroužek, **heaR gYeM** -Žlutý oční kroužek, **nckB argM** -Podélný pruh na peři na krku, **nckC olrM** -Křční límec, **nckE dgeM** -Lemy na perech na krku, **nckF rngM** -Příčné pruhování per na krku, **nckS ptsM** -Perličky na perech krku, **skin hedM** -Holá kůže na hlavě, **taic IBkM** -Černé zbarvení na ocase, **taic IBIM** -Modré zbarvení na ocase, **taic IBrM** -Hnědé zbarvení na ocase, **taic ICnM** -Skořicové zbarvení na ocase, **taic IGrM** -Šedé zbarvení na ocase, **taic IPaM** -Bledé zbarvení na ocase, **taic IWWhM** -Bílé zbarvení na ocase, **taic IYeM** -Žluté zbarvení na ocase, **taip tBgM** -Podélný pruh na peři ocasu, **taip tEgM** -Lemy na perech na ocase, **taip tEYM** -Oka na perech ocasu, **taip tFrM** -Příčné pruhování per na ocase, **taip tSpM** -Perličky na perech ocasu, **wngC IBkM** -Černé zbarvení na křídlech, **wngC IBIM** -Modré zbarvení na křídlech, **wngC IBrM** -Hnědé zbarvení na křídlech, **wngC ICnM** -Skořicové zbarvení na křídlech, **wngC IGrM** -Šedé zbarvení na křídlech, **wngC IMeM** -Kovové zbarvení na křídlech, **wngC IOrM** -Oranžové zbarvení na křídlech, **wngC IPaM** -Bledé zbarvení na křídlech, **wngC IReM** -Červené zbarvení na křídlech, **wngC IWWhM** -Bílé zbarvení na křídlech, **wngC IYeM** -Žluté zbarvení na křídlech, **wngP tBgM** -Podélný pruh na peři křidel, **wngP tEgM** -Lemy na perech na křídlech, **wngP tEYM** -Oka na perech křidel, **wngP tFrM** -Příčné pruhování per na křídlech, **wngP tSpM** -Perličky na perech křidel.



Obr. 2. RDA variability zbarvení samců (1. a 2. ordinační osa).

První ordinační osa vysvětluje 3,3 %, druhá osa 2,0 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 8,1 % variability.

Zkratky **environmentálních proměnných**: **Conger**-Počet sympatrických druhů, **Msemi**-Samec sedí na hnízdě, **ostrov**-Areál druhu se nachází pouze na ostrově, **ostrPev**-Areál druhu zaujímá ostrov i pevninu.

Zkratky **prvků zbarvení**:

**belC IBkM** -Černé zbarvení na břiše, **belC IBIM** -Modré zbarvení na břiše, **belC IBrM** -Hnědé zbarvení na břiše, **belC ICnM** -Skořicové zbarvení na břiše, **belC IGrM** -Šedé zbarvení na břiše, **belC IMeM** -Kovové zbarvení na břiše, **belC IOrM** -Oranžové zbarvení na břiše, **belC IPaM** -Bledé zbarvení na břiše, **belC IReM** -Červené zbarvení na břiše, **belC IWhM** -Bílé zbarvení na břiše, **belC IYeM** -Žluté zbarvení na břiše, **belP tBgM** -Podélný pruh na peři na břiše, **belP tCxM** -Složitý vzor skvrněni na břiše, **belP tEgM** -Lemy na perech na břiše, **belP tFrM** -Příčné pruhování per na břiše, **belP tSpM** -Perličky na perech břicha, **crow nesM** -Chocholka, **heaC IBkM** -Černé zbarvení na hlavě, **heaC IBIM** -Modré zbarvení na hlavě, **heaC IBrM** -Hnědé zbarvení na hlavě, **heaC ICnM** -Skořicové zbarvení na hlavě, **heaC IGrM** -Šedé zbarvení na hlavě, **heaC IMeM** -Kovové zbarvení na hlavě, **heaC IPaM** -Bledé zbarvení na hlavě, **heaC IReM** -Červené zbarvení na hlavě, **heaC IWhM** -Bílé zbarvení na hlavě, **heaC IYeM** -Žluté zbarvení na hlavě, **heaP tCpM** -Čepička na hlavě, **heaP tEyM** -Oka na hlavě, **heaP tSpM** -Perličky na hlavě, **heaP tStM** -Proužek na krku, **heaP tThM** -Hrdelní skvrna, **heaR eWhM** -Červený oční kroužek, **heaR gBIM** -Modrý oční kroužek, **heaR gWhM** -Bílý oční kroužek, **heaR gYeM** -Žlutý oční kroužek, **nckB argM** -Podélný pruh na peři na krku, **nckC olrM** -Kroční límec, **nckE dgeM** -Lemy na perech na krku, **nckF rngM** -Příčné pruhování per na krku, **nckS ptsM** -Perličky na perech krku, **skin hedM** -Holá kůže na hlavě, **taic IBkM** -Černé zbarvení na ocase, **taic IBIM** -Modré zbarvení na ocase, **taic IBrM** -Hnědé zbarvení na ocase, **taic ICnM** -Skořicové zbarvení na ocase, **taic IGrM** -Šedé zbarvení na ocase, **taic IPaM** -Bledé zbarvení na ocase, **taic IWhM** -Bílé zbarvení na ocase, **taic IYeM** -Žluté zbarvení na ocase, **taip tBgM** -Podélný pruh na peři ocasu, **taip tEgM** -Lemy na perech na ocase, **taip tEyM** -Oka na perech ocasu, **taip tFrM** -Příčné pruhování per na ocase, **taip tSpM** -Perličky na perech ocasu, **wngC IBkM** -Černé zbarvení na křídlech, **wngC IBIM** -Modré zbarvení na křídlech, **wngC IBrM** -Hnědé zbarvení na křídlech, **wngC ICnM** -Skořicové zbarvení na křídlech, **wngC IGrM** -Šedé zbarvení na křídlech, **wngC IMeM** -Kovové zbarvení na křídlech, **wngC IOrM** -Oranžové zbarvení na křídlech, **wngC IPaM** -Bledé zbarvení na křídlech, **wngC IReM** -Červené zbarvení na křídlech, **wngC IWhM** -Bílé zbarvení na křídlech, **wngC IYeM** -Žluté zbarvení na křídlech, **wngP tBgM** -Podélný pruh na peři křídel, **wngP tEgM** -Lemy na perech na křídlech, **wngP tEyM** -Oka na perech křídel, **wngP tFrM** -Příčné pruhování per na křídlech, **wngP tSpM** -Perličky na perech křídel.

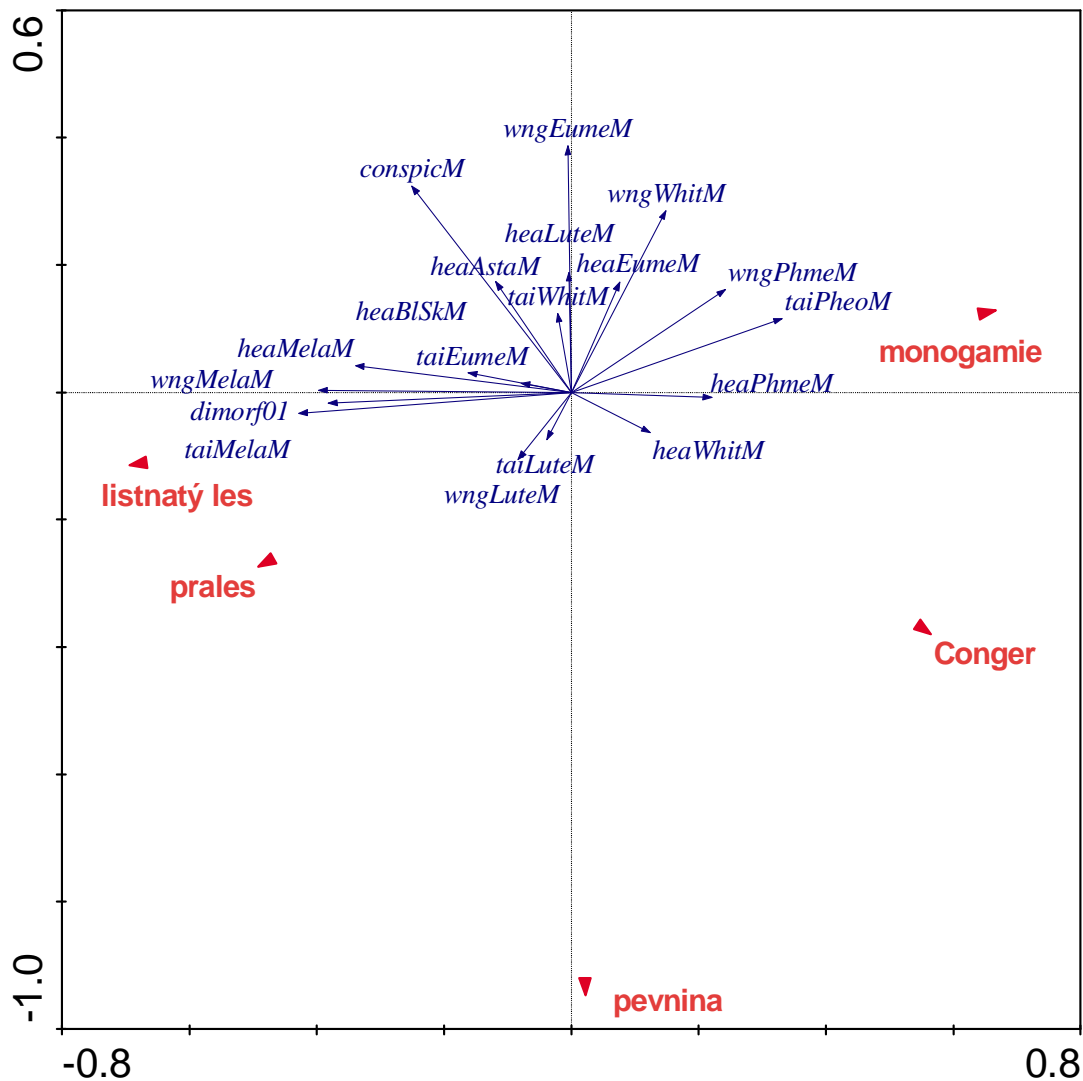
Variabilita **mechanismů** zbarvení, jež 11% vysvětlena průkaznými environmentálními proměnnými (tab. 2).

**Tab. 2. Enviromentální proměnné vysvětlující variabilitu mechanismů zbarvení samců (RDA)**

Environmentální proměnná	Parciální efekt	F	p
Listnatý les	3 %	4,68	0,002
Počet sympatrických druhů	2 %	3,88	0,002
Pevnina	2 %	3,73	0,002
Monogamie	2 %	2,21	0,018
Prales	1 %	1,99	0,038

*První* ordinační osa RDA diagramu (obr. 3) umísťuje na svou *zápornou* stranu opět lesní druhy mírného i tropického pásma, které se vyznačují fyzikálním zbarvením. Druhy *kladné* strany *první* ordinační osy charakterizuje monogamie a vyšší počet sympatrických příbuzných. Jejich hnědé a okrové opeření je způsobeno dominujícím pigmentem pheomelaninem. Již méně je s kladnou stranou první osy korelována absence pigmentu na hlavě a křídlech.

Na *kladné* části *druhé* osy se zjevně shromažďují druhy hnízdící na ostrovech, respektive na ostrovech a pevnině. Charakterizují je tmavá křídla zbarvená eumelaninem nebo naopak jejich běl vyvolaná absencí pigmentu. Ostrovní druhy také, avšak již méně pravidelně, mívají hlavu zbarvenou astaxantinem, karotenovými barvivy či eumelaninem. Pevninské druhy jsou se zápornou stranou druhé ordinační osy korelovány poměrně silně, avšak mechanismy jejich zbarvení, jako je karotenoidy pigmentovaný ocas a křídla či peří hlavy s absencí pigmentu, na ní vykazují slabou závislost.



**Obr. 3. RDA mechanismů zbarvení samců (1. a 2. ordinační osa).**

První ordinační osa vysvětluje 4,5 %, druhá osa 2,5 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 9,2 % variability.

Zkratky **environmentálních proměnných**: **Conger**-Počet sympatrických druhů, **pevnina** – Areál druhu se nachází pouze na pevnině.

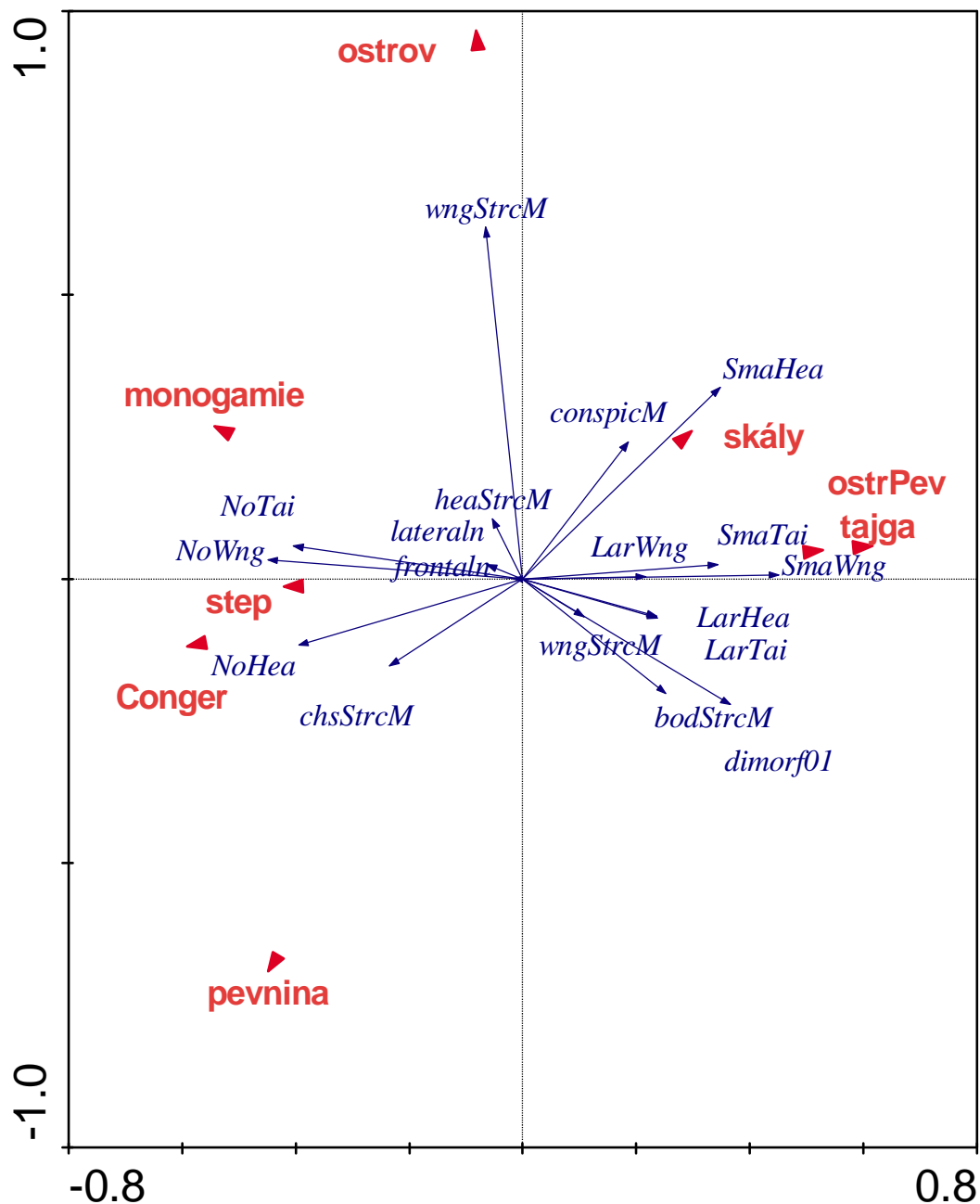
Zkratky **mechanismů zbarvení**: **dimorf01**-Dichromatismus, **conspicM**-Pestrost, **heaEumeM**-Eumelanin na hlavě a krku, **heaPhmeM**-Phaeomelanin na hlavě a krku, **heaWhitM**-Absence pigmentu na hlavě a krku, **heaAstaM**-Astaxantin na hlavě a krku, **heaLuteM**-Karotenoidy na hlavě a krku, **heaMelaM**-Strukturální zbarvení (a melanin) na hlavě a krku, **heaBISkM**-Modrá kůže na hlavě, **wngEumeM**-Eumelanin na křídlech a hrudi, **wngPhmeM**-Phaeomelanin na křídlech a hrudi, **wngWhitM**-Absence pigmentu na křídlech a hrudi, **wngLuteM**-Karotenoidy na křídlech a hrudi, **wngMelaM**-Strukturální zbarvení (a melanin) na křídlech a hrudi, **taiEumeM**-Eumelanin na ocase, **taiPheoM**-Phaeomelanin na ocase, **taiWhitM**-Absence pigmentu na ocase, **taiLuteM**-Karotenoidy na ocase, **taiMelaM**-Strukturální zbarvení (a melanin) na ocase.

Variabilitu epigamních projevů vysvětlují pnviromentální proměnné ze 17 % (tab. 3).

**Tab. 3. Environmentální proměnné, které vysvětlují variabilitu znaků souvisejících s tokem (RDA)**

Environmentální proměnná	Parciální efekt	F	p
Pevnina	4 %	6,63	0,002
Ostrov	4 %	6,54	0,002
Počet sympatrických druhů	3 %	5,46	0,002
Tajga	2 %	3,71	0,002
Monogamie	2 %	3,05	0,002
Skály	1 %	2,91	0,006
Step	1 %	2,30	0,026

Monogamní obyvatelé stepí jen málo zvětšují své tělo při toku, jejich nejnápadnější částí těla je hrud' jak ukazuje záporná část první osy RDA diagramu (obr. 4). Naopak obyvatelé extrémnějších biotopů (skály a tajga) jsou celkově nápadní a mají tendenci k prostorově výraznějšímu imponování. Na kladné straně druhé ordinační osy se umístili ostrovní druhy, na jejichž zevnějšku nejvíce upoutají křídla a na samice působí často zvětšováním hlavy. Jejich pevninští protějšci výrazněji korelující charakteristiky nemají.



**Obr. 4. RDA znaků souvisejících s tokem (1. a 2. ordinační osa).**

První ordinační osa vysvětluje 8,0 %, druhá osa 4,0 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 15,9 % variability.

Zkratky **environmentálních proměnných**: **Conger**-Počet sympatrických druhů, **ostrov**-Areál druhu se nachází pouze na ostrově, **pevnina**-Areál druhu se nachází pouze na pevnině

Zkratky znaků souvisejících **s tokem**: **bodStrcM**-Nápadné celé tělo, **conspicM**-Pestrost, **dimorf01**-Dichromatismus, **frontaln**-Frontální tok, **heaStrcM**-Nápadná hlava, **chsStrcM**-Nápadná hrud', **LarHea**-Výrazné zvětšení hlavy a krku, **LarTai**-Výrazné zvětšení ocasu, **LarWng**-Výrazné zvětšení hrudi a křídel, **lateraln**-Laterální tok, **NoHea**-Nevýrazné zvětšení hlavy a krku, **NoTai**-Nevýrazné zvětšení ocasu, **NoWng**-Nevýrazné zvětšení hrudi a křídel, **SmaHea**-Střední zvětšení hlavy a krku, **SmaTai**-Střední zvětšení ocasu, **SmaWng**-Střední zvětšení hrudi a křídel, **wngStrcM**-Nápadná křídla.

### 3.1.2 Variabilita vzhledu samic

V analýze hlavních komponent (PCA) vysvětlují první čtyři osy celkem 22,9 % variability vzhledu samic (obr. 5). Na **záporné** straně **první** ordinační osy se shluklo polyfyletické klubko nevýrazných skvrnitých samic (příčné a podélné skvrny, bledé a hnědé zbarvení), např. rodů *Coturnix*, *Pternistis*, *Syrmaticus* a *Tympanuchus*. Na **kladné** straně **první** osy se umístily samice nápadné kožnatými útvary a modrou barvou na hlavě, s modrými či kovovými křídly patřící k bažantům, pávům či krocanům (*Lophura*, *Crossoptilon*, *Polyplectron*, *Agriocharis*).

**Kladná** část **druhé** ordinační osy náleží samicím s bílou či černou hlavou, skvrnami ve tvaru perliček a hnědým či bledým ocasem. Jedná se o samice nápadnější v rámci „koroptvovitého“ vzhledu (*Alectoris*, *Scleroptila*, *Xenoperdix*). **Záporná** část **druhé** osy není nijak výrazně korelována se znaky či druhy, mohli bychom k ní snad přiřadit hnědobřiché samice většinou z bažantích rodů (*Tragopan*, *Pucrasia*, *Lophura*) nebo samice kovového zbarvení (*Lophura*, *Polyplectron*).

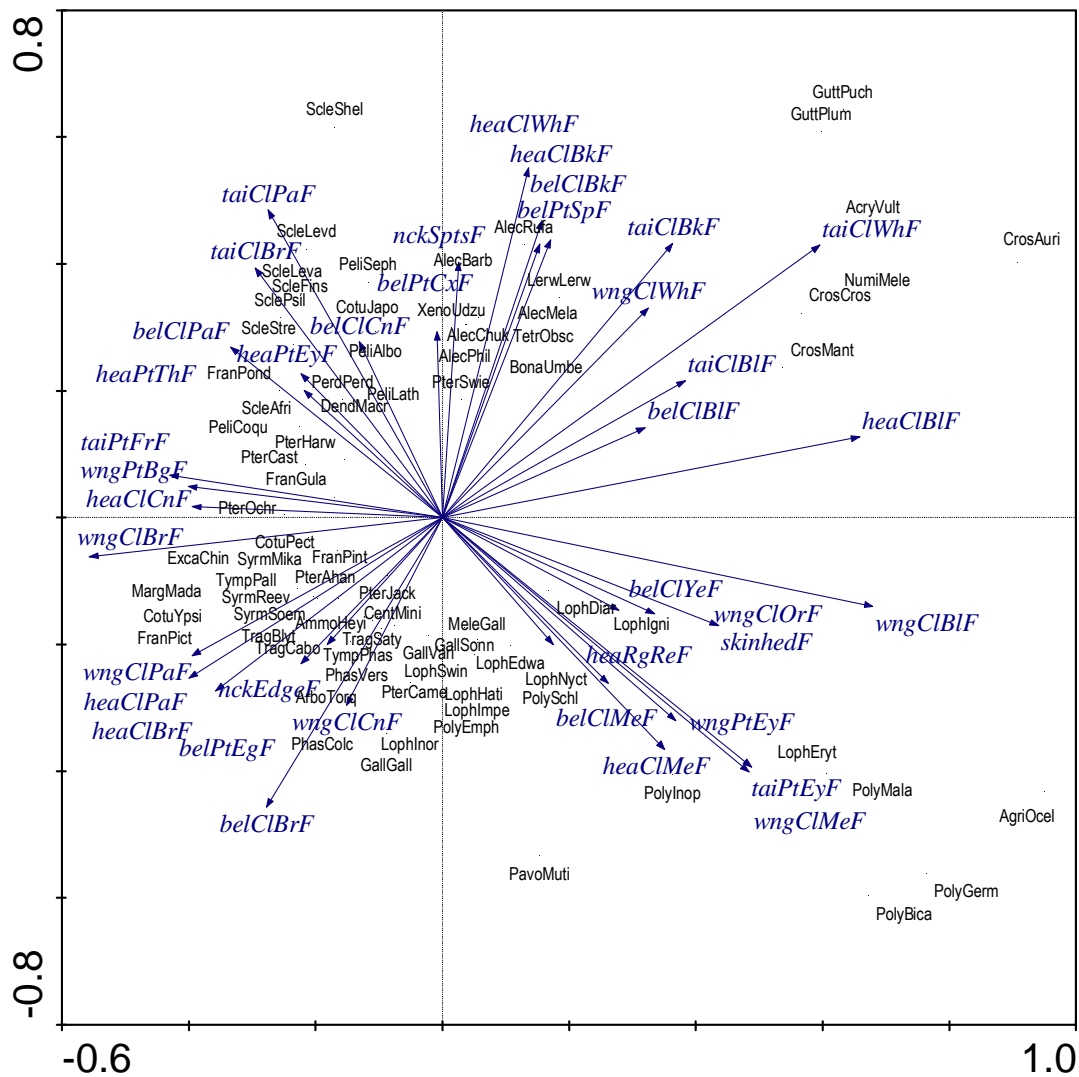
Environmentální proměnné s průkazným vlivem (RDA) vysvětlují celkem 11% variability ve zbarvení samic (tab. 4).

Tab. 4. Enviromentální proměnné vysvětlující variabilitu prvků zbarvení u samic (RDA)

Environmentální proměnná	Parciální efekt	F	p
Ostrov	2 %	3,46	0,002
Monogamie	2 %	2,36	0,002
Tráva vysoká	1 %	2,13	0,004
Počet sympatrických druhů	1 %	1,80	0,012
Prales	1 %	1,80	0,008
Tajga	1 %	1,59	0,028
Ostrov i pevnina	1 %	1,74	0,008
Skály	1 %	1,52	0,048
Step	1 %	1,42	0,028

Na **kladné** straně **první** ordinační osy (obr. 6, popř. tab. D.2 v příloze) se shlukly druhy ostrovní a stepní s monogamními partnerskými svazky. Jejich samice jsou celkově šedivé či bledé. Na hlavě, opticky oddělené od zbytku těla, mohou mít bílá nebo černá pírka. Na břicho může z bílé, černé a nenápadných odstínů hnědé vznikat složitější vzor. Naopak samice pevninských a pralesních druhů na **záporné** straně **první** ordinační osy si můžeme představit jako v mezích možností poměrně úhledné zvíře. Hlava nese kromě hnědé také barvy skořicové nebo kovové a může se na ní nacházet holá kůže nebo červený oční kroužek. Tělo bývá skořicové, skvrnitost per je tvořena olemováním, podélnými pruhy nebo v případě ocasu dokonce oky.





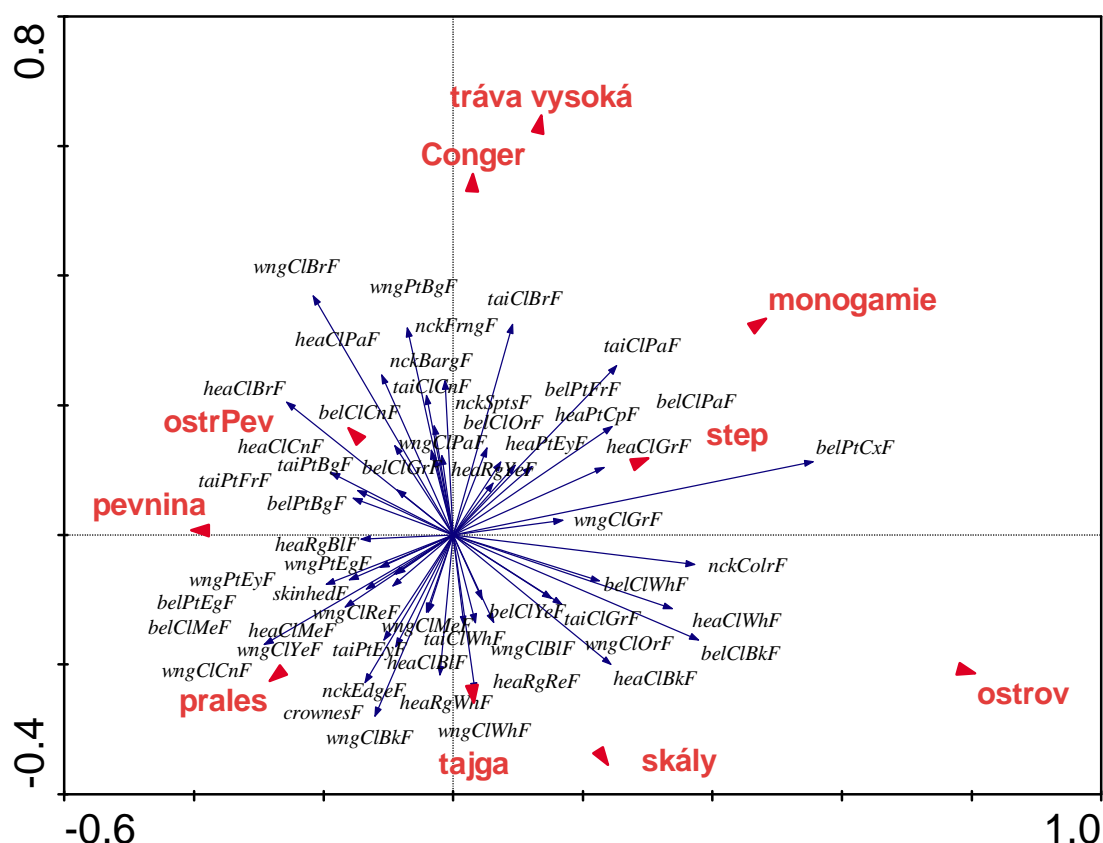
Obr. 5. PCA variability vzhledu samic (1. a 2. ordinační osa).

Zkratky prvků zbarvení:

**belC IBkF** -Černé zbarvení na bříše, **belC IBIF** -Modré zbarvení na bříše, **belC IBrF** -Hnědé zbarvení na bříše, **belC ICnF** -Skořicové zbarvení na bříše, **belC IGrF** -Šedé zbarvení na bříše, **belC IFeF** -Kovové zbarvení na bříše, **belC IOrF** -Oranžové zbarvení na bříše, **belC IPaF** -Bledé zbarvení na bříše, **belC IReF** -Červené zbarvení na bříše, **belC IWhF** -Bílé zbarvení na bříše, **belC IYeF** -Žluté zbarvení na bříše, **belP tBgF** -Podélný pruh na peři na bříše, **belP tCxF** -Složitý vzor skvrnění na bříše, **belP tEgF** -Lemy na perech na bříše, **belP tFrF** -Příčné pruhování per na bříše, **belP tSpF** -Perličky na perech břicha, **crow nesF** -Chocholka, **heaC IBkF** -Černé zbarvení na hlavě, **heaC IBIF** -Modré zbarvení na hlavě, **heaC IBrF** -Hnědé zbarvení na hlavě, **heaC ICnF** -Skořicové zbarvení na hlavě, **heaC IGrF** -Šedé zbarvení na hlavě, **heaC IFeF** -Kovové zbarvení na hlavě, **heaC IPaF** -Bledé zbarvení na hlavě, **heaC IReF** -Červené zbarvení na hlavě, **heaC IWhF** -Bílé zbarvení na hlavě, **heaC IYeF** -Žluté zbarvení na hlavě, **heaP tCpF** -Čepička na hlavě, **heaP tEyF** -Oka na hlavě, **heaP tSpF** -Perličky na hlavě, **heaP tStF** -Proužek na krku, **heaP tThF** -Hrdelní skvrna, **heaR eWhF** -Červený oční kroužek, **heaR gBIF** -Modrý oční kroužek, **heaR gWhF** -Bílý oční kroužek, **heaR gYeF** -Žlutý oční kroužek, **nckB argF** -Podélný pruh na peři na krku, **nckC olrF** -Křční límeček, **nckE dgeF** -Lemy na perech na krku, **nckF rngF** -Příčné pruhování per na krku, **nckS ptsF** -Perličky na perech krku, **skin hedF** -Holá kůže na hlavě, **taic IBkF** -Černé zbarvení na ocase, **taic IBIF** -Modré zbarvení na ocase, **taic IBrF** -Hnědé zbarvení na ocase, **taic ICnF** -Skořicové zbarvení na ocase, **taic IGrF** -Šedé zbarvení na ocase, **taic IPaF** -Bledé zbarvení na ocase, **taic IWhF** -Bílé zbarvení na ocase, **taic IYeF** -Žluté zbarvení na ocase, **taip tBgF** -Podélný pruh na peři ocasu, **taip tEgF** -Lemy na perech na ocase, **taip tEyF** -Oka na perech ocasu, **taip tFrF** -Příčné pruhování per na ocase, **taip tSpF** -Perličky na perech ocasu, **wngC IBkF** -Černé zbarvení na křídlech, **wngC IBIF** -Modré zbarvení na křídlech, **wngC IBrF** -Hnědé zbarvení na křídlech, **wngC ICnF** -Skořicové zbarvení na křídlech, **wngC IGrF** -Šedé zbarvení na křídlech, **wngC IFeF** -Kovové zbarvení na křídlech, **wngC IOrF** -Oranžové zbarvení na křídlech, **wngC IPaF** -Bledé zbarvení na křídlech, **wngC IReF** -Červené zbarvení na křídlech, **wngC IWhF** -Bílé zbarvení na křídlech, **wngC IYeF** -Žluté zbarvení na křídlech, **wngP tBgF** -Podélný pruh na peři křídel, **wngP tEgF** -Lemy na perech na křídlech, **wngP tEyF** -Oka na perech křídel, **wngP tFrF** -Příčné pruhování per na křídlech, **wngP tSpF** -Perličky na perech křídel.

První ordinační osa vysvětluje 7,7 %, druhá osa 5,9 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 20,3 % variability. Pro přehlednost je na grafu zobrazeno pouze 90 % nejlépe fitujících druhů. Zkratky názvů druhů se nalézají v příloze C.

Na **kladné** části **druhé** ordinační osy se uspořádaly samice druhů s mnoha sympatrickými příbuznými, obývajících otevřené habitaty. Nehonosí se žádnými barevně nápadnými prvky (mají zbarvení hnědých odstínů a jednoduché příčné či podélné pruhy na perech). Korelace extrémních biotopů (tajga, skály) eventuelně pralesa s **zápornou** stranou **druhé** ordinační osy je poněkud vágní. Samice zde nicméně spojují jak zjevně ozdobné znaky (chocholka, bílý oční kroužek, černé zbarvení na hlavě, perličky na perech ocasu), tak znaky s potenciální maskovací funkcí (skořicové zbarvení na křídlech, skvrny ve formě lemů na perech krku a ocasu).



Obr. 6. RDA variability zbarvení samic (1. a 2. ordinační osa).

První ordinační osa vysvětluje 2,4 %, druhá osa 2,0 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 7,5 % variability.

Zkratky **environmentálních proměnných**: **Conger**-Počet sympatrických druhů, **ostrov**-Areál druhu se nachází pouze na ostrově, **ostrPev**-Areál druhu zaujímá ostrov i pevninu.

Zkratky **prvků zbarvení**:

**belC IBkF** -Černé zbarvení na bříše, **belC IBIF** -Modré zbarvení na bříše, **belC IBrF** -Hnědé zbarvení na bříše, **belC ICnF** -Skořicové zbarvení na bříše, **belC IGrF** -Šedé zbarvení na bříše, **belC IFeF** -Kovové zbarvení na bříše, **belC IOrF** -Oranžové zbarvení na bříše, **belC IPaF** -Bledé zbarvení na bříše, **belC IReF** -Červené zbarvení na bříše, **belC IWhF** -Bílé zbarvení na bříše, **belC IYeF** -Žluté zbarvení na bříše, **belP tBgF** -Podélný pruh na peři na bříše, **belP tCxF** -Složitý vzor skvrnění na bříše, **belP tEgF** -Lemy na perech na bříše, **belP tFrF** -Příčné pruhování per na bříše, **belP tSpF** -Perličky na perech břicha, **crow nesF** -Chocholka, **heaC IBkF** -Černé zbarvení na hlavě, **heaC IBIF** -Modré zbarvení na hlavě, **heaC IBrF** -Hnědé zbarvení na hlavě, **heaC ICnF** -Skořicové zbarvení na hlavě, **heaC IGrF** -Šedé zbarvení na hlavě, **heaC IFeF** -Kovové zbarvení na hlavě, **heaC IPaF** -Bledé zbarvení na hlavě, **heaC IReF** -Červené zbarvení na hlavě, **heaC IWhF** -Bílé zbarvení na hlavě, **heaC IYeF** -Žluté zbarvení na hlavě, **heaP tCpF** -Čepička na hlavě, **heaP tEyF** -Oka na hlavě, **heaP tSpF** -Perličky na hlavě, **heaP tStF** -Proužek na krku, **heaP tThF** -Hrdelní skvrna, **heaR eWhF** -Červený oční kroužek, **heaR gBIF** -Modrý oční kroužek, **heaR gWhF** -Bílý oční kroužek, **heaR gYeF** -Žlutý oční kroužek, **nckB argF** -Podélný pruh na peři na krku, **nckC olrF** -Křční límeček, **nckE dgeF** -Lemy na perech na krku, **nckF rngF** -Příčné pruhování per na krku, **nckS ptsF** -Perličky na perech krku, **skin hedF** -Holá kůže na hlavě, **taiC IBkF** -Černé zbarvení na ocase, **taiC IBIF** -Modré zbarvení na ocase, **taiC IBrF** -Hnědé zbarvení na ocase, **taiC ICnF** -Skořicové zbarvení na ocase, **taiC IGrF** -Šedé zbarvení na ocase, **taiC IPaF** -Bledé zbarvení na ocase, **taiC IWhF** -Bílé zbarvení na ocase, **taiC IYeF** -Žluté zbarvení na ocase, **taiP tBgF** -Podélný pruh na peři ocasu, **taiP tEgF** -Lemy na perech na ocase, **taiP tEyF** -Oka na perech ocasu, **taiP tFrF** -Příčné pruhování per na ocase, **taiP tSpF** -Perličky na perech ocasu, **wngC IBkF** -Černé zbarvení na křídlech, **wngC IBIF** -Modré zbarvení na křídlech, **wngC IBrF** -Hnědé zbarvení na křídlech, **wngC ICnF** -Skořicové zbarvení na křídlech, **wngC IGrF** -Šedé zbarvení na křídlech, **wngC IFeF** -Kovové zbarvení na křídlech, **wngC IOrF** -Oranžové zbarvení na křídlech, **wngC IPaF** -Bledé zbarvení na křídlech, **wngC IReF** -Červené zbarvení na křídlech, **wngC IWhF** -Bílé zbarvení na křídlech, **wngC IYeF** -Žluté zbarvení na křídlech, **wngP tBgF** -Podélný pruh na peři křídel, **wngP tEgF** -Lemy na perech na křídlech, **wngP tEyF** -Oka na perech křídel, **wngP tFrF** -Příčné pruhování per na křídlech, **wngP tSpF** -Perličky na perech křídel.

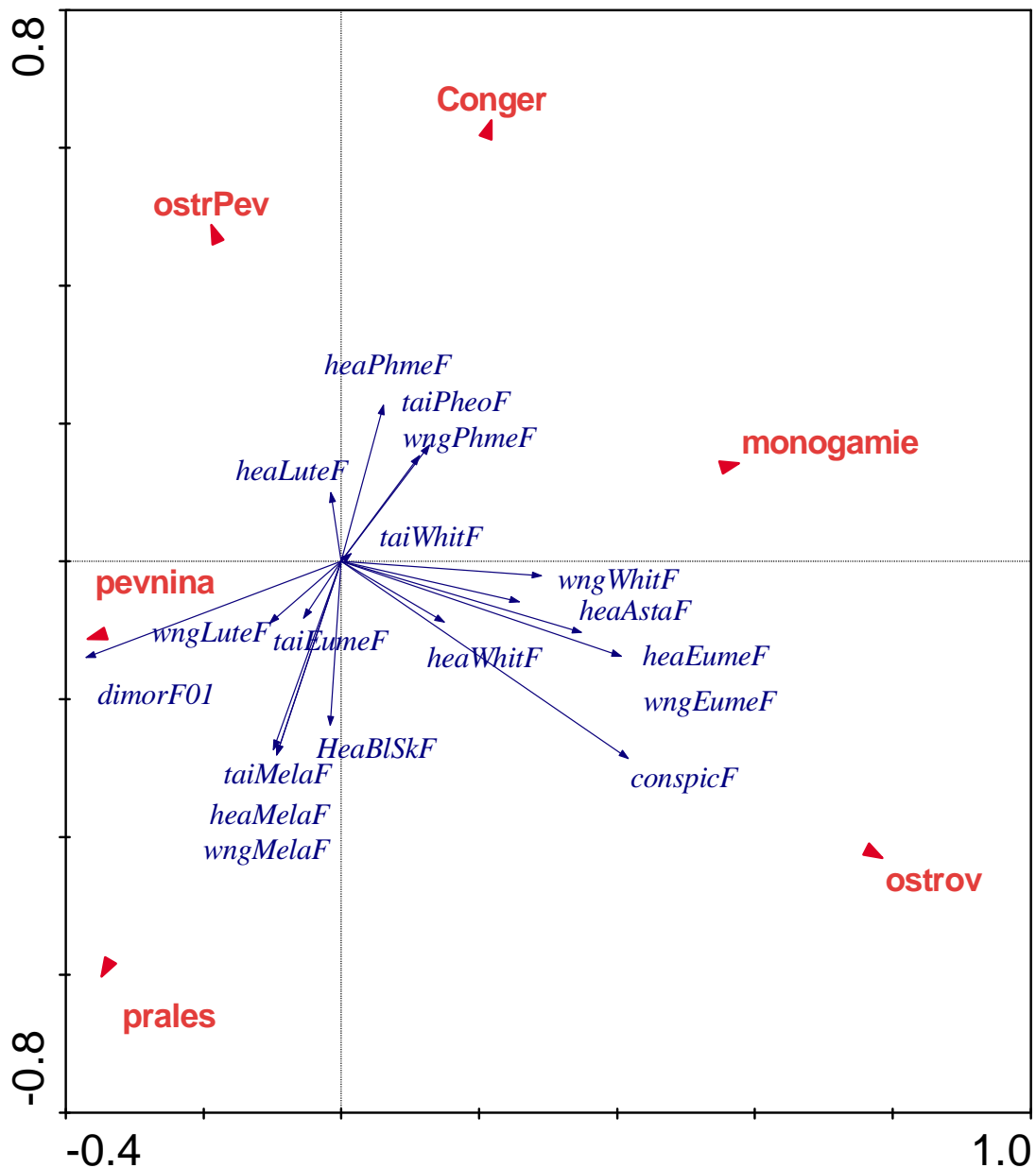
Průkazné environmentální proměnné vysvětlují variabilitu v mechanismech zbarvení samic z deseti procent (obr. 7, tab. 5).

Tab. 5. Enviromentální proměnné vysvětlující variabilitu mechanismů zbarvení samic (RDA)

Environmentální proměnná	Parciální efekt	F	p
Ostrov	4 %	6,16	0,002
Prales	2 %	3,65	0,002
Počet sympatrických druhů	2 %	2,89	0,006
Ostrov i pevnina	1 %	2,59	0,014
Monogamie	0,5 %	2,18	0,030
Pevnina	0,5 %	2,04	0,047

Samice ostrovních a monogamních druhů na **kladné** části **první** ordinační osy disponují nápadnými pigmenty (eumelanin na hlavě a křídlech, astaxantin na hlavě). Samice pevninských polygynních druhů na **záporné** části **první** ordinační osy však postrádají ve zbarvení nějaké osobité mechanismy.

Na **druhé** ordinační ose se v **kladné** části nacházejí samice druhů s vyšším počtem sympatrických příbuzných, zbarvené phaeomelaniny, v **záporné** naopak samice druhů pralesních, jejichž zbarvení je tvořeno spojením eumelaninu s fyzikálními jevy.



Obr. 7. RDA mechanismů zbarvení samic (1. a 2. ordinační osa).

První ordinační osa vysvětluje 4,5 %, druhá osa 3,9 %, první čtyři osy dohromady vysvětlují 11,5 % variability.

Zkratky **environmentálních proměnných**: **Conger**-Počet sympatrických druhů, **ostrov**-Areál druhu se nachází pouze na ostrově, **ostrPev**-Areál druhu zaujímá ostrov i pevninu, **pevnina**-Areál druhu se nachází pouze na pevnině.

Zkratky **mechanismů zbarvení**: **dimorf01**-Dichromatismus, **conspicF**-Pestrost, **heaEumeF**-Eumelanin na hlavě a krku, **heaPhmeF**-Phaeomelanin na hlavě a krku, **heaWhitF**-Absence pigmentu na hlavě a krku, **heaAstaF**-Astaxantin na hlavě a krku, **heaLuteF**-Karotenoidy na hlavě a krku, **heaFelaF**-Strukturální zbarvení (a melanin) na hlavě a krku, **heaBlSkF**-Modrá kůže na hlavě, **wngEumeF**-Eumelanin na křídlech a hrudi, **wngPhmeF**-Phaeomelanin na křídlech a hrudi, **wngWhitF**-Absence pigmentu na křídlech a hrudi, **wngLuteF**-Karotenoidy na křídlech a hrudi, **wngFelaF**-Strukturální zbarvení (a melanin) na křídlech a hrudi, **taiEumeF**-Eumelanin na ocase, **taiPheoF**-Phaeomelanin na ocase, **taiWhitF**-Absence pigmentu na ocase, **taiLuteF**-Karotenoidy na ocase, **taiFelaF**-Strukturální zbarvení (a melanin) na ocase.

## 3.2. Evoluce dichromatismu a pestrosti

### 3.2.1 Evoluce dichromatismu

Dichromatismus se ve fylogenezi studované skupiny měnil devatenáctkrát (obr. 8). Konzistenční index je nízký (5), retenční naopak vysoký (72)

Bazální zástupci (perličky spolu s rody *Galloperdix* a *Ptilopachus* dříve řazenými mezi koroptve) nejsou pohlavně dichromatičtí. Zbytek skupiny je primárně dichromatický. Poprvé se dichromatismus objevuje u rodů *Rhizothera*, *Haematortyx* a *Melanoperdix*, dříve řazených mezi koroptve.

Pohlavní dichromatismus opakovaně zaniká u tří velkých linií zahrnujících rody řazené dříve převážně (nikoliv však výlučně) mezi koroptve:

1. křepelové - oproti ostatním včetně bazálních rodů, odvození zástupci u nich jsou naopak druhotně dimorfní;
2. orebice, velekurové a část frankolínů
3. kurové a zbytek frankolínů

Ve zbývajících 3 liniích zahrnujících rody řazené dříve převážně mezi bažanty (neplatí pro linii zahrnující *Perdix*, krocany a tetřevovité) zaniká dichromatismus spíše výjimečně u jednotlivých druhů (rodů): *Perdix perdix* (dříve mezi koroptvemi), *Bonasa umbellus* (tetřevovitý), celý rod *Crossoptilon* (bažantovití).

### 3.2.2 Evoluce pestrosti samců

Z rozložení pestrých samců na kladogramu (obr. 9) vidíme, že se u tohoto znaku častěji (čtyřikrát) vyskytují nejednoznačnosti týkající se průběhu evoluce v dané linii. Změny v celkové maskuliní pestrosti se udály 25krát. Konzistenční index je 4, zatímco retenční 68.

Již perličky jsou pestré s výjimkou jednoho rodu (*Guttera*). Všechny taxony k nim sesterské jsou zjevně prvotně nenápadné (křepelové se však namnoze k ozdobným prvkům v evoluci dopracovávají). U bývalých koroptví jsou barevnými výjimkami rody *Xenoperdix*, *Rollulus*, *Margaroperdix*, *Ammoperdix* a *Alectoris*; z šedi vybočují také některé druhy bývalých frankolínů, rod *Gallus* a sesterská *Bambusicola*. Pestrost získává rovněž většina pávů (*Polyplectron* je ale spíše nepestrá paví linie), odvození tetřevi (rody *Tetrao*, *Centrocercus*, *Dendragapus*, *Tympanuchus*) a oba rody krocánů. Pouze u poslední velké linie, pravých bažantů, jsou jasné barvy pravidlem (výjimku představuje *Lophura inornata*).

### 3.2.3 Evoluce pestrosti samic

Pestrostí obvykle chudší samice mapuje kladogram na obr. 10. Obsahuje 14 změn, má konzistenční index 7 a retenční index 53. Nenápadné samice apomorfne charakterizují celý klad vyjma původnějších druhů perliček (pestré monochromatické *Acryllium*, *Agelastes*, *Numida*).

Pokud bychom nebrali v úvahu nepřilíš jistý vznik pestrých samic v křepelí linii (*Oreortyx*, *Colinus*, *Lophortyx*) a dále u dvou rodů „koroptví“ (dichromatické pestré samice *Xenoperdix* a *Rollulus*), ukazoval by kladogram, že pestrost u samic nepřesmykává zpátky. Kromě jedné paví linie (*Afropavo*, *Pavo*) je femininní pestrost následkem pohlavního monochromatismu celého rodu (*Alectoris*, *Bambusicola*, *Crossoptilon*) nebo ojedinělým výstřelkem samice pohlavně dichromatického (*Lophura erythrophthalma*) či monochromatického druhu (2 zástupci rodu *Pternistes*).

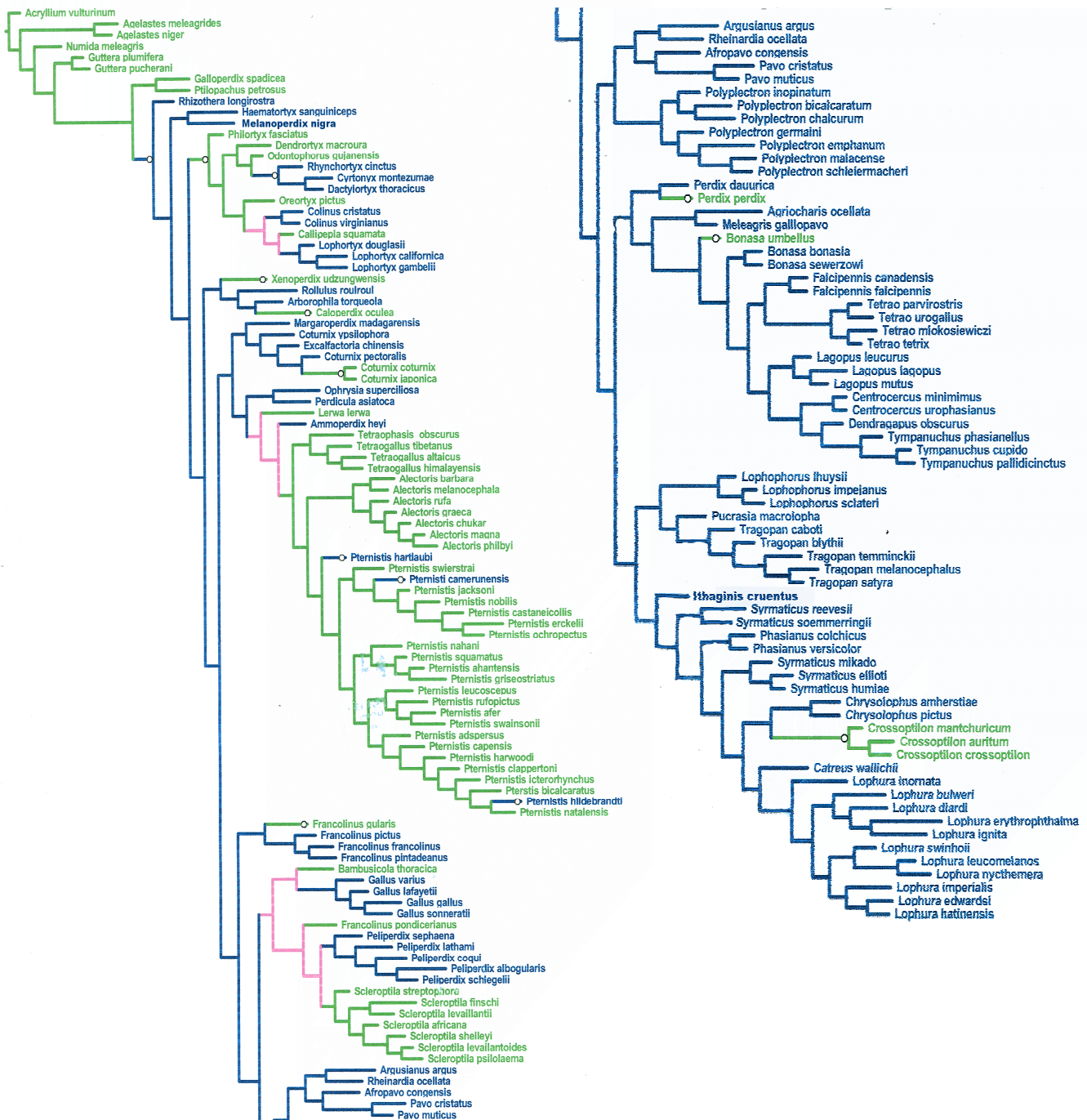
### 3.2.4 Dichromatismus versus pestrost

Dichromatické samce charakterizuje vyšší počet vzájemně odlišných partií těla i vyšší počet nápadných partií těla. U skvrnitých partií se složitost zbarvení nemění. S dichromatismem průkazně koreluje také první osa PCA celkové variability zbarvení, která rámcově rozděluje samce na pestré a nepestré (viz obr. 1 v kapitole 3.1.1.).

Tab. 6. Korelace barevných vlastností samce a dichromatismu (metoda nezávislých kontrastů)

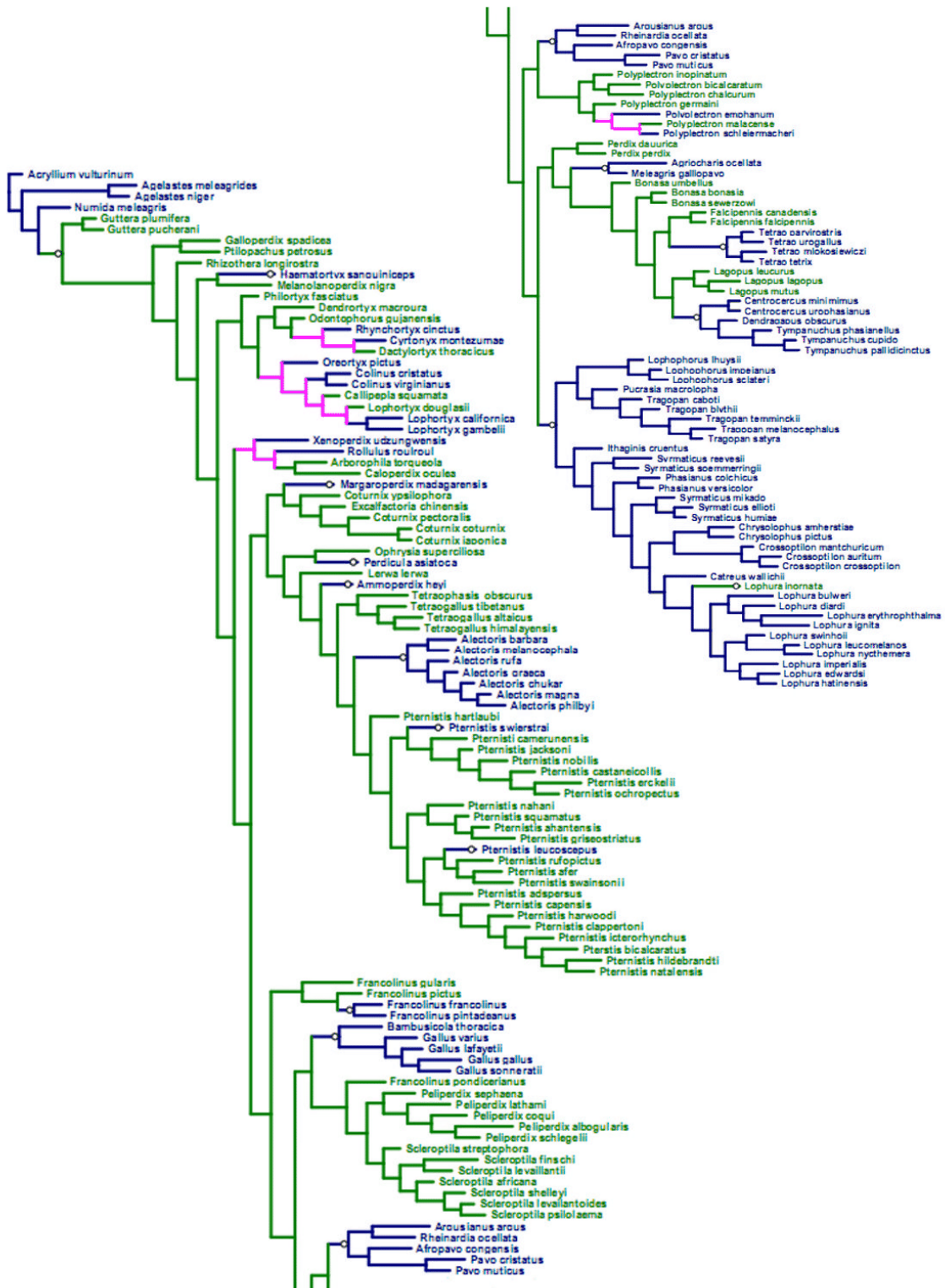
Zkoumaná proměnná	Model pro dichromatismus	Model pro zkoumanou proměnnou	Počet stupňů volnosti	Beta	p
Počet odlišných regíí	Grafen	Grafen	163	0,339	<b>0,000</b>
Počet jásových regíí	Grafen	Grafen	163	0,154	<b>0,049</b>
Počet skvrnitých regíí	Grafen	Page1	163	0,020	0,798
1. osa PCA variability regíí	Constant	Grafen	163	0,216	<b>0,005</b>
2. osa PCA variability regíí	Grafen	Grafen	163	0,052	0,498

Soustředíme-li se na následnost změn u znaků dichromatismus a pestrost (obr. 8 a 9), vidíme, že v linii odvozené od perliček se dichromatismus objevuje dříve než pestrost (*Rhizothera*, *Melanoperdix*). Také mnozí křepelové si dále ponechávají výchozí nepestré a nově je začíná charakterizovat pohlavní dichromatismus. V rámci ostatních parafyletických „bývalých koroptví“ se pestrost nadále opožďuje. Nevíme, jaký byl výchozí stav u rodů *Rollulus* a *Xenoperdix*, ale pestří „samci se objevují až v rodech *Perdicula*, *Ammoperdix* a *Alectoris*. V „koroptvo-krocáno-tetřeví“ linii se dichromatismus víceméně drží, ale samci zůstávají nenápadní či jen nabývají lesku. Nově vzniklá pestrost samců u bažantů a pávů jakoby zabraňovala experimentování s dichromatismem (vybočuje pouze *Crossoptilon*). Dichromatismus ale stálou pestrost nezajišťuje (*Polyplectron*).

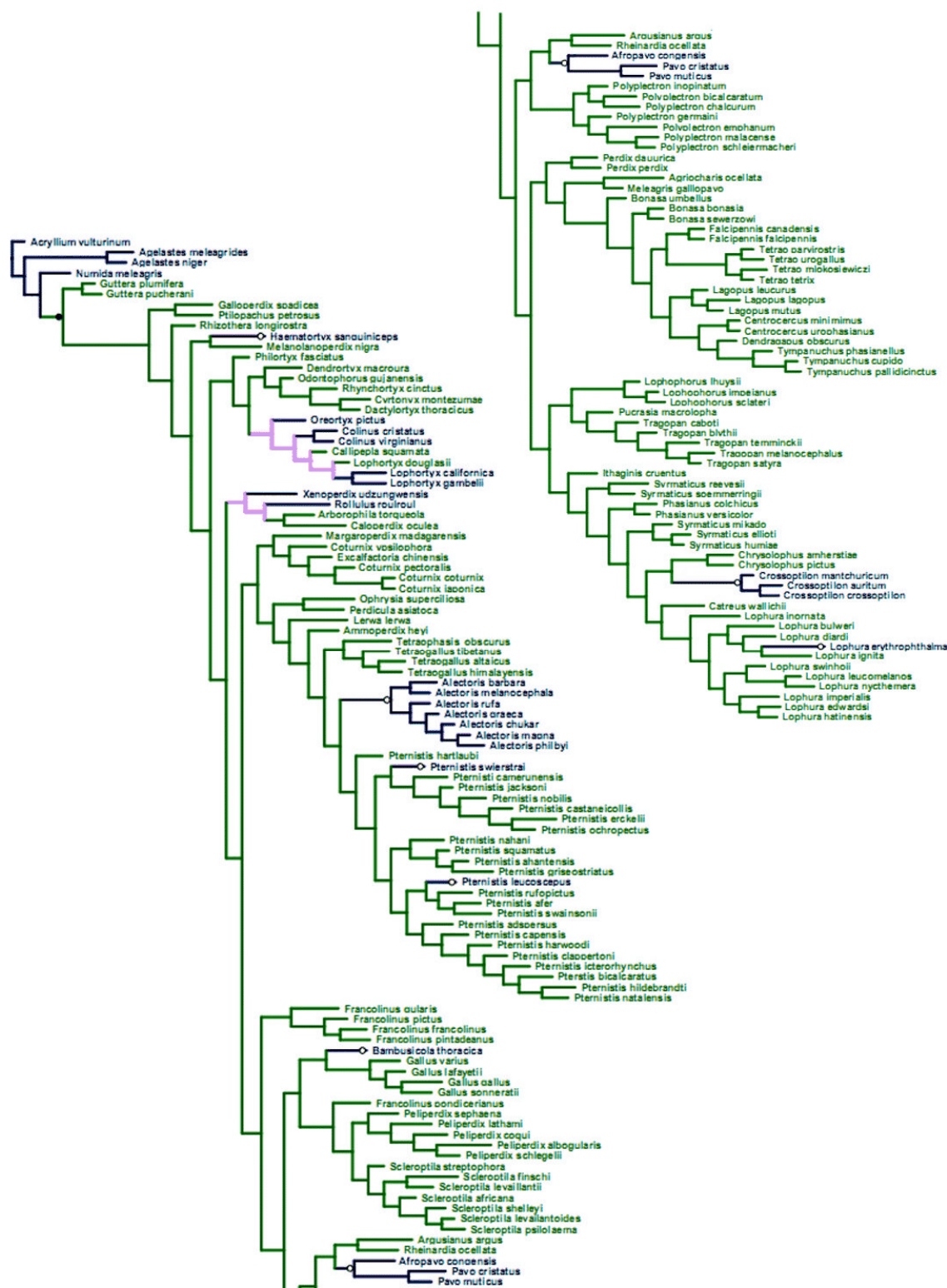


Obr. 8. Výskyt dichromatismu a monochromatismu. Modře dichromatismus, zeleně monochromatismus, fialově nejistá evoluce. Supertree vytvořený metodou MP (Eo et al. 2008), namapován výskyt dichromatismu, unambig optimization. L=19, CI=5, RI=72.





Obr. 9 Výskyt pestrosti samců. Modře pestrůst, zeleně nepestrost, fialově nejistá evoluce. Supertree vytvořený metodou MP (Eo et al. 2008), namapován výskyt pestrosti, unambig optimization. L=25, CI=4, RI=68.



Obr. 10 Výskyt pestrości samic. Modře pestrost, zeleně nepestrost, fialově nejistá evoluce. Supertree vytvořený metodou MP (Eo et al. 2008), namapován výskyt pestrości, unambig optimization. L=14, CI=7, RI=53.

### 3.2.5 Dichromatismus a ekologie

Testujeme-li vztah dichromatismu a ekologických charakteristik bez zohlednění fylogenetických vztahů (tab. 7, Spearmanův korelační koeficient), charakterizuje dichromatismus především polygynní druhy (negativní korelace s monogamií), druhy obývajících lesy mírného (listnatý les) nebo tropického (praes) klimatického pásma. Naopak vzácný je pohlavní dichromatismus u monogamních druhů, obývajících travnaté biomy mírného pásma (step). Metoda nezávislých kontrastů odstraňující vliv fylogenetických vztahů (tab. 8) ponechala průkazný jen vliv typu partnerského svazku. Samotná monogamie však nekoreluje s žádnou ekologickou charakteristikou (tab. 9), korelace obývání pouště a monogamie je na hranici průkaznosti. Samec podílející se na inkubaci je samozřejmě u všech zjištěných hrabavých (N = 66) vždy monogamní.

**Tab. 7. Ekologické charakteristiky korelující s dichromatismem podle Spearmanova testu (uvedeny pouze průkazné výsledky)**

Ekologická charakteristika	N	Spearman R	t(N-1)	p
Monogamie	124	-0,293	-3,389	<b>0,001</b>
Step	163	-0,221	-2,875	<b>0,005</b>
Listnatý les	163	0,156	2,007	<b>0,046</b>
Praes	163	0,186	2,408	<b>0,017</b>

**Tab. 8 Test korelace ekologických charakteristik s dichromatismem metodou nezávislých kontrastů**

Zkoumaná proměnná	Model pro dichromatismus	Model pro zkoumanou proměnnou	N	Beta	p
Monogamie	Constant	Constant	163	-0,426	<b>0,000</b>
Step	Grafen	Grafen	163	-0,017	0,832
Listnatý les	Grafen	Grafen	163	0,090	0,256
Praes	Grafen	Grafen	163	0,038	0,634

**Tab. 9 Test korelace monogamie a jiných ekologických charakteristik (Spearmanův test)**

Ekologická charakteristika	N	Spearman R	t(N-2)	p
Počet sympatrických druhů	124	0,010	0,081	0,935
Ostrov i pevnina	124	0,088	0,732	0,467
Rozloha areálu	124	-0,175	-1,478	0,144
Step	124	0,103	0,860	0,393
Poušť	124	0,229	1,956	0,054
Listnatý les	124	0,152	1,276	0,206
Tajga	124	-0,149	-1,253	0,214
Tundra	124	-0,081	-0,673	0,503
Křoviny	124	0,043	0,356	0,723
Tráva nízká	124	0,138	1,155	0,252
Skály	124	-0,081	-0,673	0,503
Praes	124	-0,149	-1,253	0,214
Savana	124	-0,081	-0,673	0,503
Tráva vysoká	124	-0,011	-0,092	0,927
Ostrov	124	-0,081	-0,673	0,503

### 3.2.6 Pestrost a ekologie

Bez zohlednění fylogenetických vztahů jsou pestří samci podle Spearmannova testu průkazně častěji polygynní, a vyhýbají se otevřeným plochám (tab. 10). Nezávislé kontrasty však opět potvrdily pouze vliv typu partnerského svazku.

**Tab. 10. Ekologické charakteristiky korelující s pestrostí samců podle Spearmannova testu (uvedeny pouze průkazné výsledky)**

Ekol. charakteristika	N	Spearmann R	t(N-1)	p
Monogamie	124	-0,178	-1,997	<b>0,048</b>
Savana	163	-0,176	-2,273	<b>0,024</b>
Tráva vysoká	163	-0,240	-3,137	<b>0,002</b>

**Tab. 11. Test korelace ekologických charakteristik s pestrostí samců metodou nezávislých kontrastů**

Zkoumaná proměnná	Model pro dichromatismus	Model pro zkoumanou proměnnou	N	Beta	p
Monogamie	Pagel	Grafen	163	-0,337	<b>0,000</b>
Savana	Grafen	Grafen	163	-0,069	0,380
Tráva vysoká	Grafen	Grafen	163	-0,042	0,595

Pestrost samic je nejvíce korelována s obývaným habitatem (tab. 12). Pestré samice nalezneme častěji v nelesních biomech s nízkou vegetací. Tento faktor částečně potvrzuje i metoda nezávislých fylogenetických kontrastů (tab. 13)

**Tab. 12. Ekologické charakteristiky korelující s pestrostí samic podle Spearmannova testu (uvedeny pouze průkazné výsledky)**

Ekol. charakteristika	N	Spearmann R	t(N-1)	p
Step	163	0,161	2,076	<b>0,040</b>
Poušť	163	0,224	2,922	<b>0,004</b>
Tráva vysoká	163	-0,155	-1,996	<b>0,048</b>

**Tab. 13. Test korelace ekologických charakteristik s pestrostí samic metodou nezávislých kontrastů**

Zkoumaná proměnná	Model pro dichromatismus	Model pro zkoumanou proměnnou	N	Beta	p
Step	Grafen	Grafen	163	0,168	<b>0,032</b>
Poušť	Grafen	Constant	163	0,008	0,922
Tráva vysoká	Grafen	Grafen	163	-0,009	0,913

## 4. Diskuse

### 4.1. Variabilita zbarvení

Analýza hlavních komponent zbarvení (PCA) u samců byla provedena s předpokladem, že na základě sledovaných prvků zbarvení se druhy díky různorodosti výchozího souboru rozdělí na pestré a nepestré. Ujasní se, které oblasti těla jsou pestré nejčastěji a jaký je jejich vzájemný vztah.

#### 4.1.1 PCA – prvky zbarvení

V mé analýze PCA se samci podle své pестrosti rozložili podél první osy. Tato osa vyjadřovala pестrost jako barevný kontrast – červená na hlavě, žlutá či modrá na křídlech, kovové zbarvení, chocholka. Na nepestrém konci osy byli ptáci šedí, hnědí a skořicoví s podélným či příčným pruhováním. Druhá osa vyjadřovala spíše tonální kontrast, na kladné straně se vyskytovala černá s bílou či červenou, se zápornou stranou žádný prvek zbarvení nekoreloval.

U samic jsme vycházeli z hypotézy, že díky barevné nevýraznosti většiny z nich vytvoří shluk a nerozdělí se podél osy. Výsledek byl podle předpokladu, několik druhů vystoupilo ze shluku směrem ke kladnému konci 1. osy díky bílé, modré či kovové barvě na některé z částí těla.

Obdobnou metodu hodnocení pестrosti použili u kachen Figuerola a Green (2000). Za nepestré považovali jen odstíny hnědé a šedé včetně jasnějších skvrnek, přitom přihlíželi ke kontrastu vůči habitatu. Ostatní barvy považovali za pестré. Hodnocení bylo méně podrobné ve srovnání s mojí prací (5 regií a 11 barev). Výstup pak sloužil interpretaci evoluce pестrosti a dichromatismu ve vztahu k ekologickým ukazatelům.

#### 4.1.2 RDA – prvky zbarvení v korelaci k prostředí

Analýza RDA na rozdíl od předchozí pracuje s proměnnými prostředí, tudíž měla ujasnit vazby mezi jednotlivými prvky zbarvení a těmito proměnnými (např. vazba mezi pестrostí a lesním biotopem). V optimálním případě se očekávalo i vytvoření gradientu biotopů, např. poušť – prales.

Výsledky na první ose byly podobné distribuce jako v PCA s tím rozdílem, že červené zbarvení se objevuje již na této ose a nikoliv až na druhé. Odlišnou distribuci červeného prvku zbarvení můžeme vysvětlit potenciální vazbou na environmentální proměnnou „pevnina“.

Oproti PCA se na kladném konci druhé osy objevuje skvrnitost; na záporném nacházíme zbarvení skořicové a hnědé .

Na 1. ose se ukázal gradient biotopů (lesnatý až travnatý), k savaně se člení tráva vysoká, což je proměnná určující otevřenost krajiny. K ose se přímo vážou na záporné straně „listnatý les“ a na kladné straně „tráva vysoká“, kdežto vazba „prales“ a „savana“ je méně výrazná. Kategorie „tráva vysoká“ značí vlhká místa s porostem stabilně vysokým, kdežto u savany je výška krytu proměnlivá. Promítneme-li na tuto osu distribuci barevných odstínů (je oproti PCA přepólovaná), u listnatého lesa najdeme výrazné barevné prvky, červená na hlavě, kovové zbarvení apod. U trávy vysoké se objevuje zbarvení nevýrazné.

V souvislosti s tímto rozdělením biotopů můžeme uvažovat o faktoru predace a také viditelnosti při předvádění se. V pralese jsou místa velmi tmavá a místa přesvětlená, což je výhodné na relativně bezpečné předvádění se na kratší vzdálenost. K tomuto závěru docházejí rovněž Heind a Winkler (2003) ve své práci o pralesní *Pipra filicauda* (Passeriformes). Je otázkou, zda by z tohoto hlediska byl logickým protikladem (značné riziko predace při předvádění se) spíše biotop s vysokou travou nebo savana.

Dalším ekologickým kritériem byla pevninská či ostrovní lokalizace. Tento atribut se objevil na protilehlých koncích druhé osy. S pevninou se váže stejnorodé zbarvení (bez skvrnitosti) a skořicový odstín, s ostrovní lokalizací složitý vzorek na břiše, skvrnitost a šedá hlava.

Obecně (i podle Granta (1965)) by se na ostrovech předpokládala převaha K – strategie, tedy spíše nepestrost. S tím je v souladu i zjištění Figueroly a Greena (2000) u kachen (Anatidae). Podle práce Doucet et al. (2004) je pevninský poddruh pěvce *Malurus leucopterus* jásavě modrý, kdežto ostrovní forma je černá.

Z mých výsledků je ovlivnění zbarvení ptáků polohou areálu zřejmé, ale neukazuje se přímo vyjádřením pestrých barev na pevnině, ale spíše odchýlnou cestou vývoje na ostrovech (vzorky, skvrny).

Spolu s ekologickými proměnnými byla hodnocena i monogamie a počet sympatrických druhů. Obecně se předpokládá, že s monogamií se bude vázat nepestrost. Podle zjištění v review Owense a Hartleye (1998) však strukturální (pestré) zbarvení u ptáků koreluje s vyšší mimopárovou paternitou (v monogamii). Naproti tomu u menší skupiny (Anatidae) docházejí Figuerola a Green (2000) k podobným výsledkům jako já. Polygynní druhy jsou pestré, zatímco monogamní nepestré.

Podle stejných autorů u kachen platí zobecněný poznatek, že druhy s větším počtem sympatricky se vyskytujících druhů mají nápadné prvky, cílem je zabránit hybridizaci. Odlišné zjištění učinili McNaught a Owens (2002), kteří v práci o australských ptácích uvádějí, že sympatrické druhy nevycházejí pestřejší než alopatické a že příčinou existujících

rozdílů ve zbarvení není prevence hybridizace, ale snaha o využití většího spektra habitatů s různým osvětlením.

V našich výsledcích vyšší počet sympatrických druhů pozitivně koreluje s nenápadnou skvrnitostí. Domnívám se, že tento výsledek je podstatně ovlivněn skupinou bývalých frankolínů, kteří mají velký počet sympatrických druhů, nenápadné barvy, ale složité vzory, sídlí v travnatých habitatech. Odlišení sympatrických druhů je u této skupiny řešeno nikoliv prostřednictvím odlišného zbarvení, ale odlišného vzorku samčího opeření. Odlišnost mezi druhy je pro samice daného druhu dostačující.

#### **4.1.3 RDA – prvky zbarvení samic**

Na rozdíl od samců jsem u samic předpokládala, že se umístí spíše v kompaktní skupině a že environmentální proměnné na to nebudou mít větší vliv, a to v důsledku převahy přírodního výběru nad výběrem sexuálním.

Výsledky vcelku potvrdily mé předpoklady, skupina samic je kompaktní. Přesto jsem zjistila vazbu nápadných prvků zbarvení (kovové zbarvení, holá hlava, červený oční kroužek) na pevniny a prales. Zbývající části těla těchto samic jsou většinou hnědé a skvrnité. Při porovnání se samci je stejná vazba nápadných prvků k pralesu, u samců však nebyl žádný vztah těchto prvků k pevnině.

Na první ose se na ostrovní lokalizaci, stepní prostředí a monogamii váže hnědé zbarvení po celém těle a bílá či černá hlava; u samců v RDA se na ostrovy vázaly spíše méně pestré složité ornamenty na břiše; výsledek byl na druhé ose.

U samic na druhé ose se spojuje tráva vysoká a velký počet sympatrických druhů stejně jako samců s hnědým zbarvením. Na záporné straně osy se tajga a skály vážou s bílými a černými křídly a korunkou, tj. pestřejšími prvky. U samců se tajga a skály nespojovala průkazně s žádným prvkem zbarvení.

#### **4.1.4 RDA – pigmenty x prostředí (samci)**

Předpokládala jsem, že monogamní druhy spíše nebudou mít (vysoce nápadné) karotenoidy, že karotenoidy se nebudou vyskytovat v extrémních biotopech (tajga, skály). Melanin jako pigment méně závislý na prostředí jsem očekávala v podobě škály odstínů phaeomelaninu na otevřených stanovištích a u druhů monogamních (větší tlak přírodní selekce a menší tlak selekce sexuální).

Kovové zbarvení jsem očekávala v lesních biotopech, kde je ostré střídání světla a stínu a samec může volit vhodné místo a čas, aby dostatečně signalizoval a přitom se nestal nápadnou kořistí.

V mé analýze se fyzikální zbarvení podle mého očekávání váže na 1. ose s lesy mírného i teplého pásma. Na opačné straně této osy se phaeomelanin váže se monogamií a větším počtem sympatrických druhů.

Z mých předpokladů se tak potvrdila vazba phaeomelaninu na monogamii a otevřené biotopy mimo les (ten je na druhém konci osy). Někteří monogamní hrabaví ptáci, např. *Alectoris rufa*, však mohou zbarvení založené na phaeomelaninu zdůraznit kresbou eumelaninovou, třeba svislými pásky (Bortolotti 2006). Tento vliv však na mém diagramu není zřetelný.

Eumelanin se podle mých výsledků objevuje na ostrovech (spíš má zápornou korelaci s pevninou), současně bývají bílá křídla a pestrost. Bokony et al. (2003) se zabývali melaninovým zbarvením u bahňáků, kde se rovněž objevuje výskyt tohoto barviva v kombinaci s pestrostí a s bílou barvou na křídlech. Doucet et al. (2004) potvrzuje vazbu melaninu na ostrovní lokalizace druhu *Mallurus leucopterus*, kde je fyzikální zbarvení překryto melaninem, takže výsledné zbarvení je tmavé.

Karotenoidy v mých výsledcích nemají žádné výrazné umístění, pouze na kladné straně 2. osy se objevuje nepříliš těsná vazba s pevninou.

#### **4.1.5 RDA – pigmenty samice**

U samic jsem očekávala, že u nich bude z pigmentů převažovat phaeomelanin a karotenoidy se budou vyskytovat podstatně méně. Astaxantin by se mohl vyskytovat u samic s výraznými laloky jako vedlejší efekt sexuální selekce u samců. Výskyt strukturálního zbarvení jsem s ohledem na vliv přírodní selekce očekávala jen v uzavřených habitatech.

V mé analýze se na 1. ose nápadné pigmenty (eumelanin či astaxantin na hlavě) vážou nmonogamii a výskyt druhu na ostrovech. Toto zjištění je v rozporu se staršími výsledky Granta (1965), zjištěné u devatenácti druhů pěvců z ostrovů poblíž Mexika. Ostrovní poddruhy byly méně pestré než poddruhy pevninské. V jeho práci bohužel nejsou analyzováni samci a samice zvlášť.

Strukturální zbarvení a eumelanin se nepříliš výrazně vážou na pralesní biotopy, což potvrzuje předpoklad jejich výskytu v uzavřených habitatech.

S pevninským areálem, polygynií a dimorfismem nejsou výrazněji vázány žádné pigmenty. Phaeomelanin se na druhé ose váže výrazně na větší počet sympatrických druhů. Výsledek je zřejmě stejně jako u samců ovlivněn druhově bohatou skupinou bývalých frankolínů s velkým zastoupením různých odstínů hnědé a šedé, tvořených phaeomelaninem.



## 4.2. Variabilita toku

### 4.2.1 RDA variability toku – nejnápadnější část těla, zvětšování těla, způsob předvádění se

Očekávala jsem korelaci mezi výrazným zvětšením těla při toku a výskytem druhu na gradientu prostředí od stepi do tajgy. Předpokládala jsem také, že určité způsoby zvětšení těla se přiřadí k frontálnímu a jiné k laterálnímu způsobu předvádění. V mé analýze se na 1. ose se vytvořil gradient od nezřetelného zvětšování siluety po výrazné zvětšení těla. Ačkoliv vstupní data byla členěna podle zvětšování jednotlivých částí těla, v diagramu se oddělilo jen zvětšování hlavy. Možná se zde uplatnil vliv orebic, pro něž je charakteristické zvětšování obrysu hlavy při agonistických i pářících projevech.

Při výrazném zvětšení těla nacházíme vcelku podle očekávání nápadnost celého těla. Lze uvažovat o tom, že se nápadnost celého těla objevuje u samců dichromatických, kde je nebrzdí tlak přírodní selekce na samice pečující o mláďata. V souladu s pravidlem „sensory exploitation“ usilují o úspěch v intrasexuální kompetici několika způsoby (Endler a Basolo 1998). S nevýrazným zvětšováním těla se pojí nápadná hrud', což lze vnímat jako kompromis v podmínkách, v nichž by nápadnost celého těla byla příliš riskantní. Na 2. ose v kladné části vyniká nápadné zbarvení křídel – opět to můžeme vidět jako hledání kompromisu, protože nápadná křídla jsou v klidové pozici méně výrazná.

Bohužel se v diagramu neobjevily žádné vztahy mezi frontálním či laterálním tokem a zvětšováním jednotlivých částí těla.

V této souvislosti lze zmínit práci Kimball et al. (2001), v níž u dvou horských druhů rodu *Polyplectron* popisují snížení nápadnosti silnou redukcí typických ok na opeření. Všechny druhy mají laterální předvádění se, druhy s oky navíc ještě předvádění se frontální, při němž oka dobře vyniknou. U druhů s redukcí ok frontální předvádění se vymizelo. Autoři změnu zbarvení vysvětlují tvrdšími podmínkami prostředí a změnu chování jako následnou adaptaci.

Na 1. ose též vznikl gradient habitatů step – tajga, skály. V souladu s očekáváním tajga a skály jako prostředí typická pro lek kladně korelují s výrazným zvětšováním těla při toku.

Monogamie koreluje podle očekávání s nevýrazným zvětšováním těla. Velký počet sympatrických druhů, objevujících se v souvislosti s nevýrazným zvětšováním těla, je zřejmě ovlivněn skupinami bývalých frankolínů.

Na ostrovní umístění areálu druhu se vážou nápadná křídla a ne zcela jednoznačně též střední stupeň zvětšování obrysu hlavy. Pro nápadná křídla na ostrovech nenacházím obecnější vysvětlení, předpokládám opět vliv konkrétních druhů.

### 4.3. Evoluce dichromatismu

#### 4.3.1 Interpretace kladogramu

V mé analýze jsem použila kladogram, publikovaný Eo et al. (2008), a zadala do něj data o přítomnosti či absenci dichromatismu u jednotlivých druhů. Z rozložení výskytu tohoto znaku by bylo možné vyvodit, zda byl prvotní monochromatismus či dichromatismus a navrhnout hypotézy o příčinách zvratu (např. s přihlédnutím k společným vlastnostem druhů na větvi, kde ke změně došlo).

Ze zpracovaného kladogramu jsem vyvodila následující závěry:

- monochromatismus je původní, až u bývalých „koroptyví“ (*Rhizothera*, *Haematortyx*, *Melanoperdix*) se mění na dichromatismus
- dichromatismus později zaniká u skupin
  - někteří zástupci křepelů (u odvozených druhů dichromatismus opět sekundárně vzniká)
  - orebice, velekurové, část frankolínů
  - linie s kury a zbývajícími frankolínými
- současně se objevuje se převážně dichromatická linie obsahující
  - pávy
  - linie *Perdix*, krocany a tetřevy
  - bažanty

Můj postup byl pouze kvalitativní, kdežto Nadeau et al. (2007) postupovali kvantitativně. Rozdělili ptáka na 3 regio a každé regio ohodnotili ve stupnici 0–2 (0=neliší se, 1=liší se v odstínu či vzorku, 2=liší se barevně). Hodnoty z jednotlivých regíí sečetli pro celého ptáka a nanesli na kladogram, sestavený na základě kombinace AGRP intronu a cytB. Každý ze součtů vyjádřili jinou barvou.

Tento kladogram se lišil od mnou použitého kladogramu především v tom, že místo perliček se jako bazální skupina objevují křepelové. Za nejpůvodnější z koroptyví považují *Rollula* (u mne je mezi hlavními větvemi koroptyví; naopak nejbazálnějšími koroptyvemi jsou *Rhizothera*, *Haematortyx*, *Melanoperdix*). Kur *Gallus* se v jejich kladogramu nachází mezi koroptyvemi a křepelka *Perdix* uvnitř bažantů.

Vycházejí jim tedy na bázi křepelové s malou mírou dichromatismu, dále je změna k úplnému monochromatismu u perliček (skóre 0), aby vzápětí evoluce skočila do téměř maximální míry dichromatismu (*Rollulus*, skóre 5).

V mém kladogramu jsou změny od monochromatismu (perličky) k dichromatismu u nejbazálnějších „odtržených“ koroptyví (rody *Galloperdix*, *Ptilopachus*, *Rhizothera*,

*Haematortyx*, *Melanoperdix*), dále jsou dichromatičtí někteří křepelové. *Rollulus* se u mne na bázi vůbec neobjevuje, je uvnitř velké skupiny koroptví.

V práci Nadeau et al. (2007) mají koroptve skóre 2, všichni bažanti a pávi jsou dichromatičtí (mají skóre 4 a více); v rámci této linie se objevují tři změny k úplnému monochromatismu (*Alectoris*, *Scleroptila*, *Crossoptilon*). Vůbec nejodvozenější skupinou jsou *Lophura* (největší dichromatismus), které jsou sesterské s rody *Catreus* a *Crossoptilon* (oba mají jedno z nejnižších skóre). V mém kladogramu je nejodvozenější *Lophura* a *Catreus* (při mém kvalitativním hodnocení je výsledek odlišný než při kvantitativním), které oba považuji za dichromatické. *Crossoptilon* (monochromatický) a *Chrysolophus* (dichromatický) jsou sesterské ke dvěma výše uvedeným rodům. Z toho vyvozují, že i na konci evoluce hrabavých se přesmykává z maximálního dichromatismu (*Lophura*) k úplnému monochromatismu (*Crossoptilon*), což potvrzuje i skóre dichromatismu u Nadeau et al. (2007).

#### **4.3.2 Korelace mezi dichromatismem a barevnými znaky – nezávislé kontrasty**

Předpokládala jsem, že dichromatismus u samců bude korelovat s nápadnými barvami (např. karotenoidy jako indikátor kvality) a že jednotlivá regie budou mezi sebou kontrastovat, protože samice dichromatického druhu tyto nápadné znaky nezatíží zvýšenou predací.

V souladu s předpokladem v testu vyšlo, že i po odfiltrování vlivu fylogeneze počet barevně odlišných regíí na těle koreluje s dichromatismem, stejně tak počet nápadných regíí. Tento výsledek je podporován prací Badyaeva (2000), který obecně u ptáků považuje karotenoidové (tedy nápadné) zbarvení za významně související s dichromatismem.

Výskyt nápadných barevných prvků na první ose PCA variability zbarvení samce, kladně koreluje s dichromatismem. S dichromatismem podle očekávání nekoreluje počet skvrnitých regíí.

#### **4.3.3 Které environmentální proměnné korelují s dichromatismem**

S dichromatismem by měly kladně korelovat nejvíce ty habitaty, v nichž se objevují lekující ptáci (tajga a skály). Na druhé straně u monogamie jsem předpokládala korelaci zápornou (ptáci monogamní budou méně dichromatičtí).

Potenciální závislost environmentálních proměnných a dichromatismu jsem testovala Spaermannovým testem a rovněž metodou nezávislých kontrastů. Metoda nezávislých kontrastů se běžně používá při testech znaků, které by mohly být fylogeneticky vázané. Naproti tomu Spearmanův test odhaluje korelace nezávisle vyskytujících se znaků, je tedy méně selektivní, pro mne byl však důležitý při odhalování základních závislostí.

Po odfiltrování vlivu fylogeneze však žádná z ekologických charakteristik nevyšla jako průkazná. Naproti tomu podle očekávání se objevila negativní korelace mezi monogamií a dichromatičností.

Ve Spearmanově testu se však objevilo, že s dichromatismem kladně koreluje listnatý les a prales, naopak step záporně. To je v souladu s očekáváním i s výsledky RDA analýzy variability toku. V lesním prostředí se objevují maximální projevy toku, ve stepi minimální.

## 4.4. Evoluce pestrosti samců a samic

### 4.4.1 Evoluce pestrosti samců

K analýze jsem použila kladogram od Eo et al. (2008) jsem data, týkající se přítomnosti či absence pestrosti samců u jednotlivých druhů. Předpokládala jsem, že se na stromu objeví celé pestré a nepestré větve a uvnitř nich odchylnější se druhy. Tím budu moci sledovat míru odvozenosti, resp. sekundární návrat k předchozímu stavu

Pestrost samců se na kladogramu objevuje následujícím způsobem:

- původní je pestrost (perličky), pokročilejší rod *Guttera* je nepestrý
- nejbazálnější koroptve (*Galloperdix*, *Ptilopachus*, *Rhizothera*) jsou nepestré, pestrost se poprvé objevuje u *Haematortyx*, zůstává však omezena jen na tento rod
- pestrost samců později vzniká
  - u odvozených křepelů (*Rhynchortyx*, *Cyrtonyx*, *Oreortyx*, *Colinus*, *Lophortyx*)
  - u velké skupiny bývalých koroptví (*Rollulus*, *Margaroperdix*, *Perdicula*, *Alectoris*, dva druhy *Pternistis*), u rodu *Francolinus*
  - u rodů *Bambusicola*, *Gallus*
  - u pávů (někteří *Polyplectroni* ale pestří nejsou)
  - u krocanů a odvozených tetřevů
  - u všech bažantů (ale *Lophura inornata* je nepestrá)

Pestrostí u samců hrabavých se zabývali Kimball et al. (2006). Za znaky určující pestrost vybrali přítomnost laloků, jejich zvětšování při toku a frontální tok. Na základě těchto tří znaků vytvořili maximálně parsimonní strom. Křepeli s perličkami se tam objevili jako bazální. Kladogram pestrých znaků se rozdělil na dvě skupiny. Jedna zahrnovala koroptve, pávy, rody *Gallus* a *Bambusicola*. K ní sesterská byla skupina s *Perdix* a bažanty, tetřevi byli uvnitř bažantů.

Toto rozdělení se do hlavních rysech shoduje i s mým kladogramem. První skupinu podle Kimball et al. (2006) můžeme považovat za moji velkou skupinu bývalých koroptví, sloučenou s následujícími pávy – tam se také pestrost objevuje nepravidelně. Poslední moje skupina, tedy bažanti, je shodná s jejich výlučně pestrá skupinou.

#### 4.4.2 Které environmentální proměnné korelují s pestrostí samců (nezávislé kontrasty)

S pestrostí by měly kladně korelovat především lesní biotopy, jelikož při hodnocení prvků zbarvení samců pomocí RDA se utvořil gradient od nepestrých k pestrým na 1. ose současně s gradientem od lesnatých biotopů k travnatým.

Po odfiltrování vlivu fylogeneze však žádná z ekologických charakteristik nevyšla jako průkazná. Naproti tomu se nepřekvapivě objevila negativní korelace mezi monogamií a samčí pestrostí.

Ve Spearmanově testu s pestrostí kladně nekoreluje žádný ukazatel, záporně savana, tráva vysoká a monogamie. To je v podstatě v souladu s výsledky RDA analýzy variability zbarvení samců.

#### 4.4.3 Evoluce pestrosti samic

Použila jsem stejný postup jako při analýze evoluce ostatních znaků (viz výše). Předpokládala jsem, že jako primární se ukážou pestré samice a až v odvozenějších větvích proběhne selekce na nenápadnost.

Ze zpracovaného kladogramu vyplynulo:

- původní je pestrost samic, (nepestrá je odvozená *Guttera*)
- nepestrost od této větve zůstává, pestrost samic se opět objevuje u *Haematortyx*, bude však omezena jen na tento rod
- pestrost samic vzniká sekundárně
  - u odvozených křepelů (*Cyrtonyx*, *Oreortyx*, *Colinus*, *Lophortyx*)
  - sporadicky také u bývalých koroptví (*Rollulus*, *Alectoris*, dva druhy *Pternistis*)
  - *Bambusicola*
  - *Pavo*, *Afropavo*
- linie tetřevi + krocani + bažanti mají nepestré samice (výjimkou je rod *Crossoptilon* a *Lophura erythrophthalma*)

Pestrost samic v souladu s mými výsledky považují za původnější Kimball a Ligon (1999). Až následně nastupuje přírodní selekce směrem k nepestrosti. Owens a Short (1995) pojednávají o mechanismech vzniku pestrosti. U Galloanserae musí být pestré zbarvení u samic (dichromatických) aktivně potlačeno hladinou estrogenů.

#### 4.4.4 Které environmentální proměnné korelují s pestrostí samic

Předpokládala jsem zápornou korelaci pestrosti s otevřeností prostředí s ohledem na vyšší riziko predace, Haskell (2005). Tento všeobecně vžitý názor poněkud zpochybňuje Gotmark (1992), v jehož studii na lejských *Ficedula hypoleuca* jestřáb napadal krypticky zbarvené samice víc nežli nápadnější samečky.

Naopak korelace pestrosti s monogamií by měla vyjít kladně. Monogamické samice by mohly být pestřejší než samice v polygammím systému, protože péče o mláďata a tím i riziko z toho plynoucí se může rozdělit mezi oba partnery.

Nezávisle na fylogenetických vztazích v mých výsledcích s pestrostí samic kladně koreluje pouze step. Ve Spearmannově testu kladně koreluje step a poušť, záporně koreluje tráva vysoká. Protiklad mezi vysokou trávou a stepí je překvapující, zjevně je výsledek silně ovlivněn výskytem jednotlivých pestrých samic.

Výsledky obou testů jsou v rozporu s očekáváním, což si vysvětluji vlivem několika druhů s pestrými samicemi (vzhledem k malému počtu pestrých samic (29) je váha každého druhu značná).

#### **4.5. Vztah evoluce pestrosti a evoluce dichromatismu**

Soustředila jsem se na následnost změn dichromatismu a pestrosti samců. Pomocí těchto údajů lze rozhodnout, zda byla primární monochromatická pестrost nebo monochromatická nepeřrost. Monochromatismus se předpokládá v obou případech. V úvahu připadají dva scénáře:

1. Bude-li primární nepeřrost, nejprve by měla následovat změna k dichromatismu, tj. dichromatická nepeřrost, a potom teprve změna k pestrosti u samce. Změna u samice může následovat, nebo nemusí.

2. Bude-li primární pестrost:

- (a) přírodní selekční tlak je silný – obě pohlaví se stanou nepeřnými

- (b) samec začne pестrost silně rozvíjet v důsledku pohlavní selekce, samice ji naopak pod tlakem přírodní selekce začne omezovat, až se stane dichromatickou nepeřrou.

Mé výsledky porovnání rozložení dichromatismu a pestrosti u samců na kladogramu nasvědčují následujícím vztahům:

- prvotní je monochromatická pestrost (perličky), odvozený rod *Guttera* pestrost omezí
- monochromatismus a nepestrost je u dvou nejbazálnějších „koroptví“ (*Galloperdix*, *Ptilopachus*)
  - dále se objeví nejprve dichromatismus (*Rhizothera* je nepestrá a dichromatická),
  - pestrost vzápětí následuje (*Haematortyx* dichromatický a pestrý);
- u křepelů je původní monochromatická nepestrost (monochromatismus charakterizuje celou linii nově, nepestrost přetrvává již od předchozího větvení), u jednotlivých rodů se nepravidelně mění jedna či obě složky;
- u bývalých koroptví se objevení pestrosti stále více opoždí za nástupem dichromatismu (pestrí samci *Perdicula*, *Ammoperdix*, *Alectoris*);
- u zástupců linie *Perdix* – krocani – tetřevi jsou samci až na výjimky dichromatictí, pestrí jsou jenom krocani a odvozené druhy tetřevů;
- u bažantů jsou samci dichromatictí a pestrí (*Crossoptilon* je monochromatický)

Mé výsledky podporují hypotézu, že primární je pestrost. U koroptví pak je přírodní selekční tlak natolik silný, že se obě pohlaví stanou nepestrými (bod 2a výše). U bažantů samec v důsledku pohlavní selekce začal pestrost silně rozvíjet, samice ji naopak pod tlakem přírodní selekce byla nucena omezovat, až se stala dichromatickou a nepestrou (bod 2b výše). Hypotézu o rozvoji dichromatismu podporují Cuervo a Moller (2000) svou obecnou studií o ptácích, v níž na základě analýzy 60 nezávislých případů vzniku ozdobných znaků na peří došli k závěru, že s velikostí ozdoby u samců kladně koreluje nárůst dichromatismu. Druhy, u nichž se samec nepodílí na péči o potomstvo, mají tendenci ke zvětšování dichromatismu, ozdoby u samic mohou úplně vymizet.

## 5. Závěr

Ve své práci jsem nejprve detailně popsala variabilitu zbarvení obou pohlaví u 163 druhů hrabavých. Tento soubor mohl posloužit jako vstupní data pro řadu analýz.

- V analýze hlavních komponent (PCA) se samci rozdělili na nepestré, pestré tonálně a pestré barevně. U samic se zřetelnější rozlišení neobjevilo.
- Zbarvení samců koreluje s prostředím a biologií druhu (RDA). Pestré druhy se vázaly na listnatý les a prales, nepestré druhy se objevily v souvislosti s monogamií, vysokou trávou, větším počtem sympatrických druhů a biotopem savany. Dalšími environmentálními proměnnými, ovlivňujícími zbarvení, bylo umístění areálu na pevnině nebo ostrově a podíl samce na inkubaci.
- U samic bylo pestřejší zbarvení vázáno na umístění areálu na pevnině a v pralese. Nepestré zbarvení samic bylo vázáno na umístění areálu na ostrově, počet sympatrických druhů, vysokou travu, step, skály, tajgu a monogamii.
- Výrazné projevy toku a nápadně zbarvené celé tělo se v analýze RDA vázaly s areálem v tajze a na skalách, nevýrazné zvětšování těla a nápadně zbarvená hrud' byla korelována s výskytem ve stepi, s monogamií a vyšším počtem sympatrických druhů.
- Výskyt dichromatismu byl namapován na převzatý supertree. Báze kladogramu byla monochromatická, v dalších větvích se objevuje dichromatismus a několikrát opět zaniká. Převážně dichromatická linie obsahuje pávy, krocany, tetřevy a bažanty. S výskytem dichromatismu koreluje monogamie záporně, a to i po zohlednění fylogenetických vztahů. Pokud fylogenetické vztahy nebereme v úvahu, pak s výskytem dichromatismu koreluje také prostředí, listnatý les a prales kladně, naopak step záporně.
- Z barevných prvků variability samců koreluje kladně počet odlišných a počet nápadných karotenoidových regií na těle a nekoreluje počet skvrnitých regií.
- Výskyt pестrosti samců následně namapovaný na supertree ukazuje, že báze kladogramu je pестrá, ale změna k nepestrosti se objevuje dříve než změna k dichromatismu. V odvozenějších liniích se vyskytuje druhotná pестrost samců nepravidelně. Výlučně pестří jsou bažanti. S výskytem samčí pестrosti koreluje po zohlednění fylogenetických vztahů pouze monogamie (záporně). Pokud fylogenetické vztahy nebereme v úvahu, s výskytem pестrosti také záporně koreluje biotop savana a ukazatel otevřenosti habitatu, vysoká tráva.



- Samice na kladogramu se jeví jako primárně pestré. Nepestrost se objevuje dříve než dichromatismus. Sporadicky se objeví i sekundární pestrost, která se většinou týká celých rodů. S výskytem samičí pestrosti koreluje po zohlednění fylogenetických vztahů kladně stepní habitat. Pokud fylogenetické vztahy nebereme v úvahu, pak s výskytem samičí pestrosti také kladně koreluje poušť, záporně vysoká tráva.

Mé výsledky podporují hypotézu, že u řádu hrabavých (Galliformes) je primární pestrý monochromatismus, který se v evoluci dále mění nejprve na nepestrý monochromatismus, a až následně vzniká u některých skupin dichromatismus. Hlavním faktorem ovlivňujícím vznik a míru barevného dimorfismu je typ partnerského svazku. Se vznikem polygynie a leku souvisí rozdělení selekčních tlaků na vývoj zbarvení: na samici stále působí zvýšené riziko predace během péče o potomstvo, zatímco na samce především pohlavní výběr.

## 6. Literatura

- Andersson M., Iwasa Y., 1996:** Sexual selection. Trends in Ecology, Vol. 11, Issue 2, 53-58.
- Badyaev A., 2000:** Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid - versus melanin-based coloration. Biological Journal of the Linnean Society (2000), 69, 153-172.
- Badyaev A., Ghalambor C., 1998:** Does a trade-off exist between sexual ornamentation and ecological plasticity? Sexual dichromatism and occupied elevational range in finches. OIKOS 82, 319-324.
- Badyaev A. et al., 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.
- Bennett A., Cuthill I. 1994:** Ultraviolet vision in birds: what its function. Vision Res. 34 (11), 1471-8.
- Bleweiss R., 1997:** Covariation of sexual dichromatism and plumage colours in lekking and non-lekking birds: a comparative analysis. Evol. Ecol. 11, 217 – 235
- Bókony V. et al., 2003:** Melanin-based plumage coloration and flight displays in plovers and allies. Proc. R. Soc. Lond. B., 270, 2491-2497.
- Bókony V. et al., 2003:** Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 1229-1238.
- Bortolotti et al., 2006:** A complex plumage pattern as an honest social signal. Animal Behavior, 72, 423-430.
- Braak C. a Smilauer P., 1998:** Canoco for Windows, v. 4.52.
- Burkhardt D., 1988:** UV vision: a bird's eye view of feathers. J. Comp. Physiol. A. 164: 787-796
- Burkhardt D.:** Black, White and UV: How Birds See Birds. Naturwissenschaften 78, 279-80
- Burns K., 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.
- Cramp, S., 1988.** The birds of the western Palearctic. Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.
- Cuervo J., Moller A., 1999:** Ecology and evolution of extravagant feather ornaments. J. Evol. Biol. 12, 986-998.
- Cuervo J., Moller A., 2000:** Sex-limited expression of ornamental feathers in birds. Behavioral Ecology 11/3, 246-259.
- Dale J., 2000:** Ornamental plumage does not signal male quality in red-billed queleas. Proc. Biol. Sci. 7; 267(1458): 2143–2149

- Doucet S. et al., 2004:** Concordant evolution of plumage colour, feather microstructure and a melanocortin receptor gene between mainland and island populations of a fairy-wren. *Proc. Biol. Sci.* 22; 271(1549): 1663–1670.
- Dunn P. et al., 2001:** Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55 (1), 161-175.
- Endler J., Basolo A., 1998:** Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Tree*, Vol. 13, 415-420.
- EO H. S. et al., 2009:** A phylogenetic supertree of the fowls (*Galloanserae*, *Aves*). *Zoologica Scripta*, 38/5, 465-481.
- Figuerola J., Green A., 2000:** The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes. *Functional Ecology*, 14, 701-710.
- Fitzpatrick S., 1998:** Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Ann. Zool. Fennici* 35, 67-77.
- Fowlie M., Krüger O., 2003:** The evolution of plumage polymorphism in birds of prey and owls: the apostatic selection hypothesis revisited. *J. Evol. Biol.* 16, 577-583.
- Galeotti P. et al., 2003:** Colour polymorphism in birds: causes and functions. *J. Evol. Biol.* 16 (2003) 635–646.
- Garland et al., 2002:** program PDAP, v. 5.0.
- Goloboff P., 1993:** program Nona, v. 2.0.
- Goloboff P. et al., 1999:** program Winclada v. 1.00.08.
- Gotmark F., 1992:** Anti-predator effect of conspicuous plumage in a male bird. *Animal Behaviour* vol. 44 (1), 51-55.
- Gotmark F., 1994:** Are bright birds distasteful? A re-analysis of H. B. Cotts data on the edibility of birds. *Journal of Avian Biology* 25, 184-197.
- Gotmark F., Hohlfalt A., 1995:** Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Congrès Evolution and population dynamics in spatially structured environments. Meeting, Amsterdam* , vol. 74, No 3, pp. 347-424 (1 p.), pp. 475-484.
- Gotmark F., 1997:** Bright plumage in the magpie: does it increase or reduce the risk of predation? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 41-49.
- Grant P., 1965:** The adaptive significance of some size trends in islands birds. *Evolution* 19, 355-367.
- Hastad O., 2003:** Plumage Colours and the Eye of the Beholder. *The Ecology of Colour and its Perception in Birds. Acta Univ. Upsaliensis. Compr. Summ. of Uppsala Dissert. from the Faculty of Science and Technology* 915. 34 p.
- Hastings I., 1994:** Manifestation of sexual selection may depend on the genetic basis of sex determination. *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 258, No. 1351, pp. 83-87.

- Heindl M., Winkler H., 2003:** Interacting effects of ambient light and plumage color. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53:153–162.
- Hoyo J. et al., 1994:** Handbook of the Birds of the World. Vol. 2 New World Vultures to Guineafowl. Lynx Edicions, Barcelona.
- Irwin R., 1994:** The Evolution of Plumage Dichromatism in the New World Blackbirds: Social Selection on Female Brightness. *The American Naturalist*, Vol. 144, No. 6, pp. 890-907
- Islam K., 1991:** Evolutionary history and speciation of the genus *Tragopan*. Ph. D. diss., Oregon State Univ., Corvallis.
- Johnsgard P., 1991:** The pheasants of the world. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Johnsgard P., 1994:** Sexual Selection and Behavior. Smithsonian Institut Press, Washington and London.
- McGraw K., 2008:** An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell Melanoma Res.* 21; 133–138.
- Kimball R., Ligon D., 1999:** Evolution of Avian Plumage Dichromatism from a Proximate Perspective. *Am. Nat.* Vol. 154, pp. 182–193.
- Kimball R. et al., 2001:** A molecular phylogeny of the peacock-pheasants (Galliformes: Polyplectron spp.) indicates loss and reduction of ornamental traits and display behaviours. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 187-198.
- Kimball R. et al., 2006:** Using molecular phylogenetics to interpret evolutionary changes in morphology and behavior in the Phasianidae. *Acta Zoologica Sinica*, 52 (Supplement): 362-365.
- Lauschmann H., 2009:** Návrh objektivizace kontrastu ptáka proti pozadí. Nепublikováno.
- Ligon D. J. et al., 1998:** Mate choice by female red junglefowl: the issues of multiple ornaments and fluctuating asymetry. *Animal Behavior*, 55, 41-50.
- McNaught M., Owens I., 2002:** Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light enviroment? *Evol. Biol.* 15, 505-514.
- Moller A., 2008:** Mating systems among European passerines: a review. *Ibis*, Volume 128 Issue 2, Pages 234 - 250
- Nadeau N. et al., 2007:** Evolution of an avian pigmentation gene correlates with a measure of sexual selection. *Proc. R. Soc. B* 274, 1807-1813.
- Olson V., Owens I., 1999:** Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 14, Issue 6, Page 236.
- Owens I., Short R., 1995:** Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Tree* 10: 44-47.
- Owens I. P., Hartley I. R., 1998:** Sexual dimorphism in birds. Why are there many different forms of dimorphism. *Proceedings of The Royal Society of London*, 265, 397-407.

**Rimlinger D., 1984.** Display behaviour of Temminck's tragopan. Journal of the World Pheasant Association 9: 19-32.

**Rohde P. et al., 1999:** Female plumage coloration in the bluethroat: No evidence for an indicator of maternal quality. The Condor 101, 96-104.

**Ryan M., Keddy-Hector A., 1992:** Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. The American Naturalist. Vol. 139, S4-S35.

**Siefferman L., 2005:** Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia Sialis*). Evolution, 59/8, 1819-1828.

**Sigurjonsdottir H., 1981.** The evolution of sexual size dimorphism in gamebirds, waterfowl and raptors. Ornis Stand. 12:249-260.

**Zahavi A., 1975:** Mate Selection-A Selection for a Handicap. J. theor. Biol. 53, 205-214.

## **7. Přílohy**

## **Příloha A. Návrh objektivizace odhadu kontrastu ptáka proti pozadí**

(autor Doc. Ing. Hynek Lauschmann, CSc.)

### **A.1 Úvodní poznámky**

Termín *kontrast* vyjadřuje nápadnost ptáka proti pozadí ve statistickém případě, tj. když pohyb ptáka je velmi pomalý a jako takový k nápadnosti ptáka nepřispívá.

Cílem této kapitoly je

- navrhnout princip kvantitativního vyjádření kontrastu mezi ptákem a pozadím,
- pro daná vstupní data specifikovat výpočetní algoritmus včetně volných parametrů.

Zdrojová data předpokládáme v podobě souboru dvojic digitálních obrazů ptáka a pozadí, splňujících následující podmínky:

- obrazy jsou reprezentativní, tj. věrně vystihují podstatné rysy svých vzorů v rámci zrakového vjemu,
- obrazy jsou vzájemně kompatibilní, pokud jde o zvolené osvětlení a barevnou škálu,
- obrazy lze uvést do vzájemně si odpovídajícího zvětšení.

Obraz pozadí předpokládáme v podobě přibližně homogenní obrazové textury. Je-li životní prostředí druhu tvořeno několika vizuálně odlišnými systémy (např. sutí a křovinami), je třeba výpočet provést pro každý typ pozadí zvlášť a výsledek získat jako vážený průměr. Přitom váhy jsou určeny relativním podílem výskytu příslušného typu pozadí v životním prostředí druhu.

Pokusy o nalezení objektivního vyjádření kontrastu (např. na principu eukleidovské vzdálenosti v RGB, apod.) nevedly k uspokojivým výsledkům. Proto byla zvolena metoda vyjádření kontrastu pomocí parametrického modelu. Volné konstanty modelu jsou optimalizovány na základě trénovacích dat, získaných jakožto odhady kontrastu několika subjektivními hodnotiteli.

### **A.2 Princip vyjádření kontrastu ptáka proti pozadí**

Intenzita vizuálního dojmu kontrastu mezi ptákem a pozadím spočívá v nápadnosti ptáka v širším zorném poli, jež je kromě ptáka tvořeno výhradně zvoleným pozadím. Situace je znázorněna na obr. A.1a. V takovém uspořádání však není intuitivně jasné, jak odhadovat kontrast výpočtem - totiž jak porovnávat část obrazu tvořenou ptákem se zbytkem obrazu tvořeným pozadím.

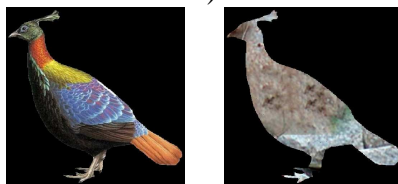
Situace se podstatně zjednoduší, když místo doplňku k ptákovi vezmeme jako jeho protějšek tu část pozadí, kterou zakrývá, jak je znázorněno na obr. A.1b. Pak máme k dispozici přirozeně spárované dvojice obrazových bodů, v nichž můžeme vyhodnocovat zvolené rozdíly mezi oběma obrazy. Postup lze opakovat mnohokrát při náhodném umístění obrazu ptáka do pozadí, čímž se zvýší objektivita výsledku. Kontrast se vyhodnocuje pouze uvnitř siluety ptáka. Body vně siluety, znázorněné v obr. A.1b černě, jsou z výpočtu vyloučeny.

### **A.3 Representace kontrastu příznaky**

Vyjádření kontrastu jediným výsledným číslem bude výsledkem optimalizace, která je popsána v odstavci A.4. Jejimi vstupními hodnotami budou tzv. *obrazové příznaky* - číselné charakteristiky obrazů. V našem případě budou příznaky voleny tak, aby nesly informaci o kontrastu, tj. vlastně o rozdílnosti obrazů ptáka a pozadí.



a)



b)

Obr. A.1: a) Příklad obrazu ptáka na zvoleném pozadí,  
b) obrazy ptáka a jím zakryté části pozadí.

Kontrast ptáka proti pozadí je tvořen především dvěma základními složkami, jež působí ve vzájemné součinnosti: *barevnou* a *strukturní*.

Označme  $R(i,j)$ ,  $G(i,j)$  a  $B(i,j)$  hodnoty červené, zelené a modré složky obrazu ve formátu RGB v obrazovém bodu  $[i, j]$ . Barevná složka kontrastu je v digitálním obrazu přítomna v podobě rozdílů  $\Delta_R$ ,  $\Delta_G$ ,  $\Delta_B$  v odpovídajících obrazových bodech obrazů ptáka a pozadí:

$$\Delta_R(i, j) = R(i, j)_{pták} - R(i, j)_{pozadí}, \quad -255 \leq \Delta_R \leq 255, \quad (\text{A.1})$$

analogicky pro  $G$  a  $B$ . Vedle rozdílů jasu v jednotlivých barvách můžeme použít mj. i rozdíl "třírozměrný", vyjádřený eukleidovskou barevnou vzdáleností

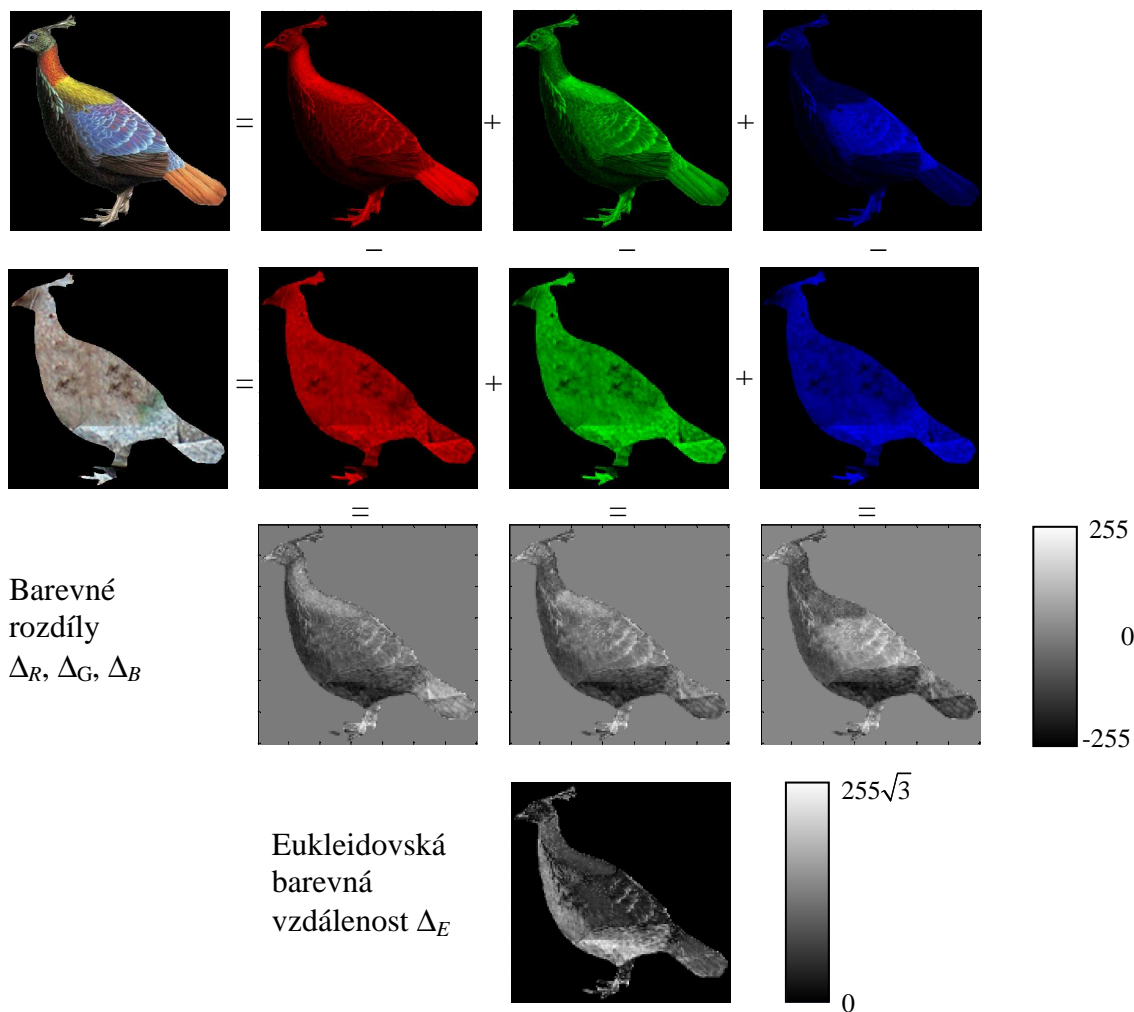
$$\Delta_E(i, j) = \sqrt{\Delta_R^2(i, j) + \Delta_G^2(i, j) + \Delta_B^2(i, j)}, \quad 0 \leq \Delta_E \leq 255\sqrt{3}. \quad (\text{A.2})$$

Příklad barevných rozdílů je demonstrován v obrazové reprezentaci v obr. A.2.

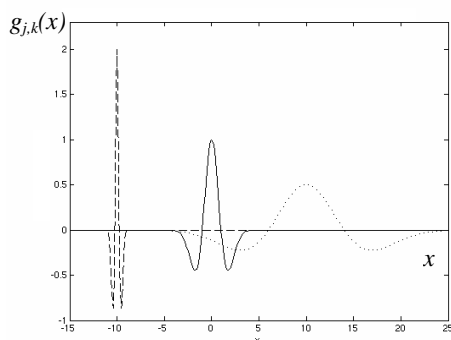
Struktura obrazu spočívá v plošném rozložení barev. Strukturní aspekt kontrastu je tvořen rozdíly v uspořádání barev do linií a skvrn nejrůznějších velikostí, tvarů a orientací, jakož i ve vzájemném uspořádání těchto objektů. Mnohotvárnost zdrojů strukturní informace nelze v celé šíři vystihnout jediným univerzálním přístupem. Pro konkrétní typy struktur je nezbytné konstruovat specifické analytické a databázové prostředky. V základním vstupu je možno se omezit pouze na velikost barevně sourodých objektů. Vhodným nástrojem pro takový záměr je vlnková transformace (dekompozice) obrazu [1].

Transformace, k nimž patří i vlnková, spočívají v náhradě objektu (funkce, diskrétního záznamu, obrazu, aj.) souborem koeficientů, jejichž prostřednictvím je objekt vyjádřen jako lineární kombinace prvků báze. Různé transformace - algebraická, spektrální (Fourierova), aj. - se liší pouze zvolenou bází rozkladu. Báze vlnkové transformace je odvozena od vlnky (wavelet), lokální oscilace zvoleného typu. Bázi tvoří množina vlnek, které vznikly ze základní vlnky posunutím a roztahením, jak je znázorněno na obr. A.3.





Obr. A.2: Reprezentace barevné složky kontrastu rozdíly jasů v RGB a eukleidovskou barevnou vzdáleností (hodnoty jsou znázorněny obrazem v šedotónové jasové škále).



Obr. A.3: Příklad bázové vlnky v různých polohách a roztaženích.

Dekompozice probíhá sekvenčně tak, že obraz je převzorkován vždy na poloviční rozlišení, přičemž ztracená informace je vyjádřena prostřednictvím vlnkových koeficientů. Ukázka rozkladu obrazu je znázorněna na obr. A.4. Postupným hrubnutím rozlišení se ztrácejí detaily, předmětem vyjádření se stávají větší a větší objekty původní struktury obrazu. Tak - v sérii úrovní rozkladu - je do analýzy vnesena strukturní informace.

Vlnková dekompozice obrazu rozlišuje detaily v horizontálním, vertikálním a diagonálním směru (obr. A.4a). Jestliže nás zajímá pouze velikost objektů, vyloučíme směr ze sledovaných

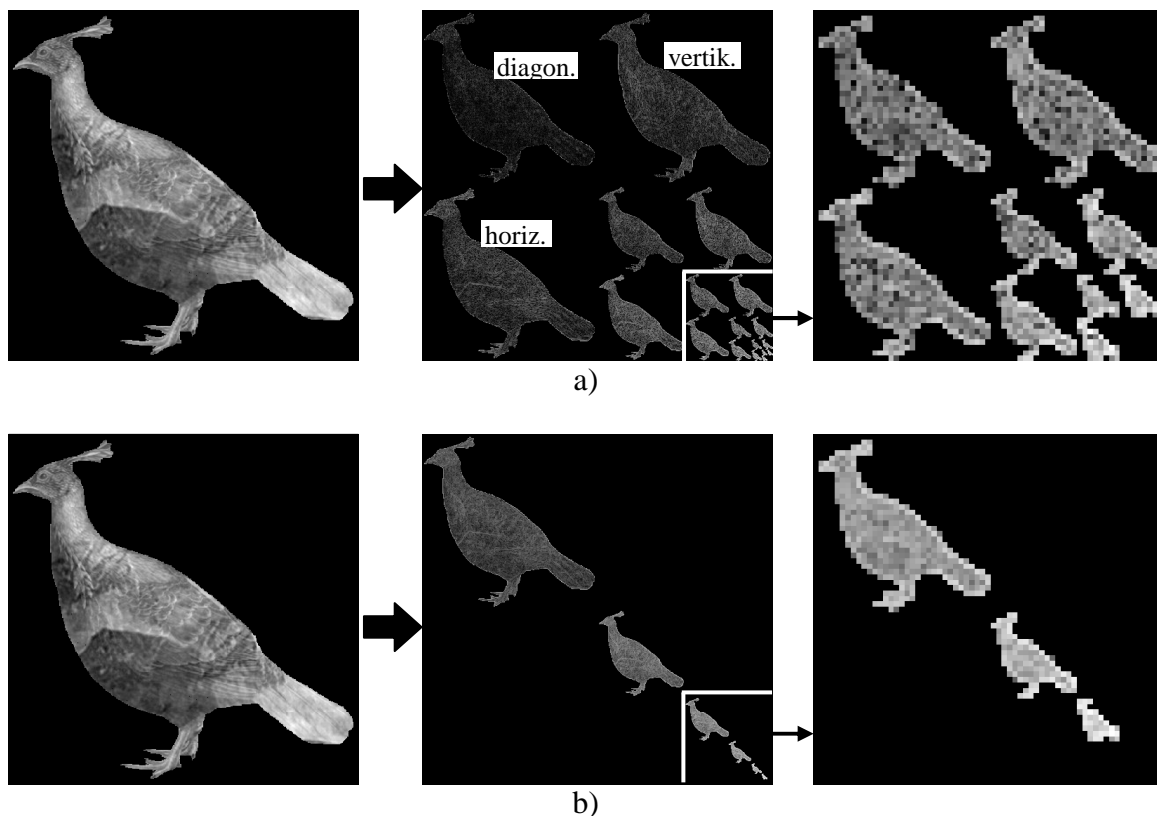
faktorů tak, že vlnkové koeficienty pro jednotlivé směry nahradíme jejich střední hodnotou (obr. A.4b).

Rozklad budeme aplikovat na čtyři matice  $\Delta_R$ ,  $\Delta_G$ ,  $\Delta_B$  a  $\Delta_E$ , representující barevný aspekt kontrastu. Vzhledem k tomu, že terminologie je zavedena pro rozklad obrazu (ač formálně může jít o dekompozici jakékoliv matice), budeme matice  $\Delta_R$ ,  $\Delta_G$ ,  $\Delta_B$  a  $\Delta_E$  nadále interpretovat jako šedotónové obrazy ve shodě se znázorněním v obr. A.2.

Celkový počet koeficientů vlnkového rozkladu, který získáme výše uvedeným postupem, je roven třetině počtu obrazových bodů vstupních obrazů. Pro výpočet jediné charakteristiky kontrastu však potřebujeme mnohem méně početnou množinu příznaků. Osvědčený postup spočívá v zastoupení každé úrovně rozkladu její energií, která je rovna střední hodnotě kvadrátu vlnkových koeficientů:

$$E(q) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^u w_{q,i}^2, \quad q = 1, 2, \dots, \quad (A.3)$$

kde  $q$  značí úroveň rozkladu a  $u$  počet bodů příslušně převzorkované siluety. Tak např. při často volených šesti úrovních rozkladu dostáváme šest příznaků kontrastu pro každý rozkládaný obraz. Jsou-li předmětem rozkladu čtyři matice  $\Delta_R$ ,  $\Delta_G$ ,  $\Delta_B$  a  $\Delta_E$ , dostáváme celkem 24 příznaků, jež spojují vyjádření barevné i strukturní složky kontrastu. Označme tento soubor příznaků  $P_k$ ,  $k = 1, \dots, m$ .



Obr. A.4: Obrazové znázornění vlnkového rozkladu šedotónového obrazu v šesti úrovních. Jas je úměrný absolutní hodnotě vlnkového koeficientu. a) Standardní rozklad s rozlišením směrů, b) koeficienty rozkladu průměrované přes směry.

## X4. Trénování

Podstatou *trénování* (používá se též termín *učení*) [2] je spojení teoretického modelu zkoumané vlastnosti s jejími známými hodnotami, tzv. *měřeními*, charakterizujícími tzv. *trénovací soubor*. Může jít o přesné hodnoty nebo odhady, které jsou v rámci daného řešení přijaty jako důvěryhodné. Trénování spočívá v optimalizaci teoretického modelu tak, aby v případech tvořících trénovací soubor dával výsledky co nejbližší hodnotám měření. V našem případě bude trénovací soubor tvořen množinou dvojic obrazů ptáka a pozadí. Měřeními budou subjektivní odhady kontrastu přiřazené trénovacím obrazovým pářům několika hodnotiteli.

Vyjádření kontrastu  $C$  budeme hledat v podobě lineární kombinace určité mocniny příznaků

$$C = \sum_{k=1}^m b_k P_k^\beta, \beta \neq 0, \quad (\text{A.4})$$

kde  $P_k$  jsou příznaky kontrastu,  $b_k$  a  $\beta$  jsou volné konstanty,  $m$  je počet příznaků. Vztah při libovolné sadě volných konstant splňuje základní podmínku, aby kontrast mezi dvěma stejnými obrazy (dle obr. 1b) byl identicky nulový. Trénování modelu spočívá v nalezení takového souboru koeficientů  $b_k$  a exponentu  $\beta$ , který minimalizuje rozdíl mezi vypočtenou hodnotou  $C$  a subjektivními odhady hodnotitelů. Podmínkou aplikace modelu je několikanásobný počet  $n$  jednotlivých odhadů kontrastu hodnotiteli oproti počtu  $m$  příznaků (tzv. *přeúčnění úlohy*, v našem případě bude  $n = 201$ ,  $m = 24$ ).

Označme  $\mathbf{P}$  matici příznaků

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} P_{1,1} & L & P_{1,m} \\ M & M & M \\ P_{n,1} & L & P_{n,m} \end{bmatrix}. \quad (\text{A.5})$$

Každý řádek matice  $\mathbf{P}$  zastupuje jedno subjektivní hodnocení, totiž hodnocenou dvojici obrazů ptáka a pozadí. Počet řádků matice je tedy roven počtu subjektivních hodnocení  $n$ , počet sloupců je roven počtu příznaků  $m$ . Umocnění matice  $\mathbf{P}$  na  $\beta$  po složkách zapíšeme

$$\mathbf{P}_{(\beta)} = \begin{bmatrix} P_{1,1}^\beta & L & P_{1,m}^\beta \\ M & M & M \\ P_{n,1}^\beta & L & P_{n,m}^\beta \end{bmatrix}. \quad (\text{A.6})$$

Dále označme  $\mathbf{C}_0$  vektor subjektivních odhadů kontrastu

$$\mathbf{C}_0 = \begin{bmatrix} C_{01} \\ M \\ C_{0n} \end{bmatrix} \quad (\text{A.7})$$

a  $\mathbf{B}$  vektor hledaných odhadů konstant

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} b_1 \\ M \\ b_m \end{bmatrix} \quad (\text{A.8})$$

Jako kritérium shody se obvykle volí minimum sumy čtverců odchylek mezi měřeními a modelovými hodnotami, tj. v našem případě mezi subjektivními odhady kontrastu  $C_0$  a modelovými hodnotami  $C$ ,

$$\sum_{i=1}^n (C_i - C_{0i})^2 \rightarrow \min. \quad (\text{A.9})$$

Tuto podmínku pro danou hodnotu parametru  $\beta$  splňuje optimalizovaný model, který je specifikován vektorem odhadů koeficientů  $B$  [3]

$$B = (P'_{(\beta)} P_{(\beta)})^{-1} P'_{(\beta)} C_0, \quad (\text{A.10})$$

kde  $^{-1}$  značí inverzi a  $'$  transpozici matice. Neznámou hodnotu konstanty  $\beta$  je nutno odhadnout numericky.

Ve finálním modelu se jednotlivé příznaky uplatňují s odlišnou mírou statistické významnosti. Ty z nich, které na výslednou hodnotu kontrastu nemají vliv, je vhodné vyloučit. K tomu je vhodným prostředkem testování hypotézy o hodnotě koeficientu  $b_k$ . Testujeme hypotézu  $H_0: b_k = 0$  proti alternativě  $H_1: b_k \neq 0$ . Testovým kritériem je statistika  $t$  se Studentovým rozdělením [3]

$$t_k = c_k \left( \frac{\sum_{i=1}^n (C_{0i} - C_i)^2}{n - m - 2} \left( (P'_{(\beta)} P_{(\beta)})^{-1} \right)_{k,k} \right)^{-1/2}. \quad (\text{A.11})$$

Jestliže absolutní hodnota statistiky  $t_k$  je menší než kritická hodnota na zvolené hladině významnosti  $\alpha$  pro  $n - m - 2$  stupňů volnosti,

$$|t_k| < t_{1-\alpha/2}(n - m - 2), \quad (\text{A.12})$$

hypotézu  $H_0$  nelze zamítnout a příznak  $P_k$  by měl být vyloučen. Následně se provede nová optimalizace modelu podle vztahu (A.10) pouze s příznaky, které test nevyloučil.

Výběr příznaků pro konečný model může být interpretován se zřetelem k barvám a dimenzionálním úrovním (velikosti texturních elementů či barevně sourodých oblastí), jež významně přispívají k celkovému kontrastu.

## A.5 Aplikace

### Trénovací soubor

Pro trénování byly vybrány obrazy 67 ptáků a 8 pozadí. Obrazy ptáků byly naskenovány z publikace [4], zdrojem obrazů pozadí je [5]. Rozlišení obrazů pozadí bylo sjednoceno na 1600 x 1000 pixelů. K dosažení souměřitelného zvětšení musely být některé motivy pozadí cyklicky replikovány. Obrazy ptáků byly převedeny na takové rozlišení, aby velikost ptáka korespondovala s velikostí motivů pozadí. Přehled trénovacích obrazů je uveden v ????.

V naskenovaných obrazech ptáků jsou přítomny poruchy a komplikace, mj.

- nezřetelný obrys světlých oblastí ptáka,
- místy ztmavlé pozadí lemující obrys ptáka,
- přidáný objekt (větev pod pařáty).

Protože postup vyžaduje přesně definovanou siluetu ptáka, byly obrazy ptáků upraveny kombinací manuálních a automatických operací do podoby s černým pozadím, jak je znázorněno na obr. A.1b. Pak je silueta ptáka vymezena jednoznačně souvislým černým okolím, doplněným případně izolovanou oblastí mezi pařáty.

Pro trénování byla navržena sada 67 dvojic pták - pozadí. Zvolená pozadí představují dominantní životní prostředí jednotlivých druhů. Přehled trénovacích dvojic je obsažen v tabulce A.1.

### Subjektivní odhady kontrastu

Zdrojem dat pro trénování finálního modelu jsou subjektivní odhady kontrastu na trénovacím souboru. Tři nezávislí hodnotitelé byli požádáni, aby vyjádřili kontrast ptáků oproti pozadí dvěma čísly z intervalu 0 až 100. První číslo vyjadřuje barevný aspekt kontrastu, druhé číslo aspekt texturní. Teoretické hodnoty 0 přísluší obrazu ptáka, který s pozadím dokonale splývá, tj. je vybarven resp. texturován stejně jako odpovídající oblast pozadí. Teoretické hodnoty 100 jsou přiřazeny maximálnímu možnému kontrastu, který intuitivně spojujeme s černým ptákem na bílém pozadí nebo naopak. Číslo vyjadřující příslušný aspekt kontrastu může být interpretováno jako procentuální relace daného případu k možnému maximu. Výsledky subjektivních hodnocení shrnuje tabulka A.1.

Odhady hodnotitelů se v některých případech i velmi podstatně liší. To není na škodu věci - vypovídá to mj. o skutečně dosažené nezávislosti. Určitý počet omylů, projevujících se jako odlehle hodnoty, eliminuje následující procedura trénování.

Č.	Druh	Pozadí	Hodnotitel 1		Hodnotitel 2		Hodnotitel 3		Model
			barev.	text.	barev.	text.	barev.	text.	
1	Acryllium_vulturinum	savana_zluta	80	60	60	45	30	10	62
2	Afropavo_congensis_M	prales	97	20	56	30	36	5	64
3	Agelastes_meleagrides	trava_hruba	70	60	62	58	50	30	44
4	Agelastes_niger	prales	38	18	18	9	10	5	38
5	Agriocharis_ocellata_M	trava_hruba	35	18	53	15	20	7	55
6	Alectoris_rufa	hneda_trava	46	30	42	48	24	20	28
7	Arborophila_ardens	prales	62	60	56	47	18	12	31
8	Arborophila_torqueola_M	kroviny	45	27	27	12	22	6	33
9	Argusianus_argus_M	prales	86	62	56	23	36	9	66
10	Bambusicola_thoracica	kroviny	72	70	55	63	48	48	50
11	Bonasa_bonasia_M	prales	32	45	42	37	18	9	29
12	Callipepla_squamata	savana_zluta	35	15	35	12	15	5	42
13	Catreus_wallichii_M	trava_hruba	52	48	34	30	48	15	50
14	Coturnix_japonica	hneda_trava	38	15	24	29	9	10	35
15	Crossoptilon_auritum	kroviny	55	65	65	57	60	45	65
16	Crossoptilon_crossoptilon	balvany	75	65	76	60	12	45	74
17	Cyrtonyx_ocellatus_M	hneda_trava	55	40	41	45	24	25	37
18	Excalfactoria_chinensis_M	trava_jemna	65	60	56	55	35	15	46
19	Falciennis_falciennis_M	prales	25	50	31	39	12	9	23
20	Francolinus_francolinus_M	trava_jemna	75	50	55	53	30	10	46
21	Francolinus_gularis	trava_jemna	45	40	35	35	20	10	38
22	Francolinus_pintadeanus_M	trava_hruba	31	65	52	52	30	18	46
23	Francolinus_pondicerianus	trava_hruba	20	25	33	40	15	11	41
24	Gallus_sonneratii_M	kroviny	70	40	54	12	57	6	50
25	Guttera_pucherani	savana_zluta	65	70	60	55	31	10	57

26	Haematortyx_sanguinceps_M	kroviny	78	55	53	52	44	26	47
27	Chrysolophus_amherstiae_M	kroviny	92	85	80	84	86	62	68
28	Chrysolophus_pictus_M	kroviny	98	80	90	77	95	60	81
29	Lagopus_lagopus_M	snih	35	35	26	35	11	10	15
30	Lophophorus_impejanus_M	balvany	85	55	85	45	70	5	79
31	Lophortyx_gambelii_M	savana_zluta	55	40	51	45	10	8	44
32	Lophura_bulweri_M	prales	90	73	85	77	78	55	98
33	Lophura_diardi_F	prales	55	46	56	37	34	8	55
34	Lophura_diardi_M	prales	80	65	75	47	53	9	59
35	Lophura_erythrophtalma_F	prales	35	40	53	8	30	5	52
36	Lophura_erythrophtalma_M	prales	60	68	56	12	42	9	49
37	Lophura_ignita_M	prales	92	70	77	56	58	14	77
38	Lophura_leucomelanos_F	kroviny	25	20	20	7	10	4	43
39	Lophura_leucomelanos_M	kroviny	60	58	52	55	32	45	45
40	Lophura_nycthemera	prales	95	75	92	90	88	56	83
41	Lophura_swinhooi_M	prales	76	77	78	61	65	30	82
42	Oreortyx_pictus	kroviny	38	35	49	38	22	8	38
43	Pavo_cristatus	kroviny	86	45	63	50	60	26	47
44	Perdicula_erythrorhyncha_M	trava_hruba	45	45	45	25	18	8	35
45	Phasianus_colchicus	trava_hruba	25	15	30	9	35	5	22
46	Polyplectron_emphanum	prales	75	42	60	33	45	8	49
47	Polyplectron_inopinatum	prales	70	35	22	6	15	5	33
48	Polyplectron_schleiermacheri_M	prales	40	36	24	9	15	5	18
49	Pternistis_adpersus	savana_zluta	40	25	38	25	15	8	36
50	Pternistis_capensis	kroviny	15	15	7	5	10	3	29
51	Pternistis_griseostriatus	kroviny	28	27	28	12	20	8	34
52	Pternistis_leucoscepus	trava_jemna	70	30	50	30	30	7	37
53	Pternistis_natalensis	kroviny	20	25	10	8	10	5	24
54	Pternistis_swainsonii	trava_jemna	50	20	30	15	15	7	49
55	Pternistis_swierstrai	trava_hruba	30	55	53	62	20	26	37
56	Pucrasia_macrolopha_M	kroviny	32	33	33	25	15	8	42
57	Rollulus_rouloul_F	prales	30	31	38	17	17	8	33
58	Rollulus_rouloul_M	prales	65	30	53	18	50	8	45
59	Syrmaticus_elliotti	prales	82	78	77	63	58	32	70
60	Syrmaticus_mikado	kroviny	65	48	35	45	32	26	56
61	Syrmaticus_reevesii	trava_hruba	80	75	75	38	65	30	74
62	Tetrao_parvirostris	prales	28	28	27	8	15	5	50
63	Tetrao_urogallus	prales	45	25	42	9	20	5	55
64	Tetraogallus_tibetanus	snih	55	25	33	30	11	6	45
65	Tragopan_caboti	kroviny	73	72	73	74	50	50	68
66	Tragopan_temminckii	kroviny	96	50	91	52	75	7	94
67	Tympanuchus_cupido_M	hneda_trava	35	25	15	25	8	15	24

Tabulka A.1: Výsledky hodnocení trénovacího souboru třemi hodnotiteli a optimalizovaným modelem.

### Trénování

Zatímco v teoretickém modelu jsou barevná a texturní složka kontrastu sloučeny do společných příznaků, v subjektivním hodnocení byly odděleny do dvou nezávislých charakteristik. Označme je  $C_{0,bar}$  a  $C_{0,teA}$ . Jejich sloučení do společného ukazatele není evidentní. Proto zavedeme poslední volný parametr modelu  $\alpha$ , jehož prostřednictvím

vyjádříme sloučení obou složek do společné hodnoty podle vztahu

$$C_0 = \alpha C_{0,bar} + (1-\alpha)C_{0,tex} \quad . \quad (A.13)$$

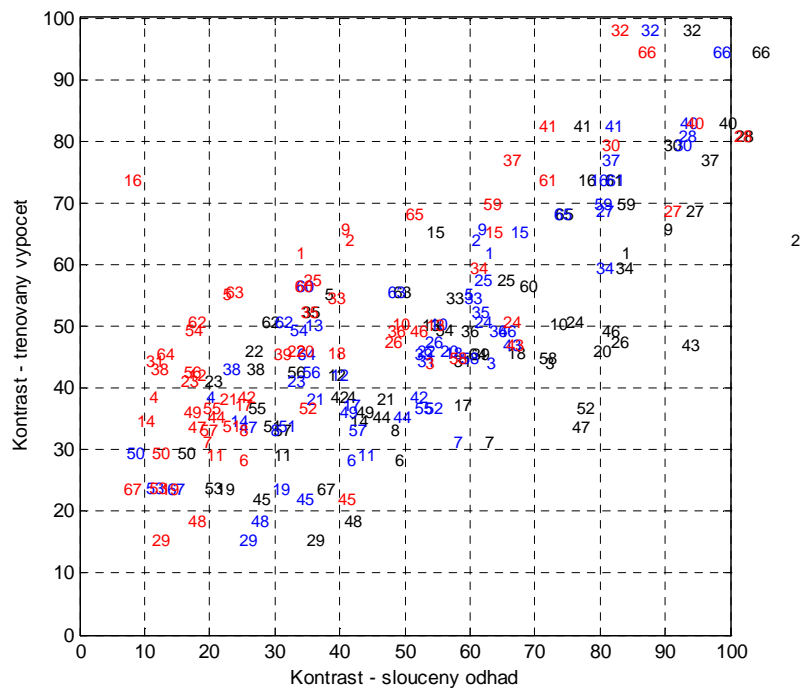
Protože součet obou koeficientů je roven jedné, zůstává definiční obor kontrastu  $C_0$  nezměněn, tj. je teoreticky definován intervalem  $\langle 0, 100 \rangle$ . Vzhledem k náhodné povaze subjektivních odhadů však sloučená hodnota může padnout i mimo tento interval. Konstantu  $\alpha$  odhadujeme numericky spolu s konstantou  $\beta$ .

Při celkovém počtu  $3 \times 67 = 201$  měření (vyhodnocených trénovacích párů pták - pozadí) je úloha o 24 příznacích dostatečně přeuročena. Výpočet byl proveden v prostředí Matlab s využitím modulů výpočetního systému pro texturní fraktografii [6], vytvořeného na Katedře materiálů Fakulty jaderné a fyzikálně inženýrské ČVUT v Praze.

Optimalizovaný model je popsán parametry  $\beta = 0.30$ ,  $\alpha = 1.16$ . Z původních 24 příznaků zůstalo ve finálním modelu 16, jim příslušné koeficienty  $b_k$  jsou uvedeny v tabulce A.2.

Úroveň rozkladu	Rozklad $\Delta_R$	Rozklad $\Delta_G$	Rozklad $\Delta_B$	Rozklad $\Delta_E$
1	9.6939	5.9579	-9.2317	10.4296
2	19.8209	-47.1187	26.5299	
3	-41.1743	90.7894		-42.1737
4		-108.6245		85.9560
5		174.0402		-145.2702
6	200.5718	-239.6574		

Tabulka A.2: Významné příznaky a jim příslušné koeficienty  $b_k$  optimalizovaného modelu.



Obr. A.5: Grafické znázornění shody modelu a sloučeného odhadu subjektivních hodnotitelů (viz vztah A.13). Barva odlišuje tři hodnotitele, číslo udává pořadí trénovací dvojice v tabulce A.1.

Modelové hodnoty kontrastu pro jednotlivé položky trénovacího souboru jsou uvedeny v posledním sloupci tabulky A.1. Kvalita modelu je demonstrována v obr. A.5. Rozložení bodů kolem diagonály grafu (přímky vyjadřující dokonalou shodu) svědčí o dobrém splnění záměru trénování. Koeficient korelace mezi modelovým kontrastem a sloučeným výsledkem subjektivního hodnocení je 0.726.

Shoda modelu s odhady hodnotitelů je demonstrována v obr. A.6. Ve vztahu k odhadu barevné složky kontrastu (obr. A.6a) je situace téměř stejná jako v případě sloučené charakteristiky znázorněné v obr. A.5. Korelační koeficient je jen o málo menší (0.722). Zahrnutí odhadu texturní složky kontrastu vedlo k určitému zlepšení, jelikož model trénovaný pouze na odhadu barevné složky kontrastu vede ke koeficientu korelace 0.679. Samotné odhady texturní složky kontrastu však vykazují mnohem slabší vazbu s modelovými hodnotami, jak je patrné z obr. A.6b a z hodnoty koeficientu korelace mezi oběma veličinami 0.448.

## A.6 Závěrečné poznámky

V rámci aplikace na trénovacích datech (souboru 67 dvojic obrazů pták - pozadí hodnoceném nezávisle třemi osobami) byla prokázána objektivní vazba mezi souborem zvolených charakteristik kontrastu a odhadem kontrastu subjektivními hodnotiteli.

Model získaný trénováním implementuje podstatné aspekty subjektivního vizuálního odhadu kontrastu, současně však odhad plně objektivizuje.

Obecnější použitelnost modelu je ovlivněna dvěma okolnostmi:

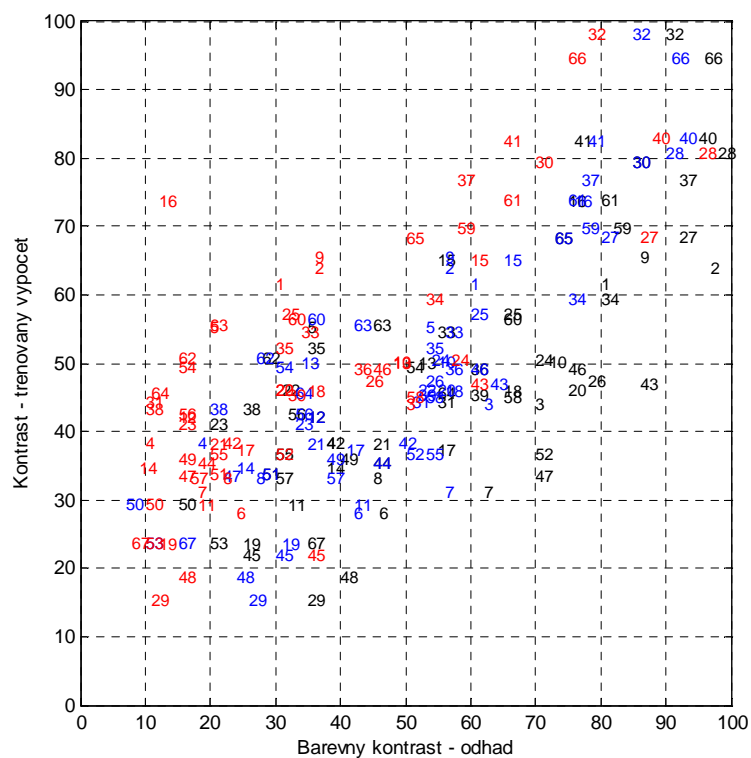
- model je použitelný pouze pro případy, jež zvolený trénovací soubor dobře reprezentuje. To se týká jak výběru ptačích druhů a pozadí, tak i charakteru jejich obrazů. Pokud by měly být použity obrazy z různých zdrojů, je nezbytné v nich sjednotit obrazovou reprezentaci skutečnosti.
- kvalita modelu je podstatně ovlivněna kompetencí subjektivních hodnotitelů.

Doporučený další postup by měl začít detailním průzkumem shody modelových hodnot a vstupních subjektivních odhadů, jakož i těchto odhadů mezi sebou navzájem. Přitom hodnotitelé mají možnost porozumět zdrojům předchozích chyb a zlepšit kvalitu svých odhadů. Opakování procedury pak s velkou pravděpodobností povede k homogennějším a skutečností lépe motivovaným subjektivním odhadům, jejichž výsledkem nutně bude kvalitnější finální model.

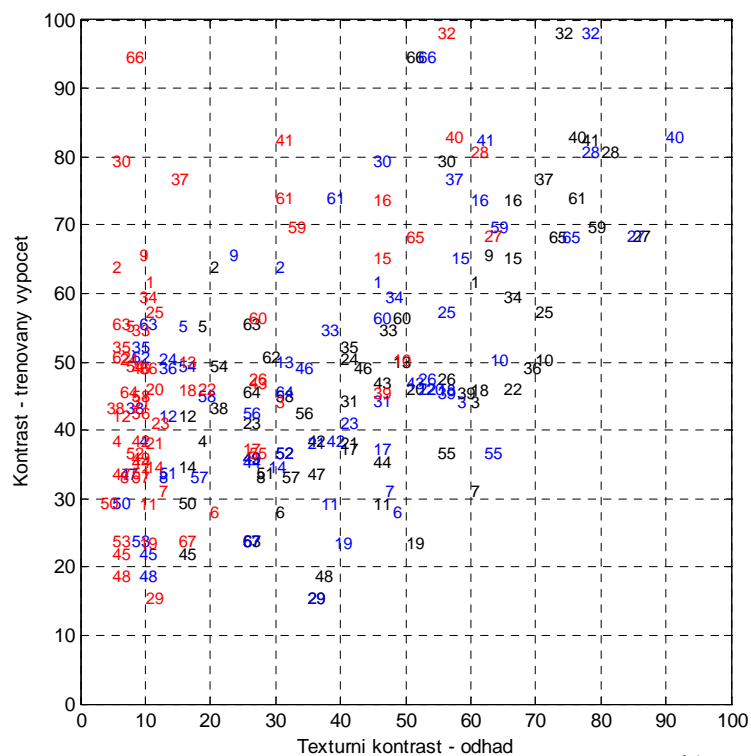
Soubor zvolených obrazových příznaků byl navržen ad hoc bez zvláštního zřetele k tomu, že objektem hodnocení jsou obrazy ptáků. Alternativou by byl podstatně pracnější postup založený na barevné a strukturální analýze regií.

Konečně, je třeba uvážit, do jaké míry je statická analýza kontrastu obecně platná pro řešení dané problematiky. Pohyb ptáka na pozadí podstatně až kriticky zvyšuje jeho nápadnost. Tento efekt by v prvním přiblížení mohl být podchycen redukcí vypočteného kontrastu se zřetelem k pohyblivosti jednotlivých druhů.





a)



b)

Obr. A.6: a) Shoda modelu s odhady barevné složky kontrastu hodnotiteli, b) shoda modelu s odhady texturní složky kontrastu hodnotiteli.

## **Literatura**

1. Matlab Wavelet Toolbox (manuál k programu). The Math Works, Inc., 2005.
2. Schlesinger M. I., Hlaváč V.: Deset přednášek z teorie statistického a strukturního rozpoznávání. Vydavatelství ČVUT, Praha 1999, 521 s.
3. Bakytová H., Hátle J., Novák I., Urgon M. Statistická indukce pro ekonomy. SNTL – Alfa, Praha – Bratislava 1986, 344 s.
4. Hoyo J. et al., 1994: Handbook of the Birds of the World. Vol. 2 New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona.
6. Lauschmann H., Goldsmith N.: Textural Fractography of Fatigue Fractures. Fatigue Crack Growth: Mechanics, Behavior and Prediction. Nova Science Publishers, 2009, s.125-166.

## Příloha B: Barevné znaky a jejich hodnocení.

Bylo hodnoceno (binárně kódováno) 48 znaků pro barvu a 29 znaků pro skvrnitost. Tyto znaky byly vytvořeny kombinacemi následujících prvků.

### A) Oblasti těla

hlava	křídla a záda
krk	ocas
břicho	

### B) Barvy



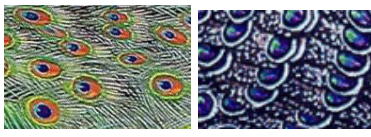

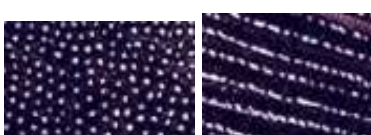

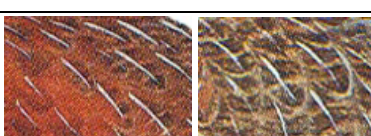



bílá	hnědá
bledá	modrá
žlutá	kovová
oranžová	šedá
červená	černá
skořicová	

### Poznámka k barvám:

Pro hodnocení byly zvoleny barvy, které se na ptácích skutečně vyskytovaly. Barva *bledá* znamená velmi světlý a nevýrazný odstín hnědé. *Kovové zbarvení* je vytvořené lomem či odrazem světla na strukturách pera (Gill, 1990).

### C) Skvrny

Za skvrnu je považována oblast, jejíž zbarvení se nápadně odlišuje od pozadí. Skvrna může být celá vytvořena *jen na jednom peru* (oko, perličky) nebo sestavena z *většího počtu per* (čepička).

skvrna na jednom peru		skvrny z více per	
lem		čepička	
oka		hrdelní skvrna	
perličky		límeček	
pruh podélný (v ose pera)		proužek	
pruh příčný (napříč osy pera)		složitý vzor	

## Příloha C. Názvy zkoumaných druhů

Zkratka	Plný název	Fylogenetická příslušnost v mé práci	Nejčastější tradiční fylogenetická příslušnost
AcryVult	<i>Acryllium vulturinum</i>	perličky	perličky
AfroCong	<i>Afropavo congensis</i>	pávi	pávi
AgelMele	<i>Agelastes meleagrides</i>	perličky	perličky
AgelNige	<i>Agelastes niger</i>	perličky	perličky
AgriOcel	<i>Agriocharis ocellata</i>	krocani	krocani
AlecBarb	<i>Alectoris barbara</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecGrae	<i>Alectoris graeca</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecChuk	<i>Alectoris chukar</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecMagn	<i>Alectoris magna</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecMela	<i>Alectoris melanocephala</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecPhil	<i>Alectoris philbyi</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AlecRufa	<i>Alectoris rufa</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
AmmoHeyi	<i>Ammoperdix heyi</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
ArboTorq	<i>Arborophila torqueola</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
ArguArgu	<i>Argusianus argus</i>	bažanti	bažanti
BambThor	<i>Bambusicola thoracica</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>
BonaBona	<i>Bonasa bonasia</i>	tetřevi	tetřevi
BonaSewe	<i>Bonasa sewerzowi</i>	tetřevi	tetřevi
BonaUmbe	<i>Bonasa umbellus</i>	tetřevi	tetřevi
CallSqua	<i>Callipepla squamata</i>	křepeli	křepeli
CaloOcul	<i>Caloperdix oculus</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
CatrWall	<i>Catreus wallichii</i>	bažanti	bažanti
CentUrop	<i>Centrocercus urophasianus</i>	tetřevi	tetřevi
CentMini	<i>Centrocercus minimus</i>	tetřevi	tetřevi
ColiCris	<i>Colinus cristatus</i>	křepeli	křepeli
ColiVirg	<i>Colinus virginianus</i>	křepeli	křepeli
CotuCotu	<i>Coturnix coturnix</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
CotuJapo	<i>Coturnix japonica</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
CotuPect	<i>Coturnix pectoralis</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
CotuYpsi	<i>Coturnix ypsilophora</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
CrosAuri	<i>Crossoptilon auritum</i>	bažanti	bažanti
CrosCros	<i>Crossoptilon crossoptilon</i>	bažanti	bažanti
CrosMant	<i>Crossoptilon mantchuricum</i>	bažanti	bažanti
CyrtMont	<i>Cyrtonyx montezumae</i>	křepeli	křepeli
DactThor	<i>Dactylortyx thoracicus</i>	křepeli	křepeli
DendObsc	<i>Dendragapus obscurus</i>	tetřevi	tetřevi
DendMacr	<i>Dendrortyx macroura</i>	křepeli	křepeli
ExcaChin	<i>Excalfactoria chinensis</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
FalcCana	<i>Falcipecten canadensis</i>	tetřevi	tetřevi
FalcFalc	<i>Falcipecten falcipecten</i>	tetřevi	tetřevi
FranFran	<i>Francolinus francolinus</i>	větev <i>Francolinus</i>	frankolíni uvnitř koroptví
FranGula	<i>Francolinus gularis</i>	větev <i>Francolinus</i>	frankolíni uvnitř koroptví
FranPict	<i>Francolinus pictus</i>	větev <i>Francolinus</i>	frankolíni uvnitř koroptví
FranPint	<i>Francolinus pintadeanus</i>	větev <i>Francolinus</i>	frankolíni uvnitř koroptví
FranPond	<i>Francolinus pondicerianus</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
GallSpad	<i>Galloperdix spadicea</i>	"skupina nejbazálnějších koroptví"	koroptve
GallGall	<i>Gallus gallus</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>
GallLafa	<i>Gallus lafayetii</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>
GallSonn	<i>Gallus sonneratii</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>
GallVari	<i>Gallus varius</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>	větev <i>Gallus</i> + <i>Bambusicola</i>
GuttPlum	<i>Guttera plumifera</i>	perličky	perličky
GuttPuch	<i>Guttera pucherani</i>	perličky	perličky

HaemSang	<i>Haematortyx sanguiniceps</i>	"skupina nejbazálnějších koroptví"	koroptve
ChryAmhe	<i>Chrysolophus amherstiae</i>	bažanti	bažanti
ChryPict	<i>Chrysolophus pictus</i>	bažanti	bažanti
IthaCrue	<i>Ithaginis cruentus</i>	bažanti	bažanti
LagoLago	<i>Lagopus lagopus</i>	tetřevi	tetřevi
LagoLeuc	<i>Lagopus leucurus</i>	tetřevi	tetřevi
LagoMutu	<i>Lagopus mutus</i>	tetřevi	tetřevi
LerwLerw	<i>Lerwa lerwa</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
LophImpe	<i>Lophophorus impejanus</i>	bažanti	bažanti
LophLhuy	<i>Lophophorus lhuyssii</i>	bažanti	bažanti
LophScla	<i>Lophophorus sclateri</i>	bažanti	bažanti
LophCali	<i>Lophortyx californica</i>	křepeli	křepeli
LophDoug	<i>Lophortyx douglasii</i>	křepeli	křepeli
LophGamb	<i>Lophortyx gambelii</i>	křepeli	křepeli
LophBulw	<i>Lophura bulweri</i>	bažanti	bažanti
LophDiar	<i>Lophura diardi</i>	bažanti	bažanti
LophEdwa	<i>Lophura edwardsi</i>	bažanti	bažanti
LophEryt	<i>Lophura erythrophthalma</i>	bažanti	bažanti
LophHati	<i>Lophura hatinhensis</i>	bažanti	bažanti
LophIgni	<i>Lophura ignita</i>	bažanti	bažanti
LophImpe	<i>Lophura imperialis</i>	bažanti	bažanti
LophInor	<i>Lophura inornata</i>	bažanti	bažanti
LophLeuc	<i>Lophura leucomelanos</i>	bažanti	bažanti
LophNyct	<i>Lophura nycthemera</i>	bažanti	bažanti
LophSwin	<i>Lophura swinhoii</i>	bažanti	bažanti
MargMada	<i>Margaroperdix madagarensis</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
MelaNige	<i>Melanoperdix nigra</i>	"skupina nejbazálnějších koroptví"	koroptve
MeleGall	<i>Meleagris gallopavo</i>	krocani	krocani
NumiMele	<i>Numida meleagris</i>	perličky	perličky
OdonGuja	<i>Odontophorus gujanensis</i>	křepeli	křepeli
OphrSupe	<i>Ophrysia superciliosa</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
OreoPict	<i>Oreortyx pictus</i>	křepeli	křepeli
PavoCris	<i>Pavo cristatus</i>	pávi	pávi
PavoMuti	<i>Pavo muticus</i>	pávi	pávi
PeliAlbo	<i>Peliperdix albogularis</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
PeliCoqu	<i>Peliperdix coqui</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
PeliLath	<i>Peliperdix lathami</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
PeliSeph	<i>Peliperdix sephaena</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
PeliSchl	<i>Peliperdix schlegelii</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
PerdAsia	<i>Pedicula asiatica</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
PerdDauu	<i>Perdix dauurica</i>	větev Perdix - krocan - tetřevi	koroptve
PerdPerd	<i>Perdix perdix</i>	větev Perdix - krocan - tetřevi	koroptve
PhasColc	<i>Phasianus colchicus</i>	bažanti	bažanti
PhasVers	<i>Phasianus versicolor</i>	bažanti	bažanti
PhilFasc	<i>Philortyx fasciatus</i>	křepeli	křepeli
PolyBica	<i>Polyplectron bicalcaratum</i>	pávi	pávi
PolyEmph	<i>Polyplectron emphanum</i>	pávi	pávi
PolyGerm	<i>Polyplectron germaini</i>	pávi	pávi
PolyChal	<i>Polyplectron chalcurum</i>	pávi	pávi
PolyInop	<i>Polyplectron inopinatum</i>	pávi	pávi
PolyMala	<i>Polyplectron malacense</i>	pávi	pávi
PolySchl	<i>Polyplectron schleiermacheri</i>	pávi	pávi
PterAdsp	<i>Pternistis adspersus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterAfer	<i>Pternistis afer</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterAhan	<i>Pternistis ahantensis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterBica	<i>Pternistis bicalcaratus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví

PterCame	<i>Pternistis camerunensis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterCape	<i>Pternistis capensis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterCast	<i>Pternistis castaneicollis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterClap	<i>Pternistis clappertoni</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterErck	<i>Pternistis erckelii</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterGris	<i>Pternistis griseostriatus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterHart	<i>Pternistis hartlaubi</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterHarw	<i>Pternistis harwoodi</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterHild	<i>Pternistis hildebrandti</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterIcte	<i>Pternistis icterorhynchus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterJack	<i>Pternistis jacksoni</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterLeuc	<i>Pternistis leucoscepus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterNaha	<i>Pternistis nahani</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterNata	<i>Pternistis natalensis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterNobi	<i>Pternistis nobilis</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterOchr	<i>Pternistis ochropectus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterRufo	<i>Pternistis rufopictus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterSqua	<i>Pternistis squamatus</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterSwai	<i>Pternistis swainsonii</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PterSwie	<i>Pternistis swierstrai</i>	"velká skupina koroptví"	frankolíni uvnitř koroptví
PtilPetr	<i>Ptilopachus petrosus</i>	"skupina nejbazálnějších koroptví"	koroptve
PucrMacr	<i>Pucrasia maculophya</i>	bažanti	bažanti
RheiOcel	<i>Rheinardia ocellata</i>	pávi	pávi
RhizLong	<i>Rhizothera longirostra</i>	"skupina nejbazálnějších koroptví"	koroptve
RhynCinc	<i>Rhynchortyx cinctus</i>	křepeli	křepeli
RollRoul	<i>Rollulus rouloul</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
ScleAfri	<i>Scleroptila africana</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
ScleFins	<i>Scleroptila finschi</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
ScleLeva	<i>Scleroptila levaillantii</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
ScleLevd	<i>Scleroptila levaillantoides</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
SclePsil	<i>Scleroptila psilolaema</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
ScleShel	<i>Scleroptila shelleyi</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
ScleStre	<i>Scleroptila streptophora</i>	"frankolíni sesterští k větvi <i>Gallus + Bambusicola</i> "	frankolíni uvnitř koroptví
SymElli	<i>Symaticus ellioti</i>	bažanti	bažanti
SymHumi	<i>Symaticus humiae</i>	bažanti	bažanti
SymMika	<i>Symaticus mikado</i>	bažanti	bažanti
SymReev	<i>Symaticus reevesii</i>	bažanti	bažanti
SymSoem	<i>Symaticus soemmerringii</i>	bažanti	bažanti
TetrMlok	<i>Tetrao mlokosiewiczii</i>	tetřevi	tetřevi
TetrParv	<i>Tetrao parvirostris</i>	tetřevi	tetřevi
TetrTetr	<i>Tetrao tetrrix</i>	tetřevi	tetřevi
TetrUrog	<i>Tetrao urogallus</i>	tetřevi	tetřevi
TetrAlta	<i>Tetraogallus altaicus</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
TetrHima	<i>Tetraogallus himalayensis</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
TetrTibe	<i>Tetraogallus tibetanus</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
TetrObsc	<i>Tetrao phasis obscurus</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve
TragBlyt	<i>Tragopan blythii</i>	bažanti	bažanti
TragCabo	<i>Tragopan caboti</i>	bažanti	bažanti
TragMela	<i>Tragopan melanocephalus</i>	bažanti	bažanti
TragSaty	<i>Tragopan satyra</i>	bažanti	bažanti
TragTemm	<i>Tragopan temminckii</i>	bažanti	bažanti
TympCupi	<i>Tympanuchus cupido</i>	tetřevi	tetřevi
TympPall	<i>Tympanuchus pallidicinctus</i>	tetřevi	tetřevi
TympPhas	<i>Tympanuchus phasianellus</i>	tetřevi	tetřevi
XenoUdzu	<i>Xenoperdix udzungwensis</i>	"velká skupina koroptví"	koroptve

## Příloha D. Korelace prvků zbarvení (RDA) s ordinačními osami

Tab. D.1. Korelace všech prvků zbarvení (regia samců, RDA) s 1. a 2. ordinační osou

První osa vysvětluje 3,30 % a druhá 1,95 % variability.

Seřazeno podle korelace s první ordinační osou			Seřazeno podle korelace s druhou ordinační osou		
Prvek zbarvení	Zkratka	První osa	Prvek zbarvení	Zkratka	Druhá osa
Chocholka	crow nesM	-0,367	Hnědé zbarvení na křídlech	wngC IBrM	-0,298
Kovové zbarvení na bříše	belC IMeM	-0,342	Podélný pruh na peří křídel	wngP tBgM	-0,272
Oka na perech křídel	wngP tEyM	-0,304	Skořicové zbarvení na hlavě	heaC ICnM	-0,256
Červené zbarvení na hlavě	heaC IReM	-0,284	Příčné pruhování per na ocase	taiP tFrM	-0,217
Kovové zbarvení na hlavě	heaC IMeM	-0,279	Hnědé zbarvení na ocase	taiC IBrM	-0,199
Červené zbarvení na bříše	belC IReM	-0,275	Perličky na perech krku	nckS ptsM	-0,180
Oka na perech ocasu	taiP tEyM	-0,267	Bledé zbarvení na hlavě	heaC IPaM	-0,177
Kovové zbarvení na křídlech	wngC IMeM	-0,256	Podélný pruh na peří na bříše	belP tBgM	-0,151
Červené zbarvení na křídlech	wngC IReM	-0,249	Lemy na perech na křídlech	wngP tEgM	-0,143
Holá kůže na hlavě	skin hedM	-0,217	Kovové zbarvení na hlavě	heaC IMeM	-0,140
Skořicové zbarvení na křídlech	wngC ICnM	-0,180	Hnědé zbarvení na hlavě	heaC IBrM	-0,128
Lemy na perech na křídlech	wngP tEgM	-0,172	Kovové zbarvení na bříše	belC IMeM	-0,124
Modré zbarvení na hlavě	heaC IBIM	-0,166	Skořicové zbarvení na bříše	belC ICnM	-0,124
Bílé zbarvení na křídlech	wngC IWhM	-0,143	Lemy na perech na bříše	belP tEgM	-0,120
Proužek na krku	heaP tStM	-0,138	Kovové zbarvení na křídlech	wngC IMeM	-0,117
Modré zbarvení na křídlech	wngC IBIM	-0,115	Perličky na perech křídel	wngP tSpM	-0,103
Lemy na perech na ocase	taiP tEgM	-0,101	Oka na perech ocasu	taiP tEyM	-0,097
Perličky na perech břicha	belP tSpM	-0,093	Oranžové zbarvení na křídlech	wngC IOrM	-0,097
Modrý oční kroužek	heaR gBIM	-0,091	Chocholka	crow nesM	-0,096
Žluté zbarvení na hlavě	heaC IYeM	-0,088	Šedé zbarvení na bříše	belC IGrM	-0,094
Černé zbarvení na křídlech	wngC IBkM	-0,082	Modré zbarvení na křídlech	wngC IBIM	-0,093
Perličky na perech ocasu	taiP tSpM	-0,082	Příčné pruhování per na krku	nckF rngM	-0,093
Lemy na perech na bříše	belP tEgM	-0,081	Podélný pruh na peří na krku	nckB argM	-0,091
Oranžové zbarvení na křídlech	wngC IOrM	-0,070	Skořicové zbarvení na ocase	taiC ICnM	-0,087
Šedé zbarvení na bříše	belC IGrM	-0,048	Modré zbarvení na bříše	belC IBIM	-0,080
Žlutý oční kroužek	heaR gYeM	-0,044	Holá kůže na hlavě	skin hedM	-0,077
Perličky na hlavě	heaP tSpM	-0,034	Černé zbarvení na ocase	taiC IBkM	-0,067
Černé zbarvení na ocase	taiC IBkM	-0,024	Žluté zbarvení na ocase	taiC IYeM	-0,064
Bílý oční kroužek	heaR gWhM	-0,023	Perličky na perech břicha	belP tSpM	-0,059
Červený oční kroužek	heaR eWhM	-0,022	Oranžové zbarvení na bříše	belC IOrM	-0,059
Modré zbarvení na bříše	belC IBIM	-0,022	Příčné pruhování per na bříše	belP tFrM	-0,042
Perličky na perech krku	nckS ptsM	-0,015	Černé zbarvení na křídlech	wngC IBkM	-0,041
Žluté zbarvení na křídlech	wngC IYeM	-0,013	Příčné pruhování per na křídlech	wngP tFrM	-0,041
Lemy na perech na krku	nckE dgeM	-0,011	Čepička na hlavě	heaP tCpM	-0,032
Perličky na perech křídel	wngP tSpM	-0,009	Bílé zbarvení na ocase	taiC IWhM	-0,023
Modré zbarvení na ocase	taiC IBIM	0,002	Bledé zbarvení na křídlech	wngC IPaM	-0,018
Bílé zbarvení na ocase	taiC IWhM	0,003	Bílý oční kroužek	heaR gWhM	-0,013
Žluté zbarvení na bříše	belC IYeM	0,008	Žluté zbarvení na křídlech	wngC IYeM	-0,009
Šedé zbarvení na ocase	taiC IGrM	0,013	Žluté zbarvení na bříše	belC IYeM	-0,008
Šedé zbarvení na křídlech	wngC IGrM	0,019	Proužek na krku	heaP tStM	0,000
Podélný pruh na peří na bříše	belP tBgM	0,023	Lemy na perech na krku	nckE dgeM	0,000
Hnědé zbarvení na hlavě	heaC IBrM	0,058	Modré zbarvení na ocase	taiC IBIM	0,001
Hrdelní skvrna	heaP tThM	0,069	Červené zbarvení na hlavě	heaC IReM	0,011
Oranžové zbarvení na bříše	belC IOrM	0,073	Podélný pruh na peří ocasu	taiP tBgM	0,025
Skořicové zbarvení na ocase	taiC ICnM	0,073	Šedé zbarvení na křídlech	wngC IGrM	0,028
Černé zbarvení na bříše	belC IBkM	0,084	Perličky na hlavě	heaP tSpM	0,033

Žluté zbarvení na ocase	taiC IYeM	0,091	Bledé zbarvení na ocase	taiC IPaM	0,033
Černé zbarvení na hlavě	heaC IBkM	0,114	Modré zbarvení na hlavě	heaC IBIM	0,035
Bílé zbarvení na bříše	belC IWhM	0,115	Žluté zbarvení na hlavě	heaC IYeM	0,041
Šedé zbarvení na hlavě	heaC IGrM	0,119	Hrdelní skvrna	heaP tThM	0,047
Příčné pruhování per na křídlech	wngP tFrM	0,122	Skořicové zbarvení na křídlech	wngC ICnM	0,049
Hnědé zbarvení na křídlech	wngC IBrM	0,126	Oka na perech křídel	wngP tEyM	0,066
Skořicové zbarvení na bříše	belC ICnM	0,128	Bílé zbarvení na křídlech	wngC IWhM	0,073
Bílé zbarvení na hlavě	heaC IWhM	0,136	Oka na hlavě	heaP tEyM	0,082
Skořicové zbarvení na hlavě	heaC ICnM	0,137	Lemy na perech na ocase	taiP tEgM	0,083
Příčné pruhování per na bříše	belP tFrM	0,155	Červený oční kroužek	heaR eWhM	0,087
Krční límec	nckC olrM	0,162	Modrý oční kroužek	heaR gBIM	0,094
Příčné pruhování per na krku	nckF rngM	0,171	Bílé zbarvení na hlavě	heaC IWhM	0,106
Podélný pruh na peří na krku	nckB argM	0,172	Hnědé zbarvení na bříše	belC IBrM	0,121
Hnědé zbarvení na bříše	belC IBrM	0,176	Červené zbarvení na bříše	belC IReM	0,144
Podélný pruh na peří ocasu	taiP tBgM	0,179	Žlutý oční kroužek	heaR gYeM	0,148
Složitý vzor skvrnění na bříše	belP tCxM	0,211	Černé zbarvení na hlavě	heaC IBkM	0,149
Čepička na hlavě	heaP tCpM	0,218	Červené zbarvení na křídlech	wngC IReM	0,163
Oka na hlavě	heaP tEyM	0,235	Bledé zbarvení na bříše	belC IPaM	0,182
Bledé zbarvení na hlavě	heaC IPaM	0,243	Šedé zbarvení na hlavě	heaC IGrM	0,188
Bledé zbarvení na křídlech	wngC IPaM	0,248	Šedé zbarvení na ocase	taiC IGrM	0,193
Příčné pruhování per na ocase	taiP tFrM	0,255	Krční límec	nckC olrM	0,201
Hnědé zbarvení na ocase	taiC IBrM	0,382	Perličky na perech ocasu	taiP tSpM	0,212
Bledé zbarvení na ocase	taiC IPaM	0,383	Černé zbarvení na bříše	belC IBkM	0,250
Bledé zbarvení na bříše	belC IPaM	0,391	Bílé zbarvení na bříše	belC IWhM	0,254
Podélný pruh na peří křídel	wngP tBgM	0,450	Složitý vzor skvrnění na bříše	belP tCxM	0,517

**Tab. D.2 Korelace všech prvků zbarvení (regia samic, RDA) s 1. a 2. ordinační osou**

První osa vysvětluje 2,42 %, druhá 2,09 % variability.

Seřazeno podle korelace s první ordinační osou			Seřazeno podle korelace s druhou ordinační osou		
Prvek zbarvení	Zkratka	První osa	Prvek zbarvení	Zkratka	Druhá osa
Skořicové zbarvení na křídlech	wngC ICnF	-0,292	Perličky na perech ocasu	wngC IBkF	-0,280
Hnědé zbarvení na hlavě	heaC IBrF	-0,257	Bílé zbarvení na křídlech	wngC IWhF	-0,242
Hnědé zbarvení na křídlech	wngC IBrF	-0,216	Chocholka	crow nesF	-0,228
Lemy na perech na bříše	belP tEgF	-0,196	Bílý oční kroužek	heaR gWhF	-0,216
Skořicové zbarvení na hlavě	heaC ICnF	-0,189	Černé zbarvení na hlavě	heaC IBkF	-0,200
Kovové zbarvení na hlavě	heaC IMeF	-0,167	Lemy na perech na krku	nckE dgeF	-0,173
Holá kůže na hlavě	skin hedF	-0,160	Skořicové zbarvení na křídlech	wngC ICnF	-0,169
Podélný pruh na peří na bříše	belP tBgF	-0,155	Černé zbarvení na bříše	belC IBkF	-0,162
Oka na perech ocasu	taiP tFrF	-0,147	Lemy na perech na ocase	taiP tEyF	-0,162
Červený oční kroužek	heaR gBIF	-0,142	Bílé zbarvení na ocase	taiC IWhF	-0,139
Chocholka	crow nesF	-0,136	Černé zbarvení na křídlech	wngC IBIF	-0,135
Kovové zbarvení na bříše	belC IMeF	-0,134	Červený oční kroužek	heaR gReF	-0,134
Perličky na perech ocasu	wngC IBkF	-0,121	Modré zbarvení na hlavě	heaC IBIF	-0,119
Lemy na perech na křídlech	wngP tEgF	-0,113	Kovové zbarvení na křídlech	wngC IMeF	-0,119
Bledé zbarvení na hlavě	heaC IPaF	-0,110	Bílé zbarvení na hlavě	heaC IWhF	-0,114
Lemy na perech na ocase	taiP tEyF	-0,107	Kovové zbarvení na hlavě	heaC IMeF	-0,111
Červené zbarvení na křídlech	wngC IReF	-0,094	Šedé zbarvení na ocase	taiC IGrF	-0,107
Žluté zbarvení na křídlech	wngC IYeF	-0,091	Žluté zbarvení na bříše	belC IYeF	-0,099
Skořicové zbarvení na bříše	belC ICnF	-0,090	Oranžové zbarvení na křídlech	wngC IOrF	-0,098
Lemy na perech na krku	nckE dgeF	-0,089	Hnědé zbarvení na bříše	belC IBrF	-0,095
Oka na perech křídel	wngP tEyF	-0,088	Černé zbarvení na ocase	taiC IBkF	-0,094
Žluté zbarvení na ocase	taiP tBgF	-0,087	Červené zbarvení na hlavě	heaC IReF	-0,091



Žluté zbarvení na hlavě	heaC IYeF	-0,083	Kovové zbarvení na bříše	belC IMeF	-0,084
Podélný pruh na peří ocasu	taiP tEgF	-0,073	Červené zbarvení na křídlech	wngC IReF	-0,079
Podélný pruh na peří křídel	wngP tBgF	-0,071	Lemy na perech na bříše	belP tEgF	-0,076
Perličky na perech břicha	belP tSpF	-0,064	Bílé zbarvení na bříše	belC IWhF	-0,071
Příčné pruhování per na ocase	taiP tSpF	-0,064	Holá kůže na hlavě	skin hedF	-0,069
Podélný pruh na peří na krku	nckB argF	-0,041	Žluté zbarvení na křídlech	wngC IYeF	-0,061
Kovové zbarvení na křídlech	wngC IMeF	-0,041	Oka na perech křídel	wngP tEyF	-0,061
Modré zbarvení na hlavě	heaC IBIF	-0,039	Červené zbarvení na bříše	belC IReF	-0,056
Perličky na hlavě	heaP tSpF	-0,035	Perličky na hlavě	heaP tSpF	-0,052
Perličky na perech křídel	wngP tSpF	-0,035	Příčné pruhování per na ocase	taiP tSpF	-0,051
Šedé zbarvení na bříše	belC IGrF	-0,034	Lemy na perech na křídlech	wngP tEgF	-0,050
Perličky na perech krku	nckS ptsF	-0,029	Modré zbarvení na ocase	taiC IBIF	-0,048
Skořicové zbarvení na ocase	taiC ICnF	-0,029	Krční límeček	nckC olrF	-0,046
Příčné pruhování per na křídlech	wngP tFrF	-0,029	Proužek na krku	heaP tStF	-0,039
Černé zbarvení na ocase	taiC IBkF	-0,028	Perličky na perech křídel	wngP tSpF	-0,024
Bílý oční kroužek	heaR gWhF	-0,021	Modré zbarvení na bříše	belC IBIF	-0,012
Bledé zbarvení na křídlech	wngC IPaF	-0,018	Červený oční kroužek	heaR gBIF	-0,007
Příčné pruhování per na krku	nckF rngF	-0,012	Žluté zbarvení na hlavě	heaC IYeF	-0,004
Červené zbarvení na hlavě	heaC IReF	-0,008	Hrdelní skvrna	heaP tThF	0,003
Červené zbarvení na bříše	belC IReF	0,010	Šedé zbarvení na křídlech	wngC IGrF	0,023
Bílé zbarvení na ocase	taiC IWhF	0,017	Podélný pruh na peří ocasu	taiP tEgF	0,024
Proužek na krku	heaP tStF	0,019	Podélný pruh na peří na bříše	belP tBgF	0,057
Hrdelní skvrna	heaP tThF	0,031	Oka na perech ocasu	taiP tFrF	0,069
Hnědé zbarvení na bříše	belC IBrF	0,034	Perličky na perech břicha	belP tSpF	0,070
Černé zbarvení na křídlech	wngC IBIF	0,034	Žluté zbarvení na ocase	taiP tBgF	0,070
Bílé zbarvení na křídlech	wngC IWhF	0,034	Příčné pruhování per na křídlech	wngP tFrF	0,072
Modré zbarvení na ocase	taiC IBIF	0,042	Žlutý oční kroužek	heaR gYeF	0,080
Žluté zbarvení na bříše	belC IYeF	0,045	Skořicové zbarvení na hlavě	heaC ICnF	0,096
Modré zbarvení na bříše	belC IBIF	0,049	Šedé zbarvení na hlavě	heaC IGrF	0,105
Oranžové zbarvení na bříše	belC IOrF	0,052	Příčné pruhování per na bříše	belP tFrF	0,106
Žlutý oční kroužek	heaR gYeF	0,061	Oka na hlavě	heaP tEyF	0,108
Červený oční kroužek	heaR gReF	0,062	Čepička na hlavě	heaP tCpF	0,113
Čepička na hlavě	heaP tCpF	0,074	Složitý vzor skvrnění na bříše	belP tCxF	0,114
Hnědé zbarvení na ocase	taiC IBrF	0,091	Perličky na perech krku	nckS ptsF	0,120
Oka na hlavě	heaP tEyF	0,096	Bledé zbarvení na křídlech	wngC IPaF	0,122
Příčné pruhování per na bříše	belP tFrF	0,122	Šedé zbarvení na bříše	belC IGrF	0,131
Oranžové zbarvení na křídlech	wngC IOrF	0,152	Oranžové zbarvení na bříše	belC IOrF	0,134
Šedé zbarvení na ocase	taiC IGrF	0,168	Skořicové zbarvení na bříše	belC ICnF	0,138
Šedé zbarvení na křídlech	wngC IGrF	0,169	Bledé zbarvení na bříše	belC IPaF	0,167
Bílé zbarvení na bříše	belC IWhF	0,226	Skořicové zbarvení na ocase	taiC ICnF	0,169
Šedé zbarvení na hlavě	heaC IGrF	0,233	Hnědé zbarvení na hlavě	heaC IBrF	0,205
Černé zbarvení na hlavě	heaC IBkF	0,243	Podélný pruh na peří na krku	nckB argF	0,215
Bledé zbarvení na bříše	belC IPaF	0,245	Příčné pruhování per na krku	nckF rngF	0,238
Bledé zbarvení na ocase	taiC IPaF	0,252	Bledé zbarvení na hlavě	heaC IPaF	0,247
Bílé zbarvení na hlavě	heaC IWhF	0,338	Bledé zbarvení na ocase	taiC IPaF	0,261
Krční límeček	nckC olrF	0,373	Podélný pruh na peří křídel	wngP tBgF	0,319
Černé zbarvení na bříše	belC IBkF	0,379	Hnědé zbarvení na ocase	taiC IBrF	0,325
Složitý vzor skvrnění na bříše	belP tCxF	0,556	Hnědé zbarvení na křídlech	wngC IBrF	0,369



## Příloha E.2. Řazení ptáků podle kontrastu v černobílém prostředí - prales



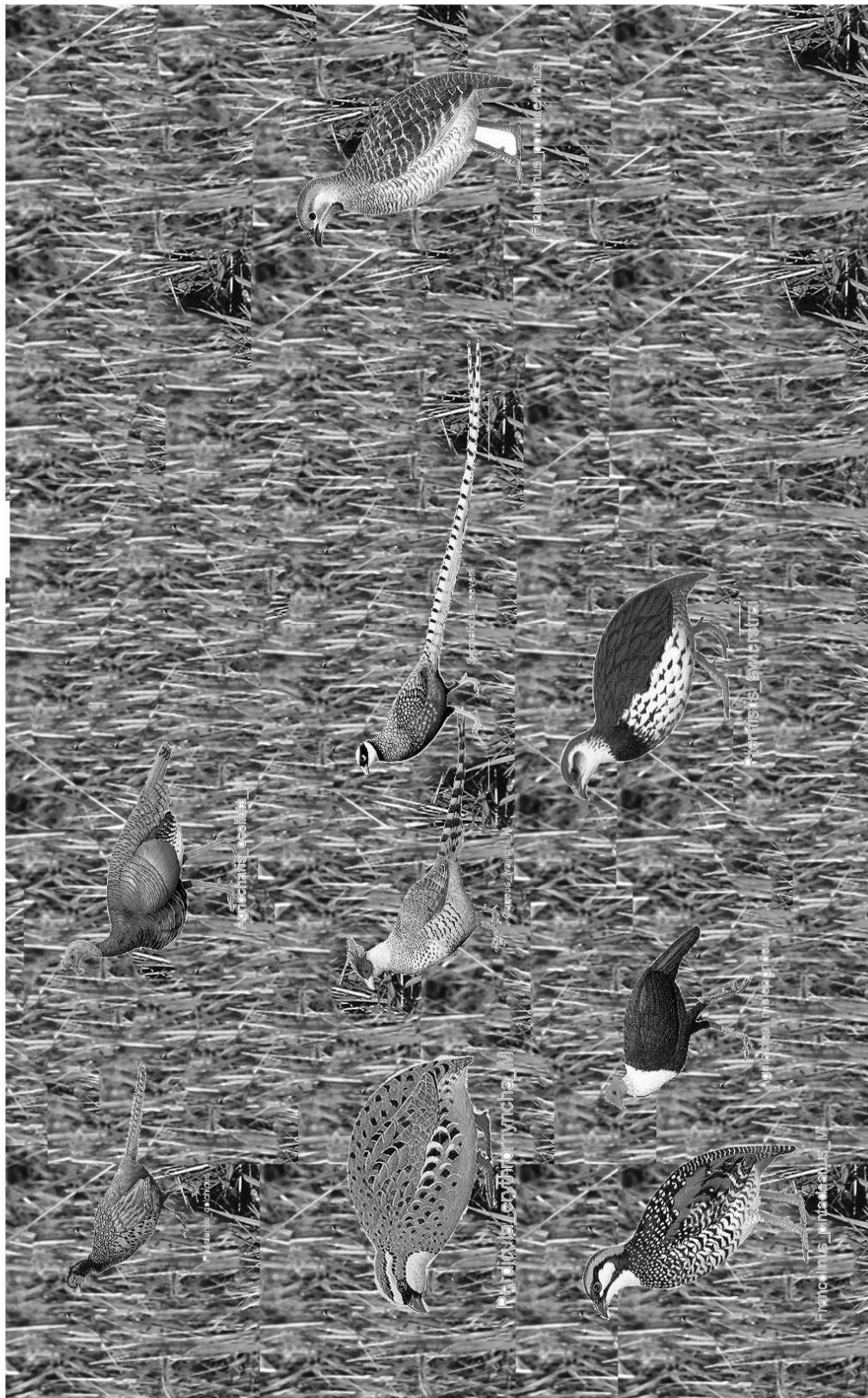
Polyplectron inopinatum 6, Tetrao parvirostris 8, Lophura erythroptalma F 8, Tetrao urogallus 9, Polyplectron schlieermacheri 9, Agelastes niger 9, Lophura erythroptalma M 12, Rollulus rouloul F 17, Rollulus rouloul M 18, Argusianus argus 23, Atropavo congensis 30, Polyplectron emphanum 33, Bonasia bonasa 37, Lophura diardi F 37, Falcipennis falcipennis 39, Lophura diardi M 47, Arborofila ardens 47, Lophura ignita 56, Lophura swinhoii 61, Symmaticus ellioti 63, Lophura bulweri 77, Lophura nymthemera 90

### Příloha E.3. Řazení ptáků podle kontrastu v barevném prostředí – hrubá tráva



tráva hrubá barevní: Phasianus colchicus 30, Francolinus pondicerianus 33, Catreus wallichii 34, Perdicula erythrorhynchos M 45, Francolinus pintadeanus 52, Agriocharis ocellata 53, Pternistis swierstrai 53, Agelastes meleagrides 62, Symytilus reevesii 75

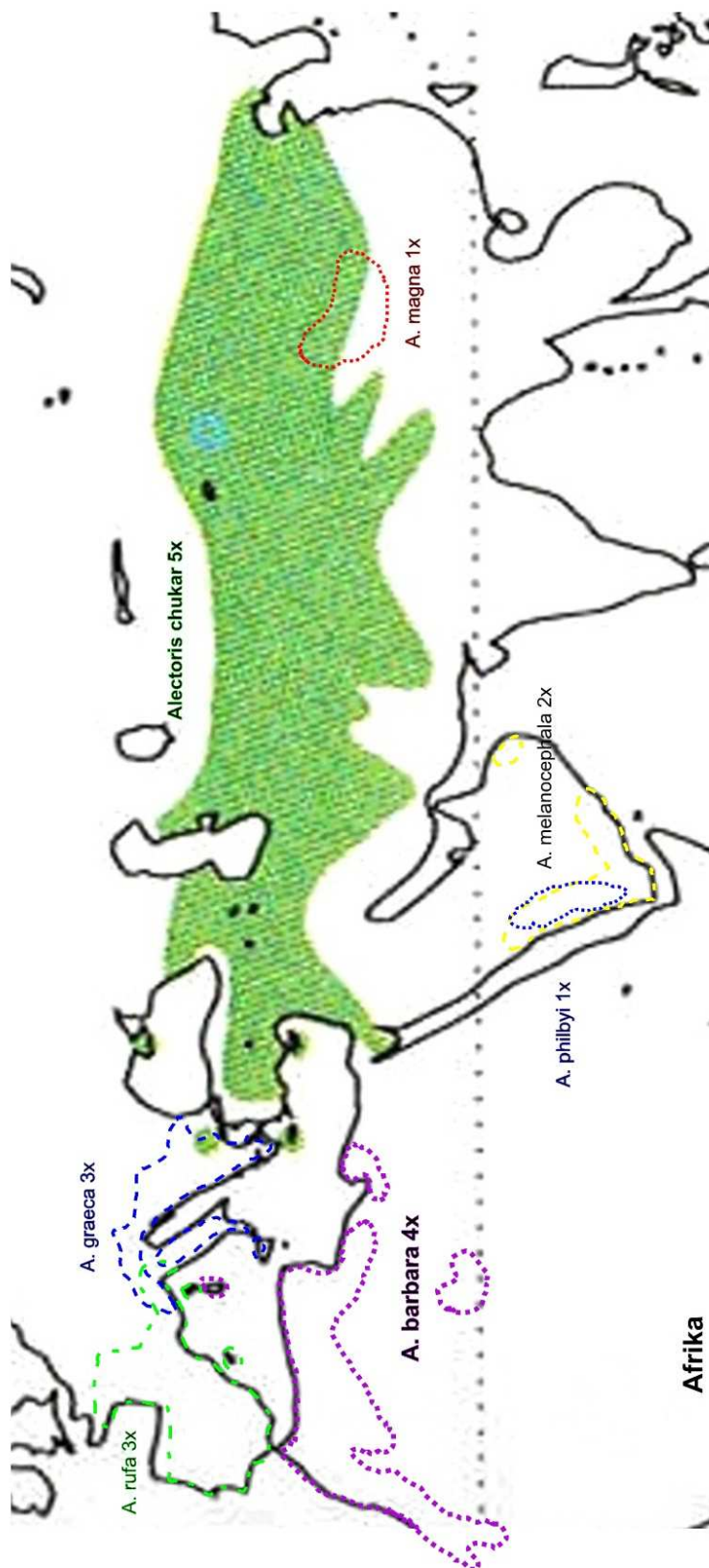
## Příloha E.4. Řazení ptáků podle kontrastu v černobílém prostředí – hrubá tráva



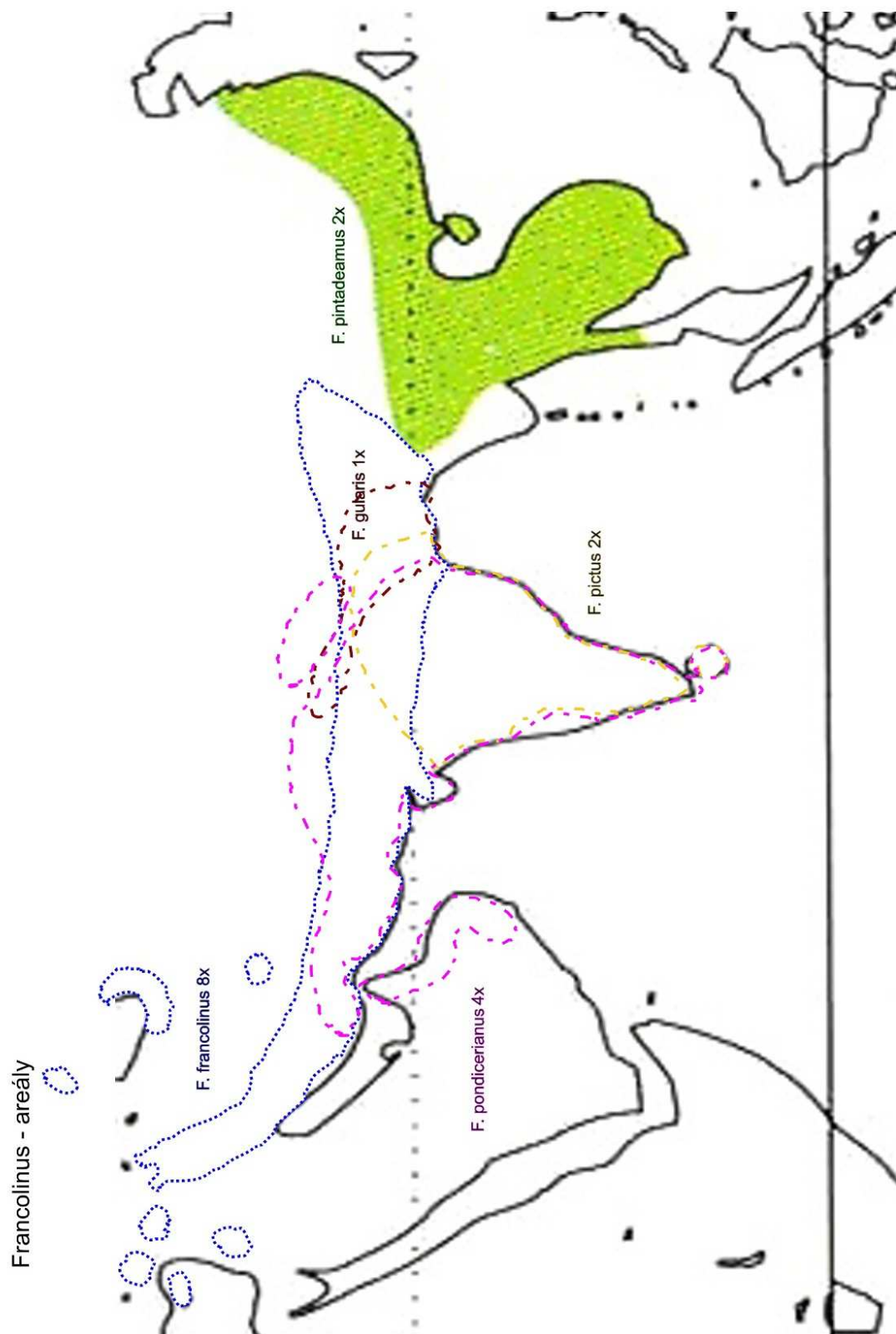
Tráva hrubá černobílá: Phasianus colchicus 9, Agriocharis ocellata 15, Perdica erythrorhyncha M 25, Catreus wallichii 30, Symaticus reevesii 38, Francolinus pondicerianus 40, Francolinus pintadeanus 52, Agelastes meleagrides 58, Pternistis swierstrai 62

Příloha F.1. Areály sympatrických druhů – Alectoris

Alectoris - areály

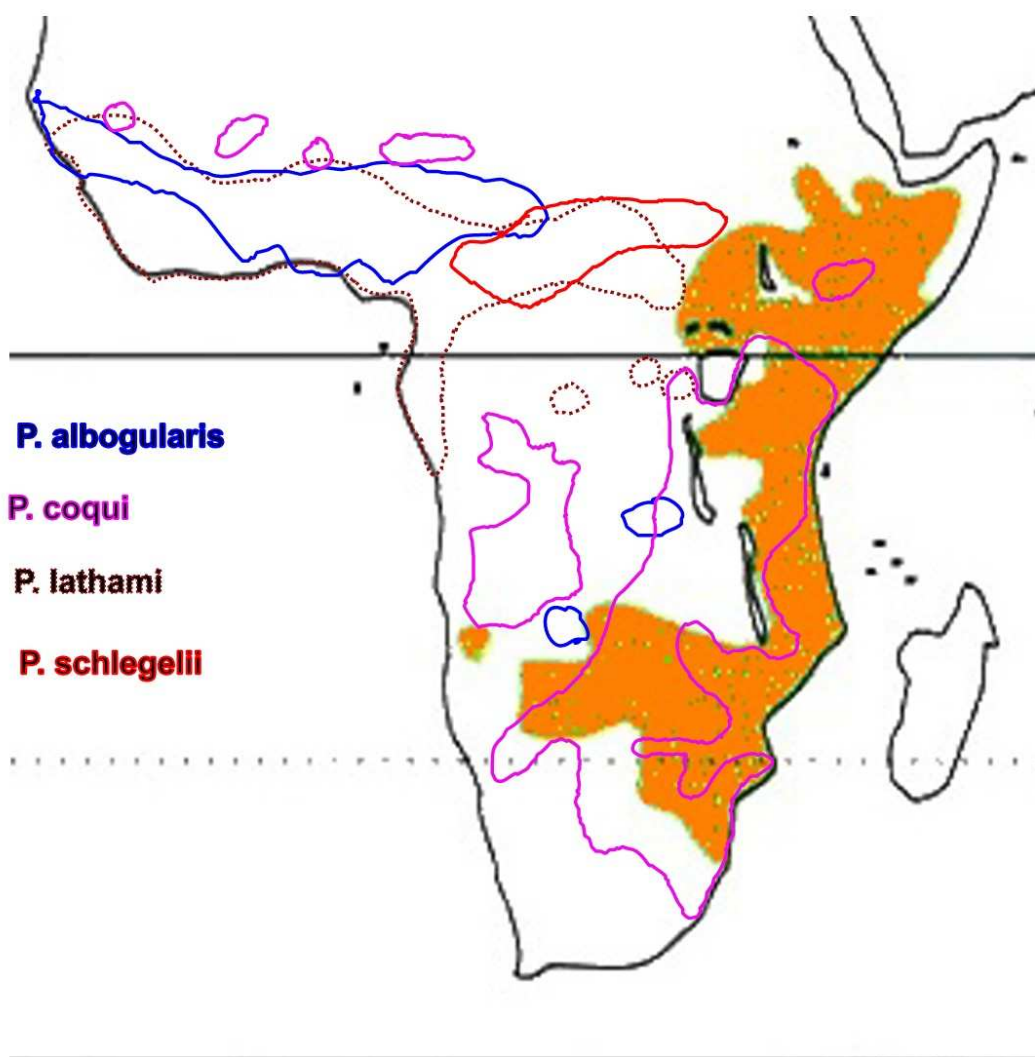


## Příloha F.2. Areály sympatrických druhů – Francolinus



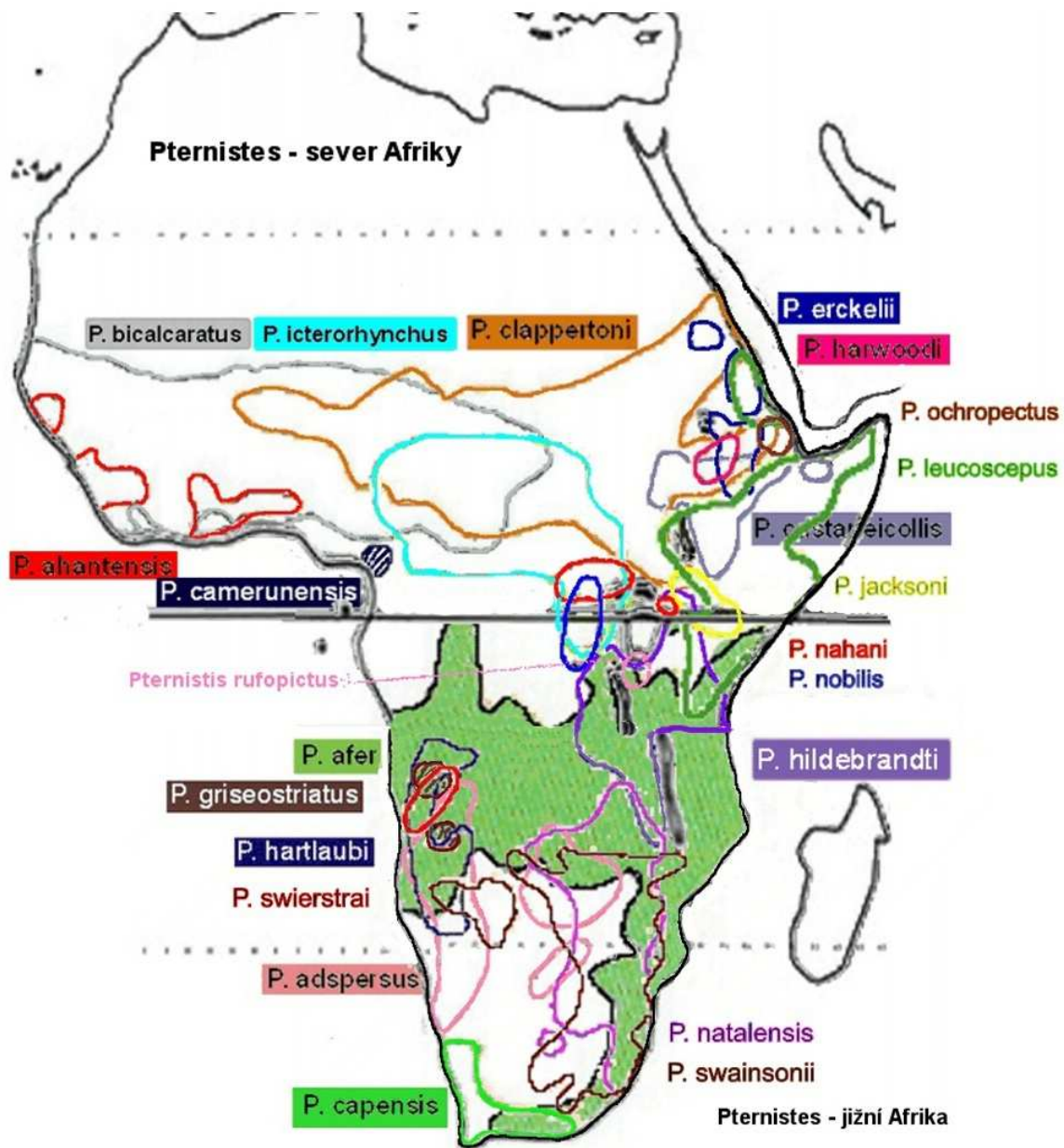
## Peliperdix - areály

**P. sephaena**

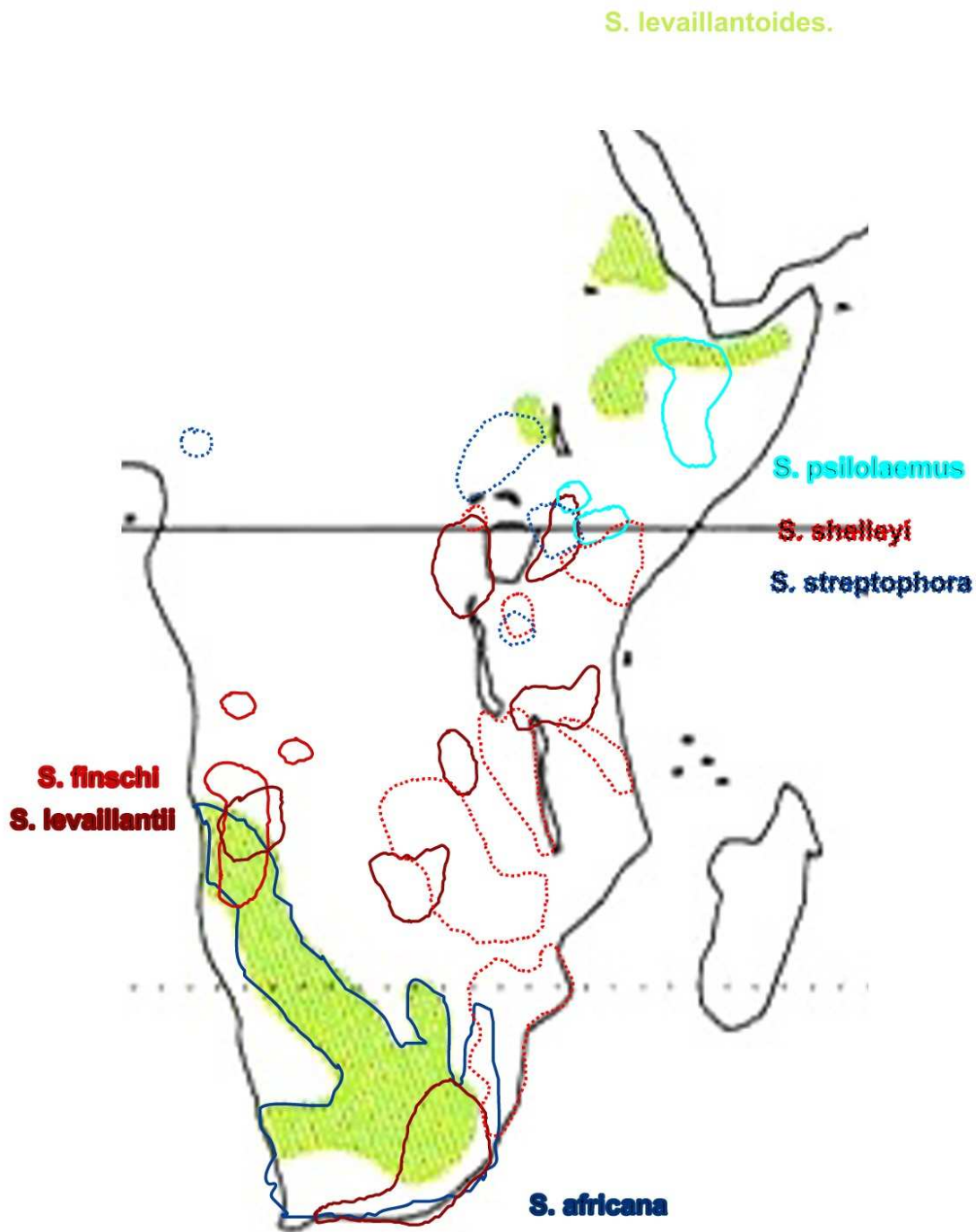




Příloha F.4. Areály sympatrických druhů – Pternistes



## Scleroptila - areály



## Příloha F.6. Areály sympatrických druhů – Tetrao

